



## A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

## Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

- + *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.
- + *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.
- + *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.
- + *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

## À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse <http://books.google.com>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

1

2

*From the Library of*

**PROFESSOR FRITZ WARMOLT WENT**

Presented to the

Dudley Herbarium of Stanford University

September 20th, 1985

I ... ..  
1. Plot ... ..  
II ... ..  
...



**DIE**  
**PERIODISCHEN BEWEGUNGEN**  
**DER**  
**BLATTORGANE.**



*F. A. J. C. H. H. H.*

DIE

DR. F. W. WENT

# PERIODISCHEN BEWEGUNGEN

DER

# BLATTORGANE

VON

**DR. W. PFEFFER,**

A. O. PROFESSOR IN BONN.

MIT 4 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 9 HOLZSCHNITTEN.

---

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1875.



# Inhalt.

---

	Seite.
I. Allgemeines . . . . .	1
II. Mechanik der durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen . . . . .	3
1) Variationsbewegungen . . . . .	3
2) Nutationsbewegungen . . . . .	13
III. Die täglichen periodischen Bewegungen . . . . .	30
1) Aufhebung der täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung . . . . .	31
2) Nachwirkung der Receptionsbewegungen und Entstehung der Tagesperiode . . . . .	39
3) Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode . . . . .	47
4) Beziehung zwischen Beleuchtungszeit und paratonischer Reactionsfähigkeit . . . . .	57
5) Intensive und einseitige Beleuchtung . . . . .	59
6) Dunkelstarre . . . . .	64
7) Combinationsbewegungen . . . . .	69
IV. Mechanik der täglichen Bewegungen . . . . .	83
V. Intensität der Bewegungen . . . . .	97
VI. Innere Ursachen der Bewegungen . . . . .	112
VII. Einfluss von Temperaturschwankungen . . . . .	122
VIII. Einfluss der Schwerkraft . . . . .	138
IX. Autonome Bewegungen . . . . .	153
X. Anatomische Verhältnisse . . . . .	157
XI. Habituelles . . . . .	159
XII. Verbreitung der periodischen Bewegungen . . . . .	161
XIII. Historisches . . . . .	163
XIV. Die wesentlichsten Ergebnisse . . . . .	171
Erklärung der Tafeln . . . . .	175

---



## I. Allgemeines.

---

Periodische Bewegungen nenne ich, gleichviel welche Ursache und Mechanik denselben zu Grunde liegt, alle mit Wiederholung stattfindenden Bewegungen. Für die durch Wachsthum zu Stande kommenden Bewegungen ist bereits die Bezeichnung »Nutationsbewegungen« gebräuchlich, die Bewegungen aber, welche durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung bestimmter Gewebecomplexe, also ohne Wachsthum ausgeführt werden, sollen »Variationsbewegungen« genannt werden. Diese, welche z. B. bei den Leguminosen allgemein verbreitet sind, werden durch mehr oder weniger deutlich gelenkartig erscheinende Partien der Blätter vermittelt, während die sehr vielen Blattorganen zukommenden Nutationsbewegungen in Lamina oder Blattstiel, und oft in einer verhältnissmässig längeren Partie dieser, durch ungleichseitiges Wachsthum zu Stande kommen. Die Nutationsbewegungen finden, weil vom Wachsthum abhängig, mit dem Erlöschen dieses in den betreffenden Organen ihr Ende und wie die Zone maximalen Wachsthums fortrückt, verändert auch die Bewegungszone entsprechend ihre Lage, was deutlich bei vielen Laubblättern, weniger auffallend bei Blütenblättern hervortritt. Die gelenkartigen Organe, in welchen sich die Variationsbewegungen abwickeln, functioniren hingegen, nachdem sie, und das Blatt überhaupt, völlig ausgewachsen sind und verändern demgemäss ihre Lage nicht. Das vereinende Band zwischen Nutations- und Variationsbewegungen bilden zunächst die in Ausbildung begriffenen Gelenke, welche Bewegungen mit Zuwachs, also Nutationsbewegungen ausführen können, weiterhin werden wir aber auch erfahren, dass dieselben Kräfte, welche in den ausgewachsenen Gelenken eine vorübergehende Dehnung hervorrufen, bei den nutirenden Objekten eine dauernde Verlängerung, also Wachsthum bewirken. In dieser Uebereinstimmung liegt der Schlüssel zu gewichtigen Schlussfolgerungen und schon deshalb müssen wir hier die beiden Bewegungsarten gemeinschaftlich behandeln; in einem Lehrbuch

kann allerdings die Trennung der Variations- und Nutationsbewegungen und die Einreihung dieser unter die Wachsthumerscheinungen bei der jetzigen Sachlage geboten sein.

Die periodischen Nutations- und Variationsbewegungen erscheinen uns nun entweder als von äusseren Anstössen unabhängig oder sind durch diese bedingt. Jene sind die autonomen oder spontanen Bewegungen, diese können wir paratonische Bewegungen oder Receptionsbewegungen nennen, weil sie durch paratonische Wirkung von Aussen influirender Agentien, z. B. von Licht und Wärme, auf die receptiv empfindlichen Objekte zu Stande kommen. In Folge der paratonischen Wirkung macht das Blatt ausser einem einfachen Hin- und Hergang, gleichsam wie ein angestossenes Pendel, noch einige weitere Schwingungen mit abnehmender Amplitude, die wir »Nachwirkungsbewegungen« nennen wollen. Mit Hilfe dieser Nachwirkungsbewegungen entstehen, wie ich zeigen werde, die täglichen periodischen Bewegungen und deren bis dahin unverständlichen Eigenthümlichkeiten.

In Hinsicht auf die ursächliche Entstehung der uns sowohl an nutirenden, als an variirenden Objekten entgegentretenden Bewegungen haben wir demgemäss zu unterscheiden <sup>1)</sup>:

- 1) Autonome oder spontane Bewegungen.
- 2) Receptionsbewegungen oder paratonische Bewegungen.
  - a) die einfache Receptionsbewegung und deren Nachwirkung.
  - b) die täglichen periodischen Bewegungen.

Es ist hier, wie schon bemerkt, nur die Entstehungsursache als Eintheilungsprincip gewählt, und in diesem Falle müssen Receptions- und Nachwirkungsbewegungen unter eine Kategorie gestellt werden, während auf Grund der mechanischen Vorgänge, wenigstens mit Sicherheit für die Variationsbewegungen, eine gesonderte Aufführung beider geschehen könnte. Durch Combination von einfacher Receptionsbewegung und Nachwirkung entsteht, wie hier vorläufig bemerkt sein mag, die Tagesperiode.

Damit autonome oder paratonische Bewegungen vor sich gehen, müssen gewisse äussere Bedingungen erfüllt sein, welche die Bewegungen nicht verursachen, aber die Pflanze in den bewegungsfähigen Zustand setzen. Dieser letztere wird hier, wenn nicht ausdrücklich das Gegentheil bemerkt ist, stets vorausgesetzt, da wir Entstehung und Mechanik der Bewegungen, nicht aber die Ursachen der Starrezustände untersuchen wollen <sup>2)</sup>.

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 854.

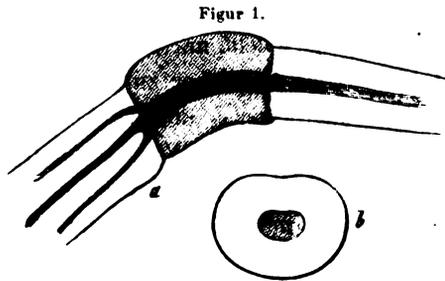
2) Siehe hierüber Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 857.

## II. Mechanik der durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen.

Schon sehr lange ist bekannt <sup>1)</sup>, dass Blätter durch Verdunklung, wenn alle andern Bedingungen constant bleiben, mehr oder weniger in Nachtstellung übergeführt werden, dass also Beleuchtungswechsel eine paratonische Bewegung hervorruft. Die hierbei in Betracht kommenden mechanischen Vorgänge sind wesentlich dieselben, wie bei den unter normalen Verhältnissen Abends vor sich gehenden Bewegungen. Deshalb, und weil die Vorstellungen über die Mechanik der Receptionsbewegungen sich fast nur auf Beobachtungen der täglichen periodischen Bewegungen gründen, soll die Mechanik dieser und der einfachen Receptionsbewegungen, sowohl bei variirenden als nutirenden Blattorganen, bis zu einem gewissen Grade vereint behandelt werden. Ein volles Bild der bei den täglichen periodischen Bewegungen in Betracht kommenden mechanischen Vorgänge lässt sich erst später entrollen, nachdem wir die Entstehung der Tagesperiode kennen gelernt haben. Um aber dieses zu können, müssen wir mit der Mechanik der durch eine einmalige paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen Bewegungen vertraut sein. In dieser Hinsicht wollen wir zunächst die Variationsbewegungen, dann die Nutationsbewegungen betrachten.

### 1. Variationsbewegungen.

Die Variationsbewegungen werden, wie schon bemerkt, durch gelenkartige Anschwellungen vermittelt, welche Blattstiel und Blatt, oder Blattstiel und Stengel verbinden und kreisförmigen oder abgeflachten Querschnitt zeigen (Fig. 1). Die Gelenke sind von einem mehr oder weniger cylindrischen Fibrovasalkörper durchzogen, der allseitig von stark turgescirendem Parenchymgewebe umgeben ist <sup>2)</sup>. Das Gefässbündel besteht aus mehr oder weniger



Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) des Blattgelenkes von *Phaseolus vulgaris*.

1) Vgl. z. B. Hill, Schlaf der Pflanzen 1776, p. 41. — Sachs, Bot. Zeitung 1857, p. 809.

2) Vgl. Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 8 und 19.

dickwandigen Elementarorganen, welche in sehr geringem Maasse dehnbar, aber vollkommen elastisch sind und durch die Expansionskraft des Parenchyms nicht über die Elastizitätsgrenze und überhaupt in keinem nennenswerthen Maasse gedehnt werden. Das umgebende Parenchym ist gegen den Fibrovasalkörper in allen Fällen positiv gespannt und bewirkt die Bewegung, indem es sich auf zwei gegenüberliegenden Seiten mit ungleicher Intensität zu verlängern sucht. Hierbei ändert natürlich nur die neutrale Achse (resp. Ebene) ihre Länge nicht, alle anderen Theile aber verlängern oder verkürzen sich um so mehr, je weiter sie in senkrechter Richtung von der neutralen Ebene entfernt sind. Geht die Einkrümmung sehr weit, so kann die concav werdende Gelenkseite quer verlaufende Faltungen erhalten, welche besonders auffallend bei Oxalis sind, wo ich dieselben, wie auch die damit in Verbindung stehende Compression der Zellen ausführlich beschrieben habe <sup>1)</sup>.

Der allgemein geläufigen Annahme, dass die Variationsbewegungen ohne Wachsthum vor sich gehen, hat jüngst Bata lin <sup>2)</sup> widersprochen, welcher behauptet, dass eine periodische Bewegung von einem kleinen, aber für die Incurvation nicht ausreichenden Zuwachs der Gelenke begleitet sei. Dieses ist, sofern es sich wenigstens um die Gelenke vollkommen ausgebildeter Blätter handelt, unrichtig, wie ich mich durch direkte mikrometrische Messungen überzeugte, die an Marken ange stellt wurden, welche an den Flanken (Schnittlinie zwischen neutraler Ebene und Aussenfläche) des Gelenkes angebracht waren. Bei allen Messungen muss sich natürlich das Gelenk genau in derselben Lage befinden und darf vor allen Dingen nicht die geringste concave oder convexe Krümmung auf der die Marken tragenden Seite ausgeführt haben, da ja eine solche mit Verkürzung resp. Verlängerung verbunden ist. Um vollkommen sicher zu gehen, beachtete ich nicht allein die Blattlage, sondern maass auch an den beiden opponirten Flanken, fand aber keinen Zuwachs nach Verlauf von 6 Tagen, während welcher das Blatt die gewöhnlichen periodischen Bewegungen ausgeführt hatte. Dass bei den periodischen Bewegungen kein irgend erheblicher Zuwachs der Gelenke stattfindet, geht einfach daraus hervor, dass die Gelenke immer kurz bleiben, auch wenn sie Monate lang Incurvationen ausführen. Würde sich z. B. ein Gelenk, das 4 Millim. lang und 2 Millim. dick ist und dessen neutrale Achse in der Mitte liegt, zu

1) *Physiol. Untersuchungen* 1873, p. 73. Ferner Unger, *Grundlinien der Anatomie u. Physiologie* 1866, p. 161; Sachs, *Bot. Ztg.* 1857, p. 796.

2) *Flora* 1873, p. 455.

3 Millim. Radius aus gerader Lage krümmen <sup>1)</sup> und diese Incurvation ausschliesslich durch Wachstum zu Stande kommen, so würde dieses 33,3% betragen, die convexe Seite also um 1,3 Millim. gewachsen sein.

Ein der Batalin'schen Auffassung entsprechendes Verhalten ist an den Gelenken unausgewachsener Blätter zu finden, indem dieselben, wenigstens bei *Phaseolus vulgaris*, *Mimosa pudica* und *Portulaca sativa*, periodische Bewegungen beginnen während sie noch wachsen. Hierbei verkürzt sich in gewöhnlicher Weise die eine und verlängert sich die andere Seite des Gelenkes, die Verlängerung wird aber beim Rückgang des Blattes in die frühere Lage nur zum Theil wieder angeglichen, weil die fragliche Gelenkhälfte bei der Expansion einen gewissen faktischen Zuwachs erfuhr. So wurde an einem unausgewachsenen Gelenk des Hauptblattstieles von *Mimosa pudica* die Distanz zweier auf der Mittellinie der Oberseite des Gelenkes angebrachten Marken um 2 Uhr Nachmittags zu 101 Strich ( $\approx 0,00813$  Millim.) bestimmt. Um 9 Uhr Morgens des folgenden Tages betrug, während der Blattstiel steiler aufgerichtet war, die Entfernung derselben Marken 90 Strich, nachdem aber bis 2 Nachmittags der Blattstiel sich auf dieselbe Lage gesenkt hatte, welche er Tags zuvor einnahm, ergab die Messung 113 Strich, also einen Zuwachs um 12 Theilstriche in 24 Stunden. Die gleichzeitige Messung an der unteren Gelenkhälfte zeigte, dass auch diese während 24 Stunden (2 Nachm. bis 2 Nachm.) einen entsprechenden Zuwachs, nämlich von 111 auf 125 Theilstriche erfahren hatte. Zu einem ähnlichen Resultate führte auch eine Messung an den jugendlichen Gelenken der Blätter von *Portulaca sativa*.

Die Messungen wurden hier, wie auch in anderen noch mitzutheilenden Fällen, in gleicher Weise wie bei früheren Versuchen <sup>2)</sup>, mit einem aus aplanatischem Ocular und durch Mikrometerschraube beweglicher Glastheilung zusammengesetzten Ocularmikrometer ausgeführt, welches vermöge seines grossen Gesichtsfeldes noch bei 80facher Vergrösserung Strecken von etwas über 1,6 Millim. zu messen gestattete. Um Messungsmarken zu gewinnen, trage ich an dem Objekte in geeigneter Weise zwei Punkte mit schwarzem Spirituslack, seltener mit Tusche auf, an denen je eine leicht kenntliche Ecke ausgesucht werden muss. Bei nur einiger Sorgfalt können die gewählten fixen Punkte stets mit vollkommener Sicherheit wiedererkannt werden, indem man eine kleine Skizze des Lackpunktes entwirft. Handelt es sich um Messungen

<sup>1)</sup> Die Blattspitze würde hierbei an einem Gradbogen eine Bewegung von 76° anzeigen.

<sup>2)</sup> Meine Physiol. Unters. p. 167 und 27.

an den Blattorganen unverletzter Pflanzen, wie in dem angeführten Falle und in anderen noch mitzutheilenden Versuchen, so ist ein in gewöhnlicher Weise zusammengestelltes Mikroskop meist nicht brauchbar, weil die fraglichen Blatttheile nicht zwischen Objectiv und Tisch gebracht werden können. Ich benutzte ein gewöhnliches Mikroskop, nachdem ich den den Tubus tragenden Arm 180 Grad um die Säule des Statives gedreht hatte, so dass nun Tubus und Tisch auf entgegengesetzten Seiten der Stativsäule standen. So konnte an beliebigen Blättern von Topfpflanzen gemessen werden, nachdem durch entsprechende Neigung der in aufrechter oder umgekehrter Lage festgehaltenen Objekte die zu messenden Partien in horizontale, oder vielmehr in eine zur Tubusachse senkrechte Ebene gebracht worden waren. Bei 40 bis 80facher Vergrößerung kann man meist ohne irgend eine Beleuchtungsvorrichtung messen, wo eine solche nöthig, wird sie sich jeder Experimentator leicht für das um seine Achse gedrehte Mikroskop zu verschaffen wissen.

Rationelle Erklärungsversuche der Mechanik periodischer Variationsbewegungen wurden erst gemacht, nachdem man begonnen den Erfolg einseitiger Entfernung des Gelenkparenchyms zu studiren. Derartige Operationen wurden zuerst von Lindsay, dann von Burnett und Mayo, und gleichzeitig von Dutrochet an *Mimosa pudica* ausgeführt<sup>1)</sup>. Während Dutrochet die periodischen Bewegungen an operirten Blättern erloschen fand, constatirte Meyen<sup>2)</sup> deren Fortdauer und zwar in gleicher Weise wie an unverletzten Gelenken; am Abend senkten sich die Blattstiele, sowohl wenn die untere, als wenn die obere Gelenkhälfte entfernt war. Die Richtigkeit dieses Verhaltens ist von Brücke<sup>3)</sup>, Bert<sup>4)</sup> und Millardet<sup>5)</sup> constatirt worden, doch zeigen, wie schon Dassen<sup>6)</sup> feststellte, die sich Abends senken den Blättchen von *Robinia viscosa* und *Pseudacacia* nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte nicht eine abendliche Senkung, wie die Hauptblattstiele von *Mimosa* nach gleicher Operation, sondern im Gegentheil eine Hebung. Eine solche würden, wie ich erst später nachweisen kann, auch die Blattstielgelenke von *Mimosa pudica* ausführen, wenn nicht deren Expansions-

1) Die Literaturangaben in meinen *Physiol. Unters.* p. 3 ff.

2) *Pflanzenphysiologie* Bd. III, 1839, p. 467.

3) *Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiologie*, 1848, p. 452.

4) *Mémoire. d. l. soc. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux* 1866, p. 28 des Separatabzuges.

5) *Nouvell. recherches sur la périodicité d. l. tension* 1869, p. 31. (Abdruck aus den *Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strasbourg.*)

6) *Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte* 1838, Bd. I, p. 220.

streben durch gleichzeitig zunehmende Compression zunächst überwunden würde. Es ist letztere eine Folge davon, dass die Tags etwa senkrecht gegen den primären Blattstiel gerichteten sekundären Blattstiele sich Abends nach vorn bewegen und so das dem Blatt bezüglich des Hauptgelenkes zukommende statische Moment vermehrt wird.

Nach Dutrochet's Auffassung nimmt bei einer periodischen Bewegung die Expansion der einen Gelenkhälfte zu, die der anderen Hälfte gleichzeitig ab. Gleiche Annahmen finden sich mehr oder weniger unterschieden u. a. bei Dassen, Brücke und Sachs <sup>1)</sup> ausgesprochen, auch Hofmeister <sup>2)</sup> theilt diese Meinung für manche Gelenke, während bei anderen Gelenken das Ausdehnungsstreben einer Hälfte stationär bleiben soll. Millardet <sup>3)</sup> hingegen lässt bei *Mimosa* Zunahme resp. Abnahme der Expansion in den antagonistischen Gelenkpartien gleichsinnig und gleichzeitig beginnen, jedoch ungleich schnell fortschreiten und auch Bert <sup>4)</sup> vertritt wesentlich dieselbe Ansicht. Beide Autoren stützen sich nur auf *Mimosa pudica* und da sie das Verhalten dieser Pflanze bei einseitiger Operation — die abendliche Senkung des primären Blattstieles nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte — nicht als Funktion der vermehrten Compression erkannten, sondern als direkte Aeusserung der periodischen Spannungsänderung ansahen, so ist, wie leicht einleuchtet, die Schlussfolgerung unrichtig. Diese hätte folgerichtig lauten müssen: die abendliche Senkung des Hauptblattstieles erfolgt durch Zunahme der Expansion in der oberen und gleichzeitige Abnahme des Ausdehnungsstrebens in der unteren Gelenkhälfte, erst weiterhin kommt durch Expansionszuwachs in der unteren Gelenkhälfte Hebung zu Stande.

Thatsächlich entspricht freilich die mitgetheilte Auffassung Millardet's dem wahren Sachverhalt. Demgemäss erfolgt nach Entfernung einer Gelenkhälfte in der anderen auf jede Abnahme der Helligkeit, also auch am Abend, ein Expansionszuwachs, der sich durch entsprechende Incurvation des Gelenkes, resp. durch die Bewegung des ansitzenden Blattes zu erkennen gibt und umgekehrt bringt Zunahme der Helligkeit eine Abnahme der Expansion in beiden Gelenkhälften hervor. Die Richtigkeit des eben Gesagten habe ich an den Blattge-

1) Botan. Zeitung 1857, p. 602.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 327.

3) L. c., p. 31 u. 48.

4) Dessen zweite Abhandlung, l. c., 1870, p. 51 des Separatabdruckes. — In der ersten Abhandlung (1866, p. 28) spricht übrigens Bert die abendliche Senkung als Folge nachlassender Expansionskraft aus.

lenken von *Phaseolus vulgaris*, *Hedysarum gyrans*, *Trifolium incarnatum* und *Oxalis Acetosella* für beide Polsterhälften, bei *Erythrina spec.* wenigstens für die Abends comprimirt werdende Gelenkhälfte constatirt. Auch die Hauptgelenke von *Mimosa pudica* ergeben, wie aber erst später gezeigt werden kann, durchaus gleiches Resultat, wenn der durch Vermehrung des statischen Momentes zunehmenden Compression der unteren Gelenkhälfte Rechnung getragen wird. Uebrigens fällt und steigt die Expansionsintensität mit der Helligkeit nicht nur in den durch ihren Antagonismus die Bewegung hervorbringenden Polsterhälften, sondern auch in den Gelenkpartien, welche keine Einkrümmung erfahren. Wird z. B. an dem Gelenk eines Bohnenblattes die rechte oder linke Hälfte entfernt, so zeigt die Bewegung des Blattes bei jedem Beleuchtungswechsel, und ebenso mit dem Tageswechsel, Zunahme resp. Abnahme der Expansionsintensität mit fallender resp. steigender Helligkeit an. Die nächste Ursache der an operirten und an unverletzten Gelenken zu Stande kommenden Bewegungen sind Aenderungen der Expansionsintensität bestimmter Gewebecomplexe und so weit es sich nur um einfache Bewegungsmechanik handelt, thut man wohl, die antagonistischen Gelenkpartien als organisches Ganzes, etwa analog einem Kautschukstreifen, aufzufassen, in dem sich die Ausdehnungskraft unter bestimmten Verhältnissen ändert. Ohnehin leuchtet ja ein, dass ungleiche innere Vorgänge eine gleiche Aenderung in der Expansionsintensität eines Gewebecomplexes hervorbringen könnten.

Bei Wegnahme einer Gelenkhälfte erfolgt bekanntlich in Folge der Gewebespannung eine nach der Schnittfläche concave Krümmung, die z. B. bei einem Bohnengelenk nach Entfernung der unteren Hälfte so weit gehen kann, dass sich das am Tage ungefähr horizontal stehende Blatt senkrecht abwärts richtet oder gar dem Stengel anpresst. In einem solchen Falle kann es wohl gar unmöglich werden einen Gradbogen anzubringen, um die unter bestimmten Verhältnissen vor sich gehenden Bewegungen abzulesen, was aber in jedem Falle nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte möglich ist, indem man ja hier dem Ausdehnungsstreben des Parenchyms und der dadurch bewirkten Hebung des Blattes durch an dieses angehängte Gewichte eine Grenze setzen kann. Aber auch in diesem Falle geht manches Experiment resultatlos verloren, doch will ich die Uebelstände welche dieses mit sich bringen hier nicht anführen, da ich späterhin eine andere Methode zur Beobachtung der Expansionsänderungen in operirten Gelenken angewandte, mit deren Hülfe ich fast jeden Versuch glücklich durchführen konnte. Hierbei benutzte ich einen Apparat (Fig. 2), welchen ich

Hebeldynamometer nenne, den ich aber hier nur so weit erörtere, als für unseren Zweck nöthig ist, da ich auf denselben später zurückkommen muss.

An der Messingsäule  $s$  (Fig. 2) ist die durch die Schraube  $r$  feststellbare Hülse  $e$  verschiebbar. An dieser befindet sich ausser einem Gradbogen ein auf einer Schneide (hinter  $d$ ) ruhendes dreiarmiges Hebelwerk. Von den beiden in gerader Linie liegenden Hebelarmen  $h$  und  $h'$  dient der längere, welcher 110 Millim. misst, als Index auf dem Gradbogen, der kürzere von 20 Millim.

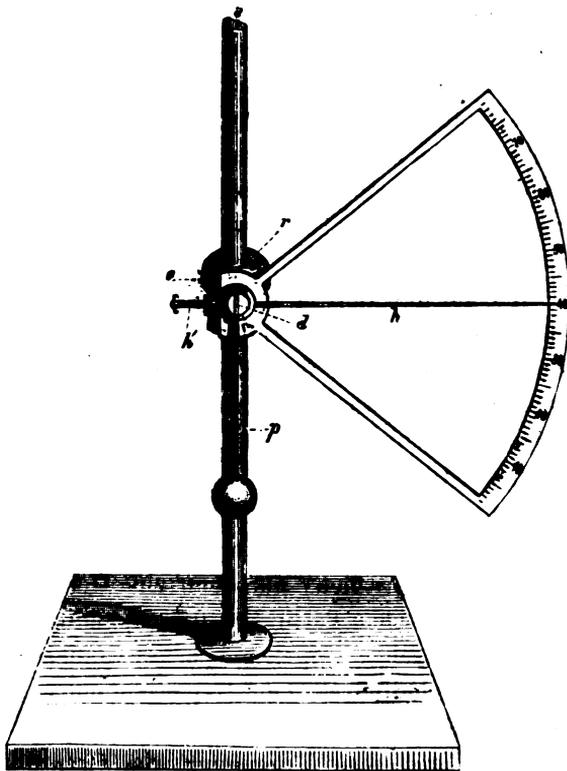
Länge zum Auflegen der Blätter, während der dritte, aus

einem heraus-schraubbaren Stift bestehende Arm ( $p$ ), einen rechten Winkel mit den genannten Armen bildet und verticalabwärts gerichtet ist. Wird er aus dieser Lage, z. B. durch Druck auf den kurzen Hebelarm  $h'$  gebracht, so wächst, wie beim Pendel, die Kraft mit welcher der Hebelarm  $p$  seiner Gleichgewichtslage zustrebt mit dem Sinus des Ausbiegungswinkels.

Durch Einschrauben verschieden langer und schwerer Stifte, sowie durch Anbringen von Kugeln an diese, lässt sich natürlich die zu gleicher Ausbiegung nöthige Kraft modificiren und so auch der an dem Gradbogen abzulesende Ausschlag reguliren, welchen die Auflegung eines Blattes auf den kurzen Hebelarm ( $h'$ ) bewirkt.

Um die Blätter auflegen zu können befestige ich längs der Mittelrippe auf der Blattoberseite einen Draht, der einerseits bis an das Gelenk reicht, anderseits eine Strecke über die Blattspitze hinausragt.

Figur 2.



Der Draht muss natürlich so gewählt werden, dass er bei den in Betracht kommenden Kräften keine Biegung erfährt, wozu übrigens bei einem Bohnenblatt ein aus zwei feineren Eisendrähten zusammengewickelter Stift ausreicht, welcher bei einer Länge von 60 bis 70 Millim. ein Gewicht von 0,2 Gramm hat. Die Befestigung des Drahtes erreichte ich durch Festbinden an mindestens drei Stellen (Basis, Mitte und Spitze des Blattes), wobei eine jede Fadenschlinge Mittelrippe und Draht umfasste. Das nöthige Durchstechen des Parenchyms, sowie auch eventuelles Wegschneiden der Blattspitze und ähnliche Verletzungen beeinträchtigen die Bewegungsfähigkeit des Gelenkes, auch während längerer Zeit, in keiner merklichen Weise. Wird die untere Gelenkhälfte an einem horizontal stehenden Blatte entfernt, so muss man selbstverständlich die über das Blatt hervorragende Drahtspitze auf die obere Seite, im entgegengesetzten Falle auf die untere Seite des kurzen Hebelarms ( $h'$ ) legen. Am Ende dieses befinden sich auf beiden Seiten kleine Stiftchen oder Häkchen gegen welche sich die Drahtspitze der entstehenden Schiefstellung des Hebelarmes halber, anpresst.

Wie im unverletzten Gelenke die eine Gelenkhälfte dem Expansionsstreben der anderen Hälfte gewisse Grenzen setzt, so thut es bei unserem Apparate die durch Ausbiegung entstehende und den kurzen Hebelarm ( $h'$ ) aufwärts oder abwärts treibende Kraft, welche mit zunehmender Ausbiegung, so gut wie die Expansionskraft der comprimirt werdenden Gelenkhälfte, wächst. Es befindet sich also das operirte und an unseren Apparat in beschriebener Weise gekuppelte Gelenk unter Verhältnissen, welche den im unverletzten Polster obwaltenden weit mehr entsprechen, als wenn eine Gelenkhälfte nach Entfernung der antagonistischen Partie sich frei expandiren kann. In diesem Falle sind es, abgesehen von dem gebeugt werdenden Gefässbündel <sup>1)</sup>, die in der Gelenkhälfte selbst der Expansion entgegentretenden, vorzüglich durch die Elasticität der Membranen bedingten Widerstände, welche der Ausdehnung, resp. Krümmung, eine Grenze setzen, Kräfte, welche natürlich auch im unverletzten Gelenke neben dem Antagonismus der opponirten Hälfte eine Rolle spielen können.

Je geringer die Kraft ist, mit der bei gegebenem Ausbiegungswinkel, das Pendel ( $p$ ) seiner Gleichgewichtslage zustrebt, um so grösser wird der Ausschlag sein, welchen der Expansionszuwachs eines Gelenkes hervorbringt, dessen Blatt dem kurzen Hebel ( $h'$ ) aufliegt.

1) Das gewaltsam gekrümmte Gefässbündel sucht natürlich mit gewisser Kraft in seine Gleichgewichtslage zurückzukehren.

In meinen mit Bohnenblättern angestellten Versuchen <sup>1)</sup> betragen übrigens die stärksten durch Verdunklung und Erhellung zu Stande kommenden Ausbiegungen meist wenig über 10 Grad, selten bis 20 Grad, und zeigten in allen Fällen eine Zunahme der Expansion bei abnehmender Helligkeit, umgekehrt eine Abnahme bei zunehmender Helligkeit an <sup>2)</sup>. Beiläufig sei bemerkt, dass ihrer oberen Hälfte beraubte Bohnenblattgelenke, wenn die Bewegungen an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesen wurden, in Folge von Verdunklung günstigsten Falles Hebung des Blattes bis 20 Grad, ergaben. Genaue Bestimmung dieser Ausbiegungen hat übrigens keinen besonderen Werth, da, abgesehen von anderen Verhältnissen, die Expansionskraft der restirenden Gelenkhälfte durch die Operation augenscheinlich Einbusse erleidet.

Bezüglich der Ausführung der Versuche ist noch mitzuthellen, dass in allen Fällen Topfpflanzen zur Anwendung kamen und über diese, sowie über das Hebel dynamometer, gleich nach vollendeter Zusammenstellung eine grosse Glasglocke gestülpt wurde. Directem Sonnenlicht dürfen die operirten Objekte nicht ausgesetzt und für möglichste Gleichhaltung der Temperatur unter der Glocke muss natürlich Sorge getragen werden. Letzteres ist auch deshalb nöthig, weil durch Niederschlagen von Feuchtigkeit auf die Wundfläche eine stärkere Expansion im Gelenke zu Stande kommen könnte.

Die Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken lehren, dass der gesammte, das Gefässbündel umgebende Gewebecomplex gleichsinnig auf Helligkeitsschwankungen reagirt und eine durch diese hervorgerufene Expansionsänderung sogleich in jeder antagonistischen Polsterhälfte sich geltend macht. Geschieht dieses so, dass die Relation der Expansionskräfte beiderseitig unverändert bleibt, wie z. B. in den rechts und links vom Medianschnitt gelegenen Partien eines Bohnengelenkes, so erfolgt keine Bewegung, die aber dann eintritt, wenn sich das Verhältniss der Expansionsintensität in den antagonistischen Gelenkhälften ändert. Da nun auf jede durch Verdunklung oder Erhellung hervorgerufene Bewegung eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt wird, welche das Blatt mehr oder weniger in die Ausgangslage

1) Es wurden in diesen Versuchen die Gelenke der ersten einfachen Bohnenblätter benutzt, deren Blattstiel natürlich sorgfältig festgehalten war.

2) Weicht das Blatt zu sehr von der Horizontale ab, so wird durch dessen Druck auf den kurzen Hebelarm die gemeinschaftliche Ebene der Hebelarme seitlich verschoben und der Gang des Hebelwerks eventuell stark alterirt. Es liessen sich übrigens Apparate construiren, die nicht an einem solchen Fehler leiden, und ebenso würde man auch Apparate bauen können, welche mit vertikal stehenden Blättern zu operiren gestatten.

zurückführt, so folgt, dass die Zunahme der Expansionsintensität in der einen Gelenkhälfte nur verhältnissmässig schneller fortschreitet, als in der anderen. Sobald diese letztere, vermöge ihrer Compression und ihres Expansionszuwachses im Stande ist, der antagonistischen Gelenkhälfte das Gleichgewicht zu halten, hat die Bewegungsamplitude ihre Grenze erreicht und sehr bald darauf wird thatsächlich der Rückgang angetreten. Hingängige und rückgängige Bewegung scheinen, soweit meine beiläufigen Beobachtungen ein Urtheil gestatten, und wie es auch zu erwarten ist, langsamer zu beginnen, um nach Erreichung eines Maximums wieder allmählig abzunehmen.

Neben den soeben mitgetheilten Bewegungsursachen spielt noch ein anderer Faktor eine Rolle. Wie ich erst späterhin zeigen kann, erreicht z. B. bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Senkung des Blattes die obere Gelenkhälfte ein Maximum der Expansion, um dann wieder einen gewissen Theil ihrer Ausdehnungskraft zu verlieren, wodurch natürlich der Rückgang des Blattes begünstigt wird. Im Dunklen ist aber die Expansionsintensität jeder Gelenkhälfte immer grösser als bei Beleuchtung und wenn alle äusseren Verhältnisse lange Zeit constant blieben, so würde, abgesehen von gewissen autonomen, bei manchen Pflanzen kaum nennenswerthen Aenderungen, die Ausdehnungskraft invariabel sein, d. h. jedem Helligkeitsgrade würde eine bestimmte Expansionsintensität eines Gewebecomplexes entsprechen. Indem ich auch hierfür die Beweise vorläufig schuldig bleibe, mache ich noch darauf aufmerksam, dass der endliche Zuwachs der Ausdehnungskraft für eine Helligkeitsdifferenz in zwei antagonistischen Gelenkhälften nicht gleich sein muss und dass demgemäss der Neigungswinkel eines Blattes bei verschiedenen constanten Beleuchtungsgraden ein anderer wird sein können. Uebrigens sind die Receptionsbewegungen nicht in dem anatomischen Bau des aktiven Parenchymgewebes, sondern in physiologischen Eigenthümlichkeiten dieses begründet, wie eine vergleichende anatomische Untersuchung zeigt, und wie auch aus dem Gang einer hervorgerufenen paratonischen Bewegung schon gefolgert werden kann.

Die Bewegung wird allein durch die ungleiche Relation der Expansionsintensität bedingt und kann in keinem Falle einen Rückschluss auf den durch Verdunklung hervorgerufenen wirklichen Zuwachs der Ausdehnungskraft in den Gelenken erlauben. Ein Bohnenblattgelenk, das bekanntlich nur in vertikaler Ebene Bewegungen ausführt, zeigt gleichzeitig, mit Rücksicht auf die Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken, dass bei relativ gleicher Zunahme der Expansionsintensität

keine Bewegung zu Stande kommt und dass spezifische, historisch gegebene Eigentümlichkeiten in den antagonistischen Gelenkpartien zur Ausführung von Receptionsbewegungen nothwendig sind. An demselben Objekte nimmt begreiflicherweise die Bewegungsamplitude mit der Grösse der Helligkeitsdifferenz zu. So veranlasste z. B. die Verdunklung einer Pflanze von *Acacia lophantha*, die in stark diffusum Licht verweilt hatte, eine maximale Annäherung der zuvor horizontal ausgebreiteten Blättchen auf 150 bis 160 Grad, während an einer ähnlichen, an hellerem diffusen Licht gehaltenen und zu gleicher Zeit (12 Mittags) verdunkelten Pflanze, vollkommene Schliessung der Blättchen beobachtet wurde. Ein der Helligkeitsdifferenz etwa gerade proportionales Wachstum der Expansionskraft in den Gelenkhälften ist nicht nothwendig und auch keineswegs wahrscheinlich.

## 2. Nutationsbewegungen.

Als Ursache der Bewegung sämtlicher Blattorgane wurde von allen Autoren eine abwechselnde Verlängerung und Verkürzung von antagonistischen Geweben angesehen, bis ich nachwies, dass bei den Blüten das Öffnen und Schliessen durch Wachstumsvorgänge zu Stande kommt <sup>1)</sup>. Hiernach war kaum daran zu zweifeln, dass die periodischen Bewegungen der Laubblätter ohne Gelenke gleichfalls auf ungleichseitigem Wachstum beruhe, da es ja bekannt war, dass an diesen Blättern die Bewegungen mit dem Alter erlöschen <sup>2)</sup>. Die Richtigkeit meiner Voraussetzung bestätigten im Frühjahr 1873 vorgenommene mikrometrische Messungen und unabhängig ist auch von Batalin <sup>3)</sup> erkannt, dass die Bewegungen der Laubblätter ohne Gelenke durch Wachstum vermittelt wird. unrichtig aber ist, wie schon bemerkt, die Ansicht dieses Forschers, dass auch die Gelenke bei jeder periodischen Bewegung einen gewissen Zuwachs erfahren. Batalin brachte auf dem Blatt einen Zeiger an, dessen mit dem Wachstum der Bewegungszone fortrückende Spitze, auf berusstem Papier bei dem Hin- und Hergang der Blätter Bogen beschrieb, welche nicht aufeinander fielen und hierdurch eben einen Zuwachs anzeigten. Diese Methode gibt aber keinen Aufschluss über die Zuwachse, welche eine jede der beiden antagonisti-

1) Pfeffer, *physiol. Untersuchungen* 1873, p. 161 ff.

2) Dassen, *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie* 1837—1838, IV, p. 130.

3) *Tageblatt der Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden* 1873, p. 131; *Flora* 1873, p. 450.

sehen Seiten bei einer Hebung oder Senkung des Blattes erfährt, und auch directe Messungen mit Maassstäben können meist nicht mit ausreichender Genauigkeit angestellt werden <sup>1)</sup>, wohl aber mikrometrische Messungen, über deren Ausführung ich schon vorhin sprach.

Auf den Unterschied zwischen Bewegungen mit und ohne Gelenke machte Dassen <sup>2)</sup> zuerst aufmerksam, doch finden sich schon bei Linné <sup>3)</sup> zahlreiche nutirende Blätter unter den schlafenden Blättern aufgeführt, und Dassen, sowie Batalin und Andere haben die Zahl bekannter Fälle noch wesentlich vermehrt. Dem Oeffnen und Schliessen der Blüthen liegen gleiche Ursache und Mechanik wie den periodischen Bewegungen der Laubblätter zu Grunde, wesshalb wir auch die Blüthen in den Kreis unserer Untersuchungen ziehen müssen.

Die Bewegungen der Laubblätter beginnen z. B. bei *Impatiens noli tangere* fast unmittelbar mit dem Hervortreten aus der Knospelage, nehmen dann in allen Fällen zunächst an Amplitude zu, um weiterhin mit dem nachlassenden Wachstum des Blattes wieder abzunehmen und endlich zu verschwinden. Bei Laubblättern und Blüthen vollziehen sich die Bewegungen wesentlich nur in vertikaler Ebene und zwar gibt es sowohl Blattorgane, welche sich Abends senken (*Impatiens*; Blüthen von *Pyrethrum corymbosum*), als auch solche, welche sich Abends erheben (*Chenopodium*; Blüthen vieler Compositen). Bei den Zungenblüthen der Compositen und den Laubblättern von *Impatiens noli tangere* kann die Bewegungsamplitude 90 Grad betragen, bei den meisten Laubblättern ist sie aber geringer. Die Zone, in der allein Bewegung vermittelt wird, rückt, wie schon früher bemerkt, mit der Wachstumszone der Blätter fort, und kann sowohl in die Lamina als in den Blattstiel zu liegen kommen. Die Länge der sich bei der Bewegung krümmenden Partie ist von der Ausdehnung der Wachstumszone abhängig und augenscheinlich fällt die stärkste Krümmung in den am intensivsten in die Länge wachsenden Blatttheil.

Das Oeffnen und Schliessen der Blüthen kommt, wie von mir nachgewiesen wurde <sup>4)</sup>, durch beschleunigtes Wachstum je eines Gewebecomplexes zu Stande, während gleichzeitig die antagonistische Partie ihre Länge nicht oder nicht wesentlich ändert und in gleicher Weise

1) Batalin maass auch mit Hilfe von Collodiumhäutchen.

2) L. c., p. 127.

3) Linné's *folia conniventia, includentia, circumsepientia* und *munienta* gehören wesentlich hierher. — *Amoenit. academicae* 1759, Bd. IV, p. 333 ff., vgl. auch De Candolle, *Physiologie* übersetzt von Rüper, Bd. 2, p. 630.

4) *Physiol. Unters.* p. 173.

verhält es sich auch bei den täglichen periodischen Bewegungen nütrender Laubblätter. Dessenungeachtet influirt das Licht, analog wie bei Gelenken, gleichsinnig auf die antagonistischen Gewebe, wie ich dieses nunmehr zeigen werde.

Die meisten periodisch nütrenden Blattorgane antworten auf eine am Tage vorgenommene Verdunklung, wie dieses auch für Blüten nachgewiesen ist <sup>1)</sup>, mit nur geringer Bewegung und unter allen von mir untersuchten Objekten sind es nur die Blätter von *Impatiens noli tangere*, welche zu jeder Tageszeit sehr ansehnlich auf Verdunklung reagiren, so dass sie innerhalb einer halben Stunde eine Senkung bis zu 70 Grad ausführen können. An dieser Pflanze wollen wir zunächst die Mechanik der durch paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen einfachen Receptionsbewegungen studiren, um dann die Verhältnisse bei anderen Objekten kennen zu lernen.

Aus der nachfolgenden Tabelle I ist ersichtlich, dass durch die Verdunklung ein sehr beschleunigtes Wachstum der Oberseite hervorgerufen wird. Denn während die Blätter bei einem zweistündigen Aufenthalt im Tageslicht, wobei sie in gleicher Lage verharrten, keinen oder nur einen Zuwachs bis zu einem Theilstrich für die Oberseite der Bewegungszone ergaben, ist diese in Folge der Verdunklung in  $\frac{3}{4}$  bis 1 Stunde um 5 bis 9 Theilstriche gewachsen. Nachdem die Pflanzen wieder ans Licht gebracht waren (um  $10\frac{3}{4}$  Morgens, resp.  $1\frac{1}{2}$  Nachm.) und sich die Blätter ungefähr in die Lage, welche sie vor Verdunklung einnahmen, zurückbegeben hatten, wurde wieder (um 12 Mittags, resp.  $3\frac{1}{2}$  Nachm.) gemessen. Die Oberseite hat während der Hebung, wie die Tabelle zeigt, kein Wachstum oder sogar eine geringe Verkürzung erfahren, die Hebung ist also durch Wachstum der Unterseite zu Stande gekommen. Dieses ergibt sich auch aus Tabelle II, in der während der Hebung der Blätter im Licht ( $11\frac{1}{2}$  resp.  $11\frac{3}{4}$  Morgens bis 1 resp.  $1\frac{1}{4}$  Nachm.) Zuwachse der Unterseite von 4, 5 bis 8 Strich verzeichnet sind.

Ausserdem zeigen diese Versuche, welche mit anderen Pflanzen, aber an demselben Tage wie die in Tab. I verzeichneten Messungen ausgeführt wurden, dass während der durch Verdunklung hervorgerufenen, auch hier ansehnlich ausgefallenen Senkung, auf der Unterseite kein Wachstum, wohl aber eine geringe Verkürzung bis zu einem Theilstrich gefunden wurde.

1) Pfeffer, l. c., p. 200.

Tabelle I.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von *Impatiens noli tangere* (3/7. 1873)

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Am Tageslicht:					
9 $\frac{1}{2}$ Vorm.	180,5	8 Vorm.	160,5	8 Vorm.	182
12 $\frac{1}{2}$ Nachm.	180,5	10 „	161	10 „	183
Nun dunkel bis:					
1 $\frac{1}{2}$ „	189,5	10 $\frac{3}{4}$ „	166	10 $\frac{3}{4}$ „	189,5
Wieder ans Tageslicht bis:					
3 $\frac{1}{2}$ „	189,5	12 „	165,5	12 „	188,5

Tabelle II.

Messungen auf der Unterseite der Blätter von *Impatiens noli tangere* (3/7. 1873)

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Am Tageslicht:					
8 Vorm.	179	8 U. 5' Vorm.	180,5	8 U. 10' Vorm.	195,5
11 „	179	11 U. 5' „	181,5	11 U. 10' „	196
Nun dunkel bis:					
11 $\frac{1}{2}$ „	178	11 $\frac{3}{4}$ „	181	11 U. 50' „	195,5
Wieder ans Tageslicht bis:					
1 Nachm.	184	1 $\frac{1}{4}$ Nachm.	189	1 U. 25' Nachm.	200

Die Temperatur hielt sich während der Versuchsdauer zwischen  
21.5 und 22.3 C.

Die Tabellen sind ohne weitere Erklärung verständlich. Es wurde z. B. in Tabelle II, Versuch 1. um 8 und 11 Uhr Vormittags gemessen, während die Pflanze am Tageslicht stand, dann von 11 bis 11 $\frac{1}{2}$  Vormittags verdunkelt und nach Messung um 11 $\frac{1}{2}$  Uhr die Pflanze wieder ans Licht gebracht. Die hiernach ausgeführten Messungen sind in beiden Tabellen vorgenommen, nachdem die Blätter ungefähr die Lage wieder eingenommen hatten, in der sie sich vor der Verdunklung befanden. Die durch Verdunklung hervorgerufene Senkung betrug in den verschiedenen Versuchen 50 bis 70 Grad. Bei Messungen auf der Unterseite darf die Senkung nicht zu weit gehen, weil man dann das Objektiv nicht auf die Messungsmarken einstellen kann. Diese befanden sich hier, wie auch in den noch mitzutheilenden Versuchen, entweder auf dem Blattstiel oder auf der Mittelrippe im alleruntersten

Theil der Lamina, in jedem Falle in der sich am stärksten bei den Receptionsbewegungen des fraglichen Blattes krümmenden Zone. Alle Versuche (Tab. I bis V) wurden mit Topfpflanzen ausgeführt. Die Pflanze selbst befestigte ich bis an das zu messende Blatt an einen eingesteckten Stab und wenn nöthig, wurden auch die bei der Messung hinderlichen Blätter seitlich gebogen und in geeigneter Weise festgehalten. Handelte es sich um Messungen auf der Unterseite der Blätter, so wurde der Topf mit feinem Zeug (Gaze) überbunden und mit Hilfe von Klammern oder sonst in irgend einer Weise so gestellt, dass die zu messende Partie horizontal stand <sup>1)</sup>. Im übrigen verweise ich auf das früher (p. 5) bezüglich meiner Messungsmethode Gesagte.

Die eine antagonistische Seite erfährt bei einer Receptionsbewegung unter Umständen eine Verkürzung, welche den Messungsfehler (0,5 Strich) überschreitet, wie die Versuche mit *Impatiens* und ebenso die später mitzutheilenden Messungen an Blüthen zeigen. Diese Verkürzung ist ohne Frage Folge einer Compression, die auch leicht verständlich, wenn wir uns die Vorgänge an Gelenken ins Gedächtniss rufen, bei denen ja, sofern die neutrale Achse in der Mitte liegt, sich die eine Hälfte um ebensoviel verkürzen muss, als sich die andere verlängert. Bei den nutirenden Objekten setzen gleichfalls die Gefäßbündel der durch Wachsthum zu Stande kommenden Verlängerung einen gewissen Widerstand entgegen und sofern sich eine Hälfte stärker verlängert als die andere, erscheint eine Verkürzung dieser letzteren Hälfte ganz begreiflich. Aber auch ohne einen solchen, faktisch existirenden Widerstand, kann doch bei ungleich schnellem Wachsthum zweier, oder alleinigem Wachsthum einer Längshälfte eine Verkürzung der concav werdenden Seite in einer ähnlichen Weise zu Stande kommen, wie bei der Einkrümmung eines aus zwei ungleich langen elastischen Streifen zusammengesetzten Systemes <sup>2)</sup>.

Ob bei einer periodischen Nutationsbewegung die concav werdende Seite gleich lang bleibt, sich verkürzt oder verlängert, das wird von verschiedenen Umständen abhängen. Wenn, wie es faktisch geschieht, Beleuchtungswechsel das Wachsthum der antagonistischen Gewebe gleichsinnig afficirt, so werden Relation der beiderseitigen Beschleunigung

1) Damit das Blatt beim Umkehren nicht vermöge seines Gewichtes Dehnungen der Wachstumszone zu Stande bringt, ist es nöthig demselben eine Stütze zu geben, die in einfachster Weise durch Einstecken einer langen Nadel in einen an dem zum Festhalten dienenden Stabe befindlichen Kork herzustellen ist. Ueberhaupt ist es gut durch geeignetes Festhalten des Blattes Schwankungen dieses während der Messung zu hindern.

2) Vergl. Nägeli und Schwendener, *Mikroskop* 1867, p. 414.

gung, Widerstandsfähigkeit der Gefässbündel oder anderer Gewebe und die Wachstumsschnelligkeit der Bewegungszone als wesentlich bestimmende Faktoren im Spiele sein. Da sich diese Faktoren mit dem Alter des Objektes ändern, so wird auch das Verhalten der bei den periodischen Bewegungen concav werdenden Seite Variationen erfahren können. Als eine Pflanze, welche jedesmal eine Verlängerung auch der Seite erkennen liess, nach welcher die periodische Bewegung gerichtet war, habe ich *Nicotiana rustica* kennen lernen, bei welcher die die Bewegung vermittelnde Zone der Blätter in sehr intensivem Längenwachstum begriffen ist.

Aus den obigen Erörterungen ist ersichtlich, wie eine bei einer Receptionsbewegung beobachtete geringe Verkürzung, oder überhaupt verlangsamtes Wachstum einer Seite zu Stande kommen kann, auch wenn beide antagonistische Seiten in gleichsinniger Weise auf Beleuchtungswechsel reagiren. Wenn dieses aber der Fall, wird die rückgängige Bewegung der Blätter, welche bei den Gelenken wesentlich durch die zunehmende Expansionskraft der comprimierten Seite bewirkt wird, bei den nutirenden Objekten durch beschleunigtes Wachstum der bei paratonisch hervorgerufenen Hebung oder Senkung der Blätter nicht verlängerten Seite zu Stande kommen. Dieses ist denn auch, wie die Tabellen III und IV ergeben, thatsächlich der Fall. In den hier mitgetheilten Versuchen wurden die Pflanzen nach der durch Verdunklung hervorgerufenen Senkung der Blätter bei Lichtabschluss gehalten und nach erfolgter Hebung auf der Oberseite (Tabelle III) oder an anderen Objekten auf der Unterseite (Tabelle IV) gemessen. Im ersteren Falle musste gleich nach vollendeter Senkung die Distanz der Marken gemessen werden, während dieses für die Unterseite nicht nöthig war, welche ja bekanntermassen bei der Senkung der Blätter höchstens eine geringe Verkürzung, aber keinen Zuwachs erfährt. Da durch Beleuchtung die Pflanze wieder in einen für Verdunklung reactionsfähigen Zustand gebracht wird, so ist durchaus nothwendig Messungen, welche an im Dunklen zu haltenden Pflanzen (wie in Tabelle III) gemacht werden, so schnell als möglich auszuführen. Es ist dieses sehr wohl in  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Minuten möglich und innerhalb dieser Zeit hat nachweislich diffuses Licht keine solche Wirkung, dass bei nachfolgender Wiederverdunklung eine bemerkliche Senkung der Blätter zu Stande kommt.

Tabelle III.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von *Impatiens noli tangere* (10/7. 1873).

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.	Versuch 2.	Versuch 3.
Am Tageslicht:		
8 U. Vorm. 145	8 U. 5' Vorm. 179,5	8 U. 15' Vorm. 199
9 $\frac{1}{2}$ " 145	10 U. 5' " 180.	10 U. 15' " 199
Nun dunkel:		
10 $\frac{1}{4}$ " 153	10 U. 55' " 187	11 U. " 208
11 $\frac{1}{4}$ Nachm. 154	1 U. 40' Nachm. 189	1 U. 30' Nachm. 210,5

Tabelle IV.

Messungen auf der Unterseite der Blätter von *Impatiens noli tangere* (10/7. 1873).

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.	Versuch 2.	Versuch 3.
Am Tageslicht:		
8 U. 2' Vorm. 207	8 U. 8' Vorm. 156,5	8 U. 17' Vorm. 192
9 U. 37' " 207	10 U. 8' " 157	10 U. 17' " 192,5
Nun dunkel:		
1 U. 17' Nachm. 214	1 U. 45' Nachm. 161	1 U. 32' Nachm. 199

Temperatur während der Versuchsdauer 22,8 bis 23,9 C.

Die mitgetheilten Versuche zeigen, dass Verdunklung endlich ein beschleunigtes Wachsthum der Unterseite hervorruft. Denn während bei constanter Beleuchtung des Morgens die Marken in 1 $\frac{1}{2}$  bis 2 Stunden in kaum merkbarer Weise auseinanderrückten, ist die Unterseite in Folge der Verdunklung während 3 $\frac{1}{4}$  bis 3 $\frac{3}{4}$  Stunden um 4 bis 7 Strich gewachsen (Tabelle IV). In gleicher Weise folgt aus Tabelle III, dass Verdunklung ein beschleunigtes Wachsthum der Unterseite nach sich zieht, denn Hebung des Blattes ist ja hier vor sich gegangen, obgleich die Oberseite sich nicht verkürzte, sondern im Gegentheil einen geringen Zuwachs zeigte.

Es ist zu beachten, dass die durch Lichtentziehung gesenkten und im Dunklen gehaltenen Blätter nicht wieder auf die Ausgangslage zurückkehrten. So hatten sich in den oben mitgetheilten Versuchen (Tab. III und IV) die Blätter beim Verdunkeln um 60 bis 70 Grad gesenkt, bis zu Ende des Versuches aber nur um 30 bis 50 Grad gehoben und würden voraussichtlich auch weiterhin nicht höher gestiegen sein.

Dieses erklärt sich daraus, dass der Gleichgewichtslage — d. h. der Stellung, in welcher das unter constanten äusseren Verhältnissen sich abwickelnde Wachstum beider antagonistischen Hälften sich im Gleichgewicht befindet — im Dunklen eine gesenktere Lage der Blätter als am Licht entspricht. Die Hebung unserer Blätter schreitet aber auch im Dunklen weit langsamer fort, als wenn die Pflanzen nach paratonischer Senkung wieder beleuchtet werden, ein Verhalten, das in der ungleich schnellen Reactionsfähigkeit der antagonistischen Gewebe seine Erklärung findet. Durch Licht wird das Wachstum in der Oberseite der Bewegungszone schnell retardirt, während das durch Verdunklung der Unterseite inducirte Wachstumsstreben sich zum guten Theil abwickeln kann. Weiter verlängert sich bei der Hebung der Blätter im Dunklen die Oberseite der Bewegungszone, wenn auch wenig, so doch nachweislich (Tab. III), während dieselbe bei der am Licht erfolgten Hebung eine, wenn auch geringe Verkürzung erfahren kann (Tab. I). Die Retardirung des Wachstums der Oberseite hat also zur Folge, dass diese durch die fortschreitende Verlängerung der Unterseite eine gewisse Compression erfahren kann. Dieses ganze Verhalten wird sofort klar, wenn man sich die Verhältnisse an Gelenken ins Gedächtniss ruft und beachtet, dass, was bei diesen vorübergehende Expansion, bei den nutirenden Objecten Wachstum ist. Dieses berücksichtigt, sieht man auch ein, dass in der That Beleuchtung eine wirkliche Beschleunigung der Verlängerung der Unterseite als eine indirecte Folge bewirken kann, obgleich faktisch das Wachstum durch Helligkeitssteigerung, wenn auch langsam, gehemmt wird. Durch Beleuchtung vermindert sich ja das Wachstum, oder sagen wir hier gleich die dieses bedingende Expansionskraft der Oberseite, und die antagonistische Seite kann sich nun schneller als im Dunklen verlängern, wenn die Gefässbündel der Bewegungszone dem Längenwachstum einen gewissen Widerstand entgegensetzen, woran bei *Impatiens* und auch bei anderen Objecten nicht zu zweifeln ist. Ebenso wird ja auch durch Beleuchtung eines durch Verdunklung gesenkten, mit Gelenk versehenen Blattes, die Hebung, also auch die Verlängerung der Unterseite, beschleunigt, weil das Licht schneller die Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte vermindert.

Nach den Untersuchungen Prantl's <sup>1)</sup> ist nicht daran zu zweifeln, dass alle Blätter im Finstern schneller als am Licht wachsen, aber es ist wohl zu unterscheiden zwischen diesem in constanter Finsterniss

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Heft III, p. 353.

schnellerem Wachstum und dem stossweise so ansehnlich beschleunigten Wachstum, wie es durch den Act der Verdunklung an sich periodisch bewegenden Blattorganen hervorgerufen wird. Hierbei nimmt das Blatt nicht einfach die Wachstumsschnelligkeit an, welche ihm bei constanter Finsterniss zukommt, sondern führt einen plötzlichen Zuwachs mit weit grösserer Schnelligkeit aus, ein Verhalten, das wir in analoger Weise späterhin auch bezüglich der Temperaturschwankungen für die Blüten von *Crocus* kennen lernen werden.

Ein Versuch mit *Impatiens noli tangere* mag hier einen Platz finden. Eine Pflanze wurde Abends dunkel gestellt und am anderen Morgen, während sie im Finstern blieb und die Blätter keine Bewegung ausführten, der Zuwachs an auf der Oberseite der Bewegungszone angebrachten Marken gemessen. Die Distanz dieser hatte sich von 8 bis 12 Uhr Morgens um 1,5 Strich (182 auf 183,5) vermehrt, dann kam die Pflanze bis 2 Uhr Nachmittags an helles Tageslicht, um nun verdunkelt zu werden und zeigte in Folge dessen nach  $\frac{1}{2}$  Stunde eine Verlängerung um 8 Strich (184 auf 192), während auf dem gleichen Querschnitt, aber auf der Unterseite angebrachte Marken eine Verkürzung um 0,5 Strich (188 auf 187,5) ergaben. Es würde hiernach das Wachstum in der Mitte der Bewegungszone  $\frac{8 - 0,5}{2} = 3,75$  Strich betragen haben. Dieses

Wachstum ist mit dem ohne Bewegung im Finstern ausgeführten vergleichbar und zeigt, wie sehr gross die Beschleunigung durch den Act der Verdunklung ist. Das hierbei beobachtete Wachstum würde auf 1 Stunde berechnet 7,5 Strich ausmachen, während das stündliche Wachstum in constanter Dunkelheit nur 0,37 Strich gleichkommt. Zwei andere, gleiches Resultat gebende Versuche unterlasse ich hier mitzutheilen und bemerke nur noch, dass während der Zeit der Verdunklung die als Controle beobachteten Pflanzen keine Bewegung der Blätter unter constanten äusseren Verhältnissen ausführten und an seit Morgens dunkel gehaltenen Pflanzen vorgenommene Messungen für die Nachmittagsstunden kein schnelleres Wachstum der Bewegungszone als für die Morgenstunden ergaben. Die ansehnliche plötzliche Beschleunigung des Wachstums durch Lichtentziehung ist übrigens auch aus den in Tab. I — IV mitgetheilten Versuchen zu ersehen.

Die gleichsinnige Beschleunigung des Wachstums beider antagonistischen Hälften ist durch die mitgetheilten Versuche vollkommen festgestellt, es ist aber auch in anderer Weise sehr schlagend darzutun, dass Helligkeitszunahme das Wachstum der Unterseite der Bewegungszone bei den Blättern von *Impatiens* verlangsamt, indem man

nämlich beide Seiten ansehnlicher, die untere aber relativ stärker beleuchtet. Ich brachte zu dem Zwecke Topfpflanzen unter verdunkelnde Recipienten, die ich des Morgens so in die Höhe hob, dass der untere Rand des Pappcylinders ein wenig tiefer als das zu beobachtende Blatt stand. Dieses senkte sich in Folge dessen bei den verschiedenen Versuchen innerhalb 2 Stunden (8—10 Uhr Morgens) um 25 bis 45 Grad, während zur Controle im Dunklen gelassene Pflanzen in dieser Zeit keine, oder höchstens eine bis zu 2 Grad gehende Bewegung der Blätter aufzuweisen hatten. Als aber am anderen Tage die Controlpflanzen als Versuchsobjekte und diese als Controlpflanzen dienten, führten wieder nur die beleuchtet werdenden Objekte Senkungen der Blätter aus, welche hier, wie auch in anderen Fällen, an geeignet angebrachten (gewöhnlichen) Gradbogen abgelesen wurden. Würde Helligkeitszunahme das Wachstum der unteren Seite beschleunigen, so hätten sich die Blätter nothwendig heben müssen und dieses um so mehr, als ja nachweislich das Wachstum der Oberseite durch Zunahme der Beleuchtung verlangsamt wird, die zuvor dunkle Oberseite in unseren Versuchen aber, wenn auch relativ schwächer als die Unterseite beleuchtet wurde.

Versuche, die Methode der einseitigen Operation auch an den Blattstielen von *Impatiens* anzuwenden, führten zu keinem Resultate und wenn es nun wohl auch möglich sein mag, an kräftigeren Objekten zum Ziele zu kommen, so ist doch zu bedenken, dass diese Methode mit nutirenden Blattorganen nicht so elegante Resultate, wie mit Gelenken geben kann. Da ausserdem die mir bekannten Objekte mit kräftigerer Bewegungszone nur in geringem Grade paratonisch empfindlich sind und die gleichsinnige Wirkung von Beleuchtungswechsel auf die antagonistischen Gewebe zur Genüge in anderer Weise festgestellt war, so hatte ich keine Veranlassung noch weitere Versuche mit Hülfe einseitiger Operation anzustellen.

Bei den meisten periodische Nutationsbewegungen ausführenden Blattorganen sind die paratonischen Bewegungen, soweit diese ausschliesslich auf die Wirkung des Beleuchtungswechsels fallen, zu gering, um von Messungen auf den antagonistischen Seiten beweisende Resultate erwarten zu können. Die andere bei *Impatiens* angewandte Methode, relativ stärkere Beleuchtung der Unterseite der Bewegungszone, führte bei den Abends sich senkenden Strahlenblüthen von *Pyrethrum corymbosum*, bei gleicher Ausführung des Experimentes, zu demselben Resultat wie bei der erstgenannten Pflanze. Periodisch nutirende, sich Abends senkende Blätter sind bis jetzt in nur geringer

Zahl bekannt, bei den Pflanzen aber, welche Abends ihre Blätter heben, dürfte die fragliche Methode nicht mit Aussicht auf jedesmaligen sicheren Erfolg anzuwenden sein. Die Oberseite dieser Blätter wird immer relativ stärker beleuchtet und doch führen dieselben jeden Morgen die durch die allseitige Helligkeitszunahme bedingte, hier in einer Senkung bestehende paratonische Bewegung aus, weil diese, vermöge der specifischen Eigenthümlichkeit der Bewegungszone, den Effect der einseitig stärkeren Beleuchtung der oberen Seite überwiegt. Mir fehlen übrigens Erfahrungen, ob es bei sorgfältiger Versuchsanstellung möglich ist, mit Hülfe relativ stärkerer Erhellung auch für die letztgenannten Blätter den Nachweis zu führen, dass die Oberseite, deren Wachsthum bei der abendlichen Hebung der Blätter gehemmt wird, durch Licht eine Verlangsamung ihres Wachsthums erfährt.

Ein Argument, dass Beleuchtungswechsel gleichsinnig auf die antagonistischen Hälften periodisch nutirender Blätter wirkt, liefert auch der Gang der durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegungen. Diese bestehen, welche Pflanzen (Blätter und Blüthen) ich auch immer untersuchte, wie bei *Impatiens* aus einer hin- und rückgängigen Bewegung, eine Folge der gleichsinnigen, aber ungleich schnellen Wachsthumbeschleunigung in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone. Eine solche Deutung fordern die Erfahrungen an *Impatiens* und wenn wohl auch nicht zu zweifeln, dass sie vollkommen richtig ist, so darf man doch nicht vergessen, dass allein aus dieser Art des Ganges einer Receptionsbewegung, der obige Schluss nicht mit absoluter Sicherheit gezogen werden kann. Denn es wäre z. B. auch möglich, dass nach einer, durch stossweise beschleunigtes Wachsthum einer antagonistischen Hälfte hervorgerufenen Hebung oder Senkung eines Blattes, diese Hälfte zunächst selbst langsamer als in constanter Finsterniss wüchse, während die antagonistische Partie der Bewegungszone einfach ihr früheres Wachsthum beibehielt und so die rückgängige Bewegung zu Stande brächte.

Die täglichen periodischen Bewegungen verdanken, wie schon fröher bemerkt wurde, ihre Entstehung den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen einfachen Receptionsbewegungen. Diese haben Nachwirkungsbewegungen zur Folge, gleichsam wie ein angestossenes Pendel schwingt das Blatt noch einigemal hin und her und aus Combination dieser Nachwirkungen und den mit dem Tageswechsel Hand in Hand gehenden neuen paratonischen Wirkungen geht die Tagesperiode hervor, deren, durch Summation von Einzelwirkungen entstandene Amplitude auch dann sehr gross sein kann, wenn eine einmalige Verdunk-

lung einen nur geringen Ausschlag hervorbringt. Die täglichen periodischen Bewegungen werden im Dunklen, wie bei constanter Beleuchtung, noch einige Zeit mit sich verringernder Amplitude fortgesetzt und zwar indem je eine antagonistische Seite gegen Morgen oder Abend ein beschleunigtes Wachstum ausführt.

Dass die mit dem Tageswechsel ausgeführt werdenden Bewegungen durch beschleunigtes Wachstum je einer antagonistischen Seite zu Stande kommen, ist schon früher von mir <sup>1)</sup> für Blüten nachgewiesen worden. Ebenso ist es aber auch bei den Blättern von *Impatiens* und anderen Pflanzen, was auch gar nicht anders zu erwarten war, da ja die täglichen periodischen Bewegungen Folge der einfachen Receptionsbewegungen sind und demgemäss mit der Bewegungsmechanik dieser übereinstimmen werden. Für die Blätter von *Impatiens noli tangere* zeigen die in Tabelle V mitgetheilten Messungen, dass Senkung der Blätter am Abend und ebenso die bei Lichtabschluss stattfindenden Bewegungen, durch entsprechendes Wachstum in der Bewegungszone hervorgebracht werden.

Tabelle V.

Messungen auf der Oberseite der Blätter von *Impatiens noli tangere*.

Vergrößerung 80. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Am Tageslicht:					
4/7. 1873.	5 Nachm.	126	93		140
»	11 »	135,5	103		151
Von nun an dunkel gehalten:					
5/7. 1873.	7½ Vorm.	136	104		152
»	5 Nachm.	139	106		153,5
»	11 »	144	111		156,5
6/7. 1873.	7½ Vorm.	144	112		157

Die Messungen des Versuchs 2 sind thatsächlich um 2 Minuten, die des Versuchs 3 um 5 Minuten später angestellt als im Versuch 1. — Temp. 22—23 C.

Aus der vorstehenden Tabelle ist ersichtlich, dass die im Dunklen ausgeführten Senkungen der Blätter in gleicher Weise durch beschleunigtes Wachstum der Oberseite der Blätter zu Stande kommen, wie die gleichsinnigen Bewegungen am Tageswechsel verweilender Pflanzen. Dieses beschleunigte Wachstum vollzieht sich zwischen 5 und 11 Nachmittags, während von 11 Nachmittags bis 7½ Vormittags und

1) *Physiol. Untersuchungen* p. 173.

von hier ab bis 5 Nachmittags die Oberseite einen verhältnissmässig nur geringen Zuwachs erfährt. Dabei hatten die Blätter zwischen den beiden letzten Beobachtungen (5/7. 11 Nachm. bis 6/7. 7 $\frac{1}{2}$  Vorm.) sich noch um 20 bis 40 Grad gehoben und aus den, etwa zu gleichen Stunden wie bei normalem Beleuchtungswechsel vollzogenen Hebungen folgt, dass diese rückgängige Bewegung durch beschleunigtes Wachstum der Unterseite bewirkt wird, da sich ja die Oberseite, wie die Messungen zeigen, nicht verkürzt. Auch die in Tabelle VI aufgeführten, mit Blüten von *Leontodon hastilis* ausgeführten Versuche ergeben für die Innenseite (Oberseite) während des Aufenthalts im Dunklen ein beschleunigtes Wachstum in den Morgenstunden, für die Aussenseite (Unterseite) hingegen eine Beschleunigung des Wachstums am Nachmittage, also gleiches Verhalten, wie es die am Tageslicht sich öffnenden und schliessenden Blüten zeigen.

In den Tabellen VI und VII sind unter *b* und *c* die procentischen, auf je eine Stunde berechneten Zuwachse zusammengestellt. So ist z. B. in Versuch 1 (Tab. VI) zwischen 6 $\frac{1}{4}$  und 9 Morgens (in 2 $\frac{3}{4}$  Stunden) ein Zuwachs von 144 auf 145,5 also um 1,5 Theilstrich gemessen und demnach der für eine Stunde und in Procenten ausgedrückte Zuwachs  $\frac{1,5 \cdot 100}{144 \cdot 2,75} = 0,38$  Procent. Die Messungen wurden immer zugleich auf Aussen- und Innenseite vorgenommen und die beiderseitigen Marken so genau als möglich auf demselben Querschnitt der Blütenröhre angebracht. Als Objekte dienten Blütenköpfchen an denen der Hüllkelch und alle Blüten bis auf die zu messende entfernt waren. Führt man den Blütenstiel durch einen Kork in mit Wasser gefüllte kurze Reagensröhren, so lässt sich bequem auf dem Objektisch messen, indem man die Gläschen z. B. in die Rinne eines geeignet ausgefeilten und auf einen Objektträger befestigten Korkes klemmt.

Aus den Tabellen VI *b* und *c* ist ersichtlich, dass, wie es ja auch die täglichen periodischen Bewegungen erfordern, die antagonistischen Hälften sich bezüglich ihres Wachstums gerade entgegengesetzt verhalten, die Verlängerung der einen Hälfte also abnimmt, wenn das Wachstum der anderen zunimmt und umgekehrt. Eine Beschleunigung des Wachstums der Innenseite durch Beleuchtung am Morgen ist aus dem Vergleich der in Tabelle VI *c* und VII *c* gelieferten Zusammenstellung nicht zu entnehmen; die procentischen, stündlichen Zuwachse sind in beiden Fällen die gleichen, obgleich das einermal die Blüten während des ganzen Tages (17/8) dunkel blieben, das andere mal gegen 6 Morgens (siehe die dritte Verticalreihe), zu der Zeit in

## Tabelle VIa.

Messungen an Blüten von *Leontodon hastilis*.

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00813 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Aussen	Innen	Aussen	Innen	Aussen	Innen
16 <sup>8</sup> 73. Am Tageslicht:					
11 Vorm.	119	120	11 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Vorm.	107	118
9 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Nachm.	139	130,5	10 Nachm.	128	119
17 <sup>8</sup> 73. Von nun an dunkel:					
6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Vorm.	144	141	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm.	128	134
9	145,5	156	9	128	150
4 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Nachm.	163	162	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.	147	158
11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm.	125	118	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Vorm.	143	133,5
10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.	142	119	9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	143	145
			4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.	160,5	148

## Tabelle VIb.

Wachstum der Aussenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Im Dunklen		
	11 Vorm. bis 10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.	9 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Nachm. bis 6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Vorm.	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Vorm. bis 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm.	9 Vorm. bis 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.
Versuch 1.	1,560 <sub>0</sub>	0,420 <sub>0</sub>	0,380 <sub>0</sub>	1,660 <sub>0</sub>
Versuch 2.	0,960 <sub>0</sub>	0	0	2,530 <sub>0</sub>
Versuch 3.	1,240 <sub>0</sub>	0,080 <sub>0</sub>	0	1,750 <sub>0</sub>

## Tabelle VIc.

Wachstum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Im Dunklen		
	11 Vorm. bis 10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.	9 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Nachm. bis 6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Vorm.	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Vorm. bis 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm.	9 Vorm. bis 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nachm.
Versuch 1.	0,810 <sub>0</sub>	1,220 <sub>0</sub>	3,030 <sub>0</sub>	0,530 <sub>0</sub>
Versuch 2.	0,080 <sub>0</sub>	1,480 <sub>0</sub>	4,780 <sub>0</sub>	0,710 <sub>0</sub>
Versuch 3.	0,070 <sub>0</sub>	1,480 <sub>0</sub>	3,130 <sub>0</sub>	0,300 <sub>0</sub>

Zu den Tabellen VIb und c, sowie VIIb und c sind als Zeiten über den Verticalreihen die Stunden gesetzt, welche die Beobachtungszeiten der einzelnen Versuche in sich einschliessen. Wo, wie z. Th. in den Versuchen 2 und 3 der

Tabelle VIIa.

Messungen an Blüten von *Leontodon hastilis*.

Vergrößerung 70. — 1 Theilstrich = 0,00613 Millim.

Versuch 1.		Versuch 2.		Versuch 3.	
Aussen	Innen	Aussen	Innen	Aussen	Innen
16/5 73. Am Tageslicht:					
11 $\frac{1}{2}$ Vorm. 135	104	11 $\frac{3}{4}$ Vorm. 113	124	12 Vorm. ?	92,5
10 $\frac{1}{2}$ Nachm. 158	109	10 $\frac{3}{4}$ Nachm. 119	126	11 Nachm. 107,5	92,5
17/8 73. Nun verdunkelt:					
6 Vorm. 160	121	6 $\frac{1}{2}$ Vorm. 119	139	6 $\frac{1}{2}$ Vorm. 107,5	104
Zurück ans Tageslicht:					
5 $\frac{3}{4}$ Vorm. 162	133	9 $\frac{1}{4}$ Vorm. 119,5	155,5	9 $\frac{1}{4}$ Vorm. 106	114
5 $\frac{3}{4}$ Nachm. 189	142	4 Nachm. 137	163,5	4 Nachm. 117	115

Tabelle VIIb.

Wachsthum der Aussenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Verdunkelt	Am Tageslicht	
	11 $\frac{1}{2}$ Vorm. bis 11 Nachm.	10 $\frac{1}{2}$ Nachm. bis 6 $\frac{1}{2}$ Vorm.	6 Vorm. bis 9 $\frac{1}{4}$ Vorm.	5 $\frac{3}{4}$ Vorm. bis 4 Nachm.
Versuch 1.	1,47 $\frac{0}{0}$	0,17 $\frac{0}{0}$	0,46 $\frac{0}{0}$	2,37 $\frac{0}{0}$
Versuch 2.	0,47 $\frac{0}{0}$	0	0,15 $\frac{0}{0}$	2,17 $\frac{0}{0}$
Versuch 3.	?	0	0	1,54 $\frac{0}{0}$

Tabelle VIIc.

Wachsthum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Am Tageslicht	Verdunkelt	Am Tageslicht	
	11 $\frac{1}{2}$ Vorm. bis 11 Nachm.	10 $\frac{1}{2}$ Nachm. bis 6 $\frac{1}{2}$ Vorm.	6 Vorm. bis 9 $\frac{1}{4}$ Vorm.	5 $\frac{3}{4}$ Vorm. bis 4 Nachm.
Versuch 1.	0,43 $\frac{0}{0}$	1,47 $\frac{0}{0}$	3,60 $\frac{0}{0}$	0,97 $\frac{0}{0}$
Versuch 2.	0,13 $\frac{0}{0}$	1,33 $\frac{0}{0}$	4,32 $\frac{0}{0}$	0,77 $\frac{0}{0}$
Versuch 3.	0	1,65 $\frac{0}{0}$	3,84 $\frac{0}{0}$	0,13 $\frac{0}{0}$

Tabelle VIIa gleiche Beobachtungszeiten für zwei Versuche angeführt sind, ist in einem Versuch die Messung thatsächlich um 5 Minuten später vorgenommen worden. Die Temperatur während der Versuchsdauer betrug 22,2 bis 23,0 C.

welcher die Oeffnungsbewegung der Blüten am lebhaftesten ist, an sehr helles Tageslicht kamen. Thatsächlich wird die Beleuchtung doch eine kleine Förderung des Wachstums auf der Innenseite bewirken, weil, wie leicht nachzuweisen, durch jene die Oeffnungsbewegung beschleunigt und deren Amplitude vermehrt wird. Es ist dieses aber, wie ich früher (p. 17) auseinandersetzte, nur Folge der schnelleren Hemmung des Wachstums auf der Aussenseite und demgemäss ist die durch Beleuchtung veranlasste Wachstumsbeschleunigung vom Licht nur in indirecter Weise abhängig. Dass die in den Tabellen verzeichneten und auch andere hier nicht mitgetheilte Versuche, kein gefördertes Wachstum der Innenseite durch Erhellung ergeben, kann nicht überraschen, da ja die Beschleunigung jedenfalls nur gering ist und gegenüber den Verschiedenheiten, wie sie namentlich Alter und ungleiche Lage der Wachstumszone, resp. der Messungsmarken bedingen, zurücktritt.

Das Wachstum der Innenseite, welches bei unseren Blüten, und auch bei anderen Objekten, während der Schliessung so sehr verlangsam wird, beginnt jedenfalls sehr bald, oder sogleich nachdem diese ausgeführt ist, wieder langsam zuzunehmen. Die in nachfolgender Tabelle VIII verzeichneten Versuche zeigen, dass bei Blüten von *Leontodon hastilis*, deren Köpfchen gegen 8 Abends vollkommen geschlossen waren, die Beschleunigung des Wachstums der Unterseite in zwei Fällen zwischen 7 und 11 Uhr Abends, in zwei anderen Fällen freilich erst später begonnen hatte.

Die Messungen, welche den in nachstehender Tabelle zusammengestellten, auf 1 Stunde berechneten procentischen Werthen zu Grunde liegen, unterlasse ich hier mitzuthemen. Die Blüten befanden sich bei Ausführung der Versuche zunächst am Tageslicht und wurden dann um 11 Abends unter einen Recipienten gebracht und bis 8 Morgens dunkel gehalten.

Tabelle VIII.

Wachstum der Innenseite auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	8 Vorm. bis 4 Nachm.	4 Nachm. bis 7 Nachm.	7 Nachm. bis 11 Nachm.	11 Nachm. bis 8 Vorm.
Versuch 1.	1,62%	0,04%	1,15%	1,62%
Versuch 2.	0,50%	0	0,47%	2,70%
Versuch 3.	0,32%	0	0	2,38%
Versuch 4.	0,93%	0	0	2,05%

Für verschiedene andere Blüthen wurde bereits früher von mir festgestellt, dass die das tägliche Oeffnen und Schliessen vermittelnden Wachsthumsvorgänge analog denen bei *Leontodon hastilis* sind. Von Laubblättern habe ich noch die von *Chenopodium album*, *Siegesbekia flexuosa*, *Amaranthus retroflexus*, *Nicotiana rustica*, *Malva spec.* und *Wigandia urens* untersucht, und auch für diese gefunden, dass beschleunigtes Wachsthum der antagonistischen Seiten die täglichen periodischen Bewegungen bedingt. Ich hatte schon Gelegenheit zu erwähnen, dass für *Nicotiana rustica* bei der abendlichen Hebung der Blätter immer auf beiden Seiten, auf der Unterseite jedoch in höherem Maasse Zuwachs gefunden wurde und habe auch schon (p. 18) auf die bedingenden Ursachen eines solchen Verhaltens aufmerksam gemacht. So wurde z. B. in einem Falle für ein junges Blatt zwischen 5 und 8 Uhr Abends auf der Oberseite eine Verlängerung von 2 Theilstrichen, auf der Unterseite von 5 Theilstrichen gefunden, wobei die Messungsmarken auf gleichem Blattquerschnitt standen und die Zahl der faktisch abgelesenen Striche in beiden Fällen ziemlich dieselbe war. Beiläufig sei hier noch bemerkt, dass bei *Wigandia urens* Blattstiel und unterer Theil der Mittelrippe dick genug sind, um an jugendlichen Blättern, trotz einer nicht sehr ansehnlichen täglichen periodischen Bewegung, den ungleichen beiderseitigen Zuwachs mit Hilfe von Cartonstreifen messen zu können.

Die täglichen periodischen Bewegungen aller untersuchten nutrenden Objekte werden durch analoge Wachsthumsvorgänge ermittelt und da nun die Tagesperiode nur Folge paratonischer Lichtwirkung ist, hierbei aber, wie namentlich für die Blätter von *Impatiens noli tangere* mit vollkommener Sicherheit nachgewiesen ist, das Wachsthum der antagonistischen Hälften der Bewegungszone gleichsinnig beeinflusst wird, so ist auch hiernach, wie auch auf Grund anderer schon auseinandergesetzter Verhältnisse, nicht daran zu zweifeln, dass überhaupt bei den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Nutationsbewegungen in allen Fällen Abnahme der Helligkeit Beschleunigung, Zunahme der Helligkeit Verlangsamung des Wachsthums hervorruft. Wenn auch thatsächlich durch Helligkeitszunahme eine Förderung des Wachsthums in einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommt, so ist dieses eben nur Folge besonderer Verhältnisse, durch welche die directe, im entgegengesetzten Sinne thätige Wirkung des Lichtes eliminiert wird; die fragliche Wachsthumbschleunigung ist nur Resultirende besonderer Combinationen. Mit diesem Nachweis ist meine früher aus-

gesprochene Ansicht widerlegt<sup>1)</sup>, nach welcher das Wachsthum der Zellen antagonistischer Hälften, vermöge specifischer Organisation in gerader entgegengesetzter Weise, analog wie das Wachsthum gewisser Zellen durch Schwerkraft, beeinflusst werden sollte. Ebenso werde ich weiterhin zeigen, dass auch bei den durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen gewisser Blüthen, die Gewebe der Bewegungszone in gleichsinniger Weise Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsthums erfahren.

### III. Die täglichen periodischen Bewegungen.

Die bei künstlicher continuirlicher Beleuchtung von einigen Forschern erhaltenen Resultate zeigen, dass die täglichen periodischen Bewegungen in jedem Falle in Beziehung zum Beleuchtungswechsel stehen und dieses geht auch ohne weiteres daraus hervor, dass jene Bewegungen bei uns, wie bei unseren Antipoden, mit dem Tageswechsel zusammenfallen. Unter Berücksichtigung des von verschiedenen Forschern festgestellten Faktums, dass die täglichen periodischen Bewegungen auch im Dunklen und bei constanter Beleuchtung fortgesetzt werden, bleibt für die Ausbildung der Tagesperiode nur eine zweifache Möglichkeit; entweder kommt der Pflanze als historisch gegebene Eigenschaft eine Bewegung der Blattorgane zu, welche durch den Beleuchtungswechsel nur zeitlich regulirt wird, oder eine erbliche Bewegung ist nicht im Spiele und Beleuchtungswechsel ruft die täglichen periodischen Bewegungen erst hervor, die dann einmal in Scene gesetzt, auch unter constanten Verhältnissen noch einige Zeit fortdauern. Auch in diesem Falle handelt es sich nur um die Hervorrufung der Bewegungen, der bewegungsfähige Mechanismus aber ist als historisch gegeben vorausgesetzt.

De Candolle<sup>2)</sup>, welcher bereits die obigen Fragen aufwarf, hielt es für wahrscheinlicher, dass Beleuchtungswechsel die alleinige Ursache der täglichen periodischen Bewegungen sei, spätere Autoren aber, wie Dutrochet<sup>3)</sup>, Sachs<sup>4)</sup> und Hofmeister<sup>5)</sup> haben, so

1) *Physiol. Untersuchungen* 1873, p. 212.

2) *Mémoires présentés par divers savans* 1806, Bd. I, p. 349. Späterhin scheint De Candolle Lichtwechsel als Regulator angesehen zu haben, vgl. *Pflanzenphysiologie* übers. von Röper 1835, Bd. II, p. 640.

3) *Mémoires pour servir a l'histoire des végétaux et des animaux* 1837, p. 257 der Brüsseler Ausgabe.

4) *Flora* 1863, p. 469. *Experimentalphysiologie* 1865, p. 44 und 490.

5) *Pflanzenzelle* 1867, p. 331.

weit mir bekannt, Erhellung und Verdunklung nur als Regulator erblicher periodischer Bewegungen angesehen. Diese Ansicht trifft aber nicht zu, vielmehr werden, wie ich schon im Verlauf dieser Abhandlung erwähnt habe, die täglichen periodischen Bewegungen ausschliesslich durch Beleuchtungswechsel hervorgerufen. Unabhängig von diesem und überhaupt von äusseren Verhältnissen, sind die autonomen Bewegungen, welche zuerst von Sachs scharf von den täglichen periodischen Bewegungen unterschieden wurden.

### 1. Aufhebung der täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung.

Um die Entstehung der täglichen (periodischen) Bewegungen verfolgen zu können ist künstliche Beleuchtung unentbehrlich. Eine solche wurde zuerst mit Erfolg von De Candolle <sup>1)</sup> angewandt, welcher, wie auch Meyen <sup>2)</sup>, für *Mimosa pudica* Beschleunigung der periodischen Bewegungen bei constanter Beleuchtung angibt. Beiden Forschern gelang es durch Verdunklung am Tage und Beleuchtung während der Nacht, die täglichen periodischen Blattbewegungen der genannten Pflanze umzukehren, was von De Candolle auch mit einigen Blüten ausgeführt wurde. Gleiche Versuche dieses Forschers mit anderen Blättern und Blüten führten zu keinem bestimmten Resultat; bei einigen Pflanzen wurden die Bewegungen wohl unregelmässiger als sie zuvor unter dem Einfluss des Tageswechsels gewesen waren, andere Blätter, wie die von *Oxalis stricta* und *incarnata*, bewegten sich in gewöhnlicher Weise, als während 3 Tagen Nachts erleuchtet und Tags verdunkelt wurde. Vielleicht ist die zu kurze Dauer des Experimentes Ursache des negativen Resultates, vielleicht liegen auch andere Fehler zu Grunde, jedenfalls hat Meyen bereits gezeigt, dass sich die täglichen periodischen Bewegungen der Blättchen einer anderen Art von *Oxalis* (*tetraphylla*) durch künstliche Beleuchtung verlegen lassen und zu einem gleichen Resultat ist Meyen auch bezüglich des Hauptblattes von *Hedysarum gyrans* gekommen <sup>3)</sup>. Meyen bediente sich nur einer Argand'schen Lampe, während De Candolle mit 6 Argand'schen Lampen operirte, deren Licht angeblich  $\frac{5}{6}$  des hellen diffusiven Tageslichtes ausmachten <sup>4)</sup>.

1) L. c., p. 337 ff.

2) Pflanzenphysiologie 1839, Bd. III. p. 480.

3) L. c., p. 555.

4) Durch mit Linsen concentrirtes Lampenlicht konnte Bory d. St. Vincent (Annal. general. d. scienc. physiques 1819, Bd. I, p. 142) Blätter einiger Pflanzen

In jüngster Zeit hat Bert<sup>1)</sup> die Wirkung continuirlicher Beleuchtung auf *Mimosa pudica* verfolgt. Die Beleuchtung geschah mit drei Lampen (einer Carcel'schen und 2 anderen deren Construction nicht erwähnt ist), die  $\frac{1}{2}$  Meter von der Pflanze entfernt so aufgestellt waren, dass ihr Licht schief von oben auf die Blätter fiel. Die Lampen wurden nur während der Nacht angezündet, am Tage standen die Pflanzen am Tageslicht und waren bei dieser Methode jedenfalls erheblichen Heligkeitsschwankungen ausgesetzt. Doch zeigen diese Versuche sehr evident; dass sich die Bewegungsamplitude der Hauptblattstiele von *Mimosa pudica* mit continuirlicher Beleuchtung allmählich verringert, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels aber wieder auf die ursprüngliche Grösse zurückkehrt. (Siehe die graphische Darstellung, l. c., p. 18.) So ist z. B. (Blatt Nr. 1, l. c., p. 14—17) die Bewegungsamplitude eines Blattstieles, welche am Tageswechsel während 4 Tagen 40 bis 50 Grad betrug, in Folge der continuirlichen Beleuchtung am fünften Tage auf 15 Grad gesunken, steigt dann aber unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels am ersten Tage auf 25 Grad und hat am dritten Tage wieder die frühere Grösse (45°) erreicht.

Bei meinen Beleuchtungsversuchen bediente ich mich des in Fig. 3 abgebildeten Apparates. Das von zwei Gaslampen mit möglichst grossen Argand'schen Brennern gelieferte Licht fällt direct, und ausserdem durch je einen Hohlspiegel reflectirt, auf die Versuchspflanze, welche zwischen zwei parallelwandigen, mit Wasser angefüllten Glasgefässen aufgestellt ist. Die von mir angewandten, aus Weissblech gefertigten Hohlspiegel haben bei einem Krümmungsradius von 62 Centim. eine grösste Sehne von 39 Centim<sup>2)</sup>. Diese Spiegel wurden etwa 90 Centim. von der Pflanze entfernt so aufgestellt, dass die Achse des reflectirten Lichtkegels einen Winkel von 30 bis 40 Grad mit dem Horizont bildete. Dabei wurde der Vereinigungspunkt der

Nachts in Tagstellung bringen, doch ist der hier jedenfalls sehr starken Erwärmung keine Rechnung getragen. Dieses gilt auch bezüglich eines von Hoffmann (Annal. d. sc. naturell. 1850, p. 314) mit künstlichem Licht an den Blüten von *Galanthus nivalis* angestellten Versuches, da diese gegen Temperaturschwankungen ziemlich empfindlich sind. — Künstliche Beleuchtung, aber ohne Erfolg, ist auch versucht von Duhamel (Physique des arbres 1758, II, p. 189), Fée (cit. bei Royer) und Royer (Annal. d. sc. naturell. 1868, p. 372).

1) Mémoir. de l'Acad. d. scienc. phys. et natur. d. Bordeaux 1870, Bd. VIII, p. 11 ff. des Separatabdruckes.

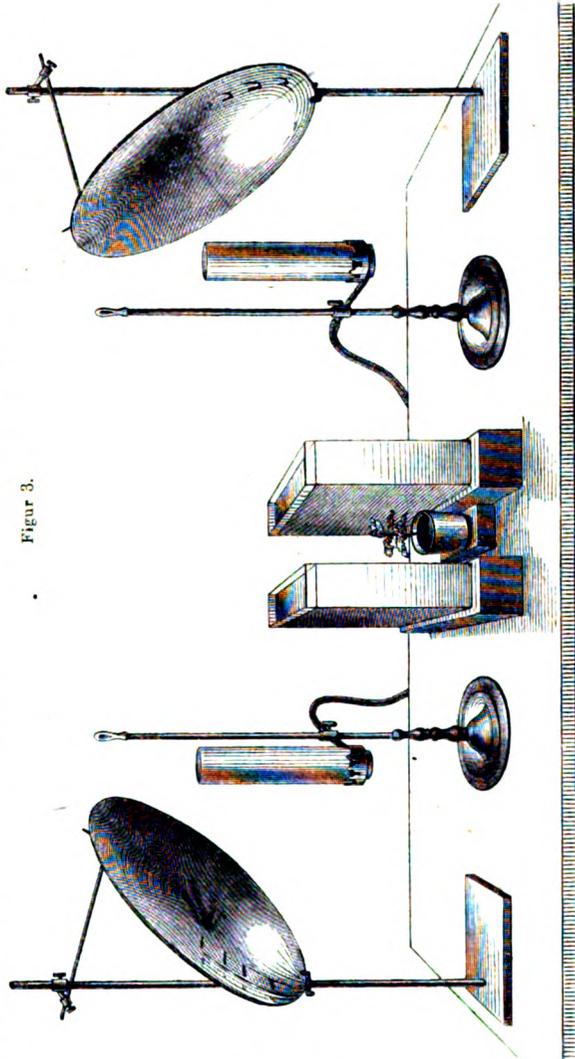
2) Diese Spiegel benutzte ich 1874, bei den 1873 in Marburg angestellten Versuchen bediente ich mich zweier Messingspiegel von etwas geringerem Krümmungsradius.

Strahlen hinter die Versuchspflanze gelegt, und zwar so, dass sämtliche Blätter dieser erleuchtet wurden, wozu in allen Fällen eine erleuchtete Fläche von 50 bis 90 Millim. Durchmesser ausreichte, da stets nur kleine Exemplare von Pflanzen zu den Versuchen genommen wurden. Die benutzten parallelwandigen Glasgefäße messen 20 Centim.

in der Länge, 19 Centim. in der Breite und  $5\frac{1}{2}$  Centim. im Lichten. Die Temperatur hielt sich bei dieser Dicke der Wasserschicht zwischen den Glasgefäßen 2 bis 5 Grad über der Lufttemperatur, ohne dass es nöthig gewesen wäre einen Wasserstrom durch die Cüvetten zu leiten. Eine derartige Temperaturerhöhung ist für unseren Zweck ohne Bedeutung, da die zu den Versuchen verwandten Pflanzen nachweislich nicht merklich darauf reagieren.

Die Pflanzen wurden nur Nachts erleuchtet, Tags aber in einem mässig hellen diffusen Tageslicht gehalten, das aus einer Pflanze von

*Elodea canadensis* ungefähr ebensoviel Gasblasen, wie das künstliche Licht ausschied. Die Kohlensäurezersetzung ist nun freilich kein Maassstab für die Wirkungsfähigkeit des gemischten Lichtes auf die periodischen Bewegungen, welche von der stärker brechbaren Hälfte



Figur 3.

des Sonnenspectrums am stärksten beeinflusst werden, indess sind Erörterungen hierüber unnöthig, da mit unserem Beleuchtungsapparat der beabsichtigte Zweck, die täglichen periodischen Bewegungen aufzuheben, erreicht wurde. Da dieses auch ohne Vermeidung gewisser Helligkeitsschwankungen gelang, so hatte ich keine Veranlassung danach zu trachten, jene Schwankungen noch mehr zu vermeiden.

Bei continuirlicher Beleuchtung vermindert sich die Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen allmähig und wenn den Versuchsobjekten keine autonomen Bewegungen zukommen, werden die Blätter endlich bewegungslos, sind aber dabei vollkommen paratonisch empfindlich. In einem mit *Acacia lophantha* angestellten Versuch wurde eine kleine, 4 Blätter tragende Topfpflanze am 13/6. 1873 an diffusem Licht gehalten und Abends erleuchtet. An diesem Tage schlossen sich die Blättchen vollkommen, am folgenden fast ganz, am 15/6. war die Bewegungsamplitude jedes Blättchens etwa 70 Grad, am 16/6. 15 bis 35 Grad, am 17/6. 5 bis 20 Grad und als dann am 19/6. Helligkeitsschwankungen so viel als möglich vermieden wurden, war die Amplitude jedenfalls geringer als 5 Grad. Die periodischen Bewegungen hatten also faktisch aufgehört, die Blättchen waren dabei an älteren Blättern beinahe plan ausgebreitet, an den jüngeren Blättern bis zu 130 Grad gegeneinander geneigt.

Ein gleiches Resultat wie *Acacia* lieferte ein am 27/5. 1874 begonnener Versuch mit *Impatiens noli tangere*. Die Bewegungsamplitude eines an einem Gradbogen spielenden Blattes war bei Beginn am 27/5. = 85 Grad, dann am 28/5. = 60 Grad, am 29/5. = 38 Grad, am 30/5. = 14 Grad, am 31/5. = 10 Grad, am 1/6. = 6 Grad, am 2/6. bei möglichst sorgfältiger Vermeidung von Beleuchtungsschwankungen, 3 Grad. Dabei befanden sich die Blätter in einer der Tagstellung entsprechenden Lage und wurden durch Verdunklung in  $\frac{1}{2}$  Stunde in volle Nachtstellung übergeführt. Bei dieser Pflanze, wie auch bei *Acacia*, wurde eine irgend auffallende Beschleunigung der Tagesperiode nicht gefunden. Die Beobachtungen wurden am Tage stündlich, in der Nacht (11 Abends bis 6 Morgens) alle 2 Stunden vorgenommen.

Ausser in den beiden angeführten Fällen verfuhr ich in einer etwas anderen, schneller zum Ziel führenden Weise, um die täglichen periodischen Bewegungen zu eliminiren. Die zu dem Versuche bestimmten, bis dahin am Tageswechsel gehaltenen Pflanzen, wurden zwischen 1 und  $3\frac{1}{2}$  Uhr Nachmittags verdunkelt und dann Abends gegen 7 Uhr mit künstlichem Licht beleuchtet. Unter diesen Umständen sind die

paratonische Wirkung der Erhellung und die rückgängige Bewegung der durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung im entgegengesetzten Sinne thätig, wie das durch die Nachwirkung der Tagesperiode bedingte Bewegungsstreben und als Resultirende dieser Faktoren beginnt meist bald nach der Beleuchtung eine auf Erreichung der Tagstellung zielende Hebung, resp. Senkung der Blätter. Wird dann die Pflanze weiterhin continuirlich beleuchtet, so sind tägliche periodische Bewegungen gewöhnlich in wenigen Tagen nicht mehr zu bemerken. Eine Pflanze von *Acacia lophantha*, welche Nachmittags 2 Uhr verdunkelt worden war und Abends 7 $\frac{1}{2}$  Uhr künstlich erleuchtet wurde, liess schon nach 20 Minuten die beginnende Oeffnung der zuvor ganz aufeinanderliegenden Blättchen erkennen und nach 1 Stunde waren diese plan ausgebreitet. Als die Pflanze nun weiterhin continuirlich beleuchtet wurde, zeigte sie schon am dritten Tage keine periodischen Bewegungen mehr. Bei in gleicher Weise ausgeführten Versuchen waren die periodischen Bewegungen der Blätter bei *Impatiens noli tangere* am dritten, bei *Siegesbekia flexuosa* am fünften Tage verschwunden.

An den Blättern der oben genannten Pflanzen kann man mit Sicherheit keine autonomen Bewegungen nachweisen, wo aber solche vorhanden sind, da dauern sie auch bei continuirlicher Beleuchtung fort und verlieren augenscheinlich nicht an Amplitude. Sehr ansehnlich sind die autonomen Bewegungen der Blättchen von *Trifolium pratense*, wo das Endblatt eine Bewegung von 30 bis 120 Grad im Laufe von 1 $\frac{1}{2}$  bis 4 Stunden ausführen kann. Als eine solche, zuvor am Tageswechsel gehaltene Pflanze, Abends erleuchtet und fernerhin continuirlich am Licht gehalten wurde, war schon am folgenden Abend eine der Tagesperiode entsprechende Schliessungsbewegung nicht mehr zu erkennen, offenbar weil diese durch die autonomen Bewegungen verdeckt wurde, welche mit einer Amplitude bis zu 100 Grad und in einem Rhythmus von ungefähr 2 Stunden vor sich gingen. Diese autonomen Bewegungen dauerten auch unverändert fort, während die Pflanze noch weitere zwei Tage stetig erleuchtet wurde. Autonome Bewegungen von geringer Amplitude und kurzer Dauer kommen dem Hauptblatt von *Hedysarum gyrans* zu, an dem zuweilen eine Schwingungsweite von nur 8 Grad bei einer Zeitdauer von 10 bis 30 Secunden beobachtet wird. Unterwirft man diese Pflanze, in der eben für *Trifolium* angegebenen Weise, künstlicher Beleuchtung, so kann man am Abend des folgenden Tages die der Nachwirkung der Tagesperiode entsprechende Senkung noch deutlich erkennen, während dabei die autonomen Bewegungen stetig

fortdauern. Die Unabhängigkeit dieser und der täglichen periodischen Bewegungen springt hier besonders klar in die Augen, ebenso auch wenn unsere Pflanze im Finstern gehalten wird, wo sich ein gleiches Verhalten wie bei continuirlicher Beleuchtung ergibt. Dieses gilt auch für *Trifolium pratense*, d. h. es ist schon am ersten Tage des Aufenthalts im Dunklen die Tagesperiode, der grossen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, nicht mehr zu erkennen.

Die mitgetheilten Versuche zeigen unwiderleglich, dass die täglichen periodischen Bewegungen den Blättern nicht als historisch gegebene Eigenthümlichkeit zukommen, da jene ja bei continuirlicher Beleuchtung allmähig aufhören. Ebenso ist es freilich auch bei Aufenthalt im Finstern, aber aus diesen Versuchen kann unsere Schlussfolgerung nicht gezogen werden, weil die sich allmähig vermindernde Amplitude ebenso gut alleinige Folge der nachlassenden Bewegungsfähigkeit sein könnte, welche ja endlich einem völligen Starrezustand Platz macht. Die am Licht bewegungslos gewordenen Pflanzen sind hingegen für Verdunklung ebenso empfindlich als Pflanzen, welche in gewöhnlicher Weise dem täglichen Beleuchtungswechsel unterworfen waren.

Mit unseren Erfahrungen stimmen die vorhin erwähnten Untersuchungen Bert's überein. Dass dieser Forscher für die Blättchen nur geringe Verminderung der täglichen periodischen Bewegungen fand, dürfte wohl darin begründet sein, dass die Versuchspflanzen gegen Abend (4 bis 6 Nachm.) von directer Sonne beschienen wurden und so jeden Abend eine gewisse paratonische Wirkung eingriff. Ohne diese würde bei Fortsetzung des Experimentes auch die Bewegungsamplitude des primären Blattstieles noch herunter gedrückt, jedoch, der autonomen Bewegungen <sup>1)</sup> halber, nicht ganz aufgehoben sein.

Die Eliminirung der Blättchenbewegungen von *Mimosa pudica* und *Acacia lophantha* durch anhaltende Beleuchtung geht auch aus Beobachtungen hervor, welche in Alten in Norwegen (70° n. Br.) angestellt und von Schübler <sup>2)</sup> mitgetheilt wurden. Während die Sonne über dem Horizont stand waren die Blättchen beider Pflanzen plan ausgebreitet und paratonisch empfindlich, die täglichen periodischen Bewegungen kehrten aber mit dem Wiederbeginn der Nächte zurück. Gleichzeitig bei Stamsund in Lofoten (68° 7' n. Br.) angestellte Beobachtungen ergaben, dass sich die Blättchen von *Acacia lophantha* in den hellsten

1) Vgl. Millardet, *Nouv. rech. sur la périodicité d. l. tension* 1869, p. 29. Die Oscillationen dritter Ordnung sind unsere autonomen Bewegungen.

2) Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88.

Nächten nicht, die Blättchen von *Mimosa pudica* aber immer schlossen. Durch die Angabe, dass die Pflanzen nicht von der Mitternachtsonne beschienen wurden, ist dieses Verhalten vollkommen verständlich, da, wie leicht nachzuweisen, die Blättchen von *Mimosa* für Helligkeitsschwankungen viel empfindlicher, als die von *Acacia lophantha* sind und schon durch eine leichtere Lichtentziehung zum Schliessen gebracht werden können, welche an den Blättchen von *Acacia* nur geringere Bewegung hervorruft.

Nach dem Mitgetheilten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die täglichen Nutations- oder Variationsbewegungen aller Blätter nicht historisch gegeben sind, um so mehr als die Bewegungen der Blätter beider Categorien unter sich der Hauptsache nach vollkommen übereinstimmen. Dieses gilt auch insbesondere für die nutirenden Laubblätter und die Blüten, und schon deshalb wird man die täglichen periodischen Bewegungen auch dieser als durch den Tageswechsel bedingt ansehen müssen, wenn auch die Elimination der Bewegungen durch continuirliche Beleuchtung nicht ausgeführt wurde. Die Erwägung vorliegender Thatsachen lässt endlich überhaupt keinen Zweifel über den gleichen Ursprung der täglichen Bewegungen von Laubblättern und Blüten. Es ist natürlich in keiner Weise etwas Widersprechendes darin zu finden, dass gewisse Blüten, wie die von *Crocus* und *Tulipa*, in so hohem Maasse von einem anderen Faktor, von Temperaturschwankungen, influirt werden, dass die Wirkung des Beleuchtungswechsels dadurch verdeckt werden kann.

Die Beeinflussung der täglichen periodischen Bewegungen der Blüten durch Beleuchtungswechsel ergibt sich daraus, dass De Candolle und Meyen <sup>1)</sup> das Oeffnen und Schliessen verlegen konnten, indem sie Tags verdunkelten und Nachts erleuchteten. Wenn dieses De Candolle in allen Fällen, bei Blüten, wie ja auch bei Blättern, nicht erreichen konnte, so muss in zu kurzer Dauer des Versuches oder in anderen Verhältnissen die Ursache gesucht werden.

Ein directer Beweis, dass dem täglichen Oeffnen und Schliessen der Blüten keine historisch gegebene Bewegung zu Grunde liegt, ergibt sich aus dem Verhalten der Blüten im Dunklen. Hält man eine kräftige Pflanze von *Oxalis rosea* im Finstern, so führen die schon geöffneten und die sich erst öffnenden Blüten zunächst noch der Tagesperiode entsprechende Bewegungen aus, welche an den nach 3 bis 4 Tagen erscheinenden Blüten nicht mehr zu bemerken sind. Diese

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen*, p. 205.

öffneten sich so, dass die Blumenblätter ungefähr gerade standen und schlossen sich nach 2 bis 4 Tagen mit dem Verblühen, ohne dass periodische Bewegungen ausgeführt worden waren. Dabei waren diese Blüten aber paratonisch empfindlich und an Tageslicht gebracht, hatte nach  $\frac{3}{4}$  Stunden schon eine merkliche Bewegung der Blumenblätter stattgefunden, welche nach 2 Stunden den Saum der Corolle in plan ausgebreitete Stellung gebracht hatte. Analoges Verhalten ist auch an anderen Blüten zu finden, so an denen von *Bellis perennis*, welche schon am zweiten, oder wohl gar am ersten Tage ihres Aufenthaltes im Dunklen keine periodischen Bewegungen ausführen. Dass in obigem Falle die periodischen Bewegungen der Blüten nicht in Folge von eingetretener Dunkelstarre unterblieben, zeigt die sich sofort geltend machende receptive Empfindlichkeit und geht ferner daraus hervor, dass sich die Blüten im Dunklen, wie Sachs nachwies, nicht nur vollkommen entfalten, sondern auch gegen paratonische Wirkung von Temperaturschwankungen empfindlich sind, wie es das Verhalten der auf solche energisch reagierenden *Crocus*blüten zeigt <sup>1)</sup>.

Der Mangel periodischer Bewegungen an den bei Lichtabschluss erzeugten *Crocus*blüten ist bezüglich der Erblichkeitsfrage nicht zu sehr zu betonen, da *Crocus* und andere in so hohem Maasse von Temperaturschwankungen beeinflussten Blüten, normalerweise Unregelmässigkeiten in ihren täglichen Bewegungen aufzuweisen haben. Andere geeignete Blüten hingegen, welche sich ohne unmittelbarstes Zutun der Blätter aus aufgespeicherten Reservestoffen zu entwickeln vermögen, könnten wohl zur Beantwortung der Frage ob erbliche oder nicht-erbliche periodische Bewegungen vorhanden sind, benutzt werden <sup>2)</sup>.

Indem man geeignete Blüten verdunkelte, während die übrige Pflanze am Licht bliebe, wäre es auch möglich zu entscheiden, ob und in wie weit durch Helligkeitswechsel im Organismus angeregte, mit den periodischen Bewegungen zusammenhängende Vorgänge auf dem Beleuchtungswechsel nicht unterworfenen Partien übertragen werden. In dieser Hinsicht können chlorophyllhaltige Blätter nichts aussagen, da die dem Licht entzogenen Partien dunkelstarr werden <sup>3)</sup>. Ein früher von mir mit den Blüten von *Bellis perennis* <sup>4)</sup> ausgeführter Versuch ist, der unvollkommenen Verdunklung halber, nicht maassgebend.

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 200.

2) Ein mit *Tussilago Farfara* angestellter Versuch führte zu keinem bestimmten Resultat, indem die Blüten sich im Dunklen nur unvollkommen entwickelten, während die vergeilten, die Blütenköpfchen tragende Schäfte zu Grunde gingen.

3) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 66.

4) *L. c.*, p. 199.

## 2. Nachwirkung der Receptionsbewegungen und Entstehung der Tagesperiode.

Nach Elimination der täglichen periodischen Bewegungen sind die Blätter, wie schon bemerkt, receptiv empfindlich, jedoch in einem specifisch verschiedenem Maasse. Die Blättchen von *Acacia lophantha* und *Trifolium pratense*, sowie das Hauptblatt von *Hedysarum gyrans* gingen in Folge plötzlicher Verdunklung im Laufe von  $\frac{3}{4}$  bis 2 Stunden aus der Tagstellung in vollkommene Nachtstellung über. Auch die Blätter von *Impatiens noli tangere* ergaben bei plötzlicher Lichtentziehung eine, an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesene Senkung der Blattspitze von ungefähr 80 Grad, während die vier beobachteten Blätter von *Siegesbekia flexuosa* sich nur um 10 bis 30 Grad senkten. In gleicher Weise ist aber auch die Reactionsfähigkeit der am Tageswechsel gehaltenen Blätter specifisch verschieden und wie in diesem Falle die Blätter von *Portulaca sativa* in Folge von Verdunklung eine nur geringe Variationsbewegung ausführen, würden sie es auch zweifellos thun, nachdem die Tagesperiode durch andauernde Beleuchtung aufgehoben wurde.

Durch Verdunklung in continuirlichem Licht gehaltener und ihrer täglichen periodischen Bewegungen beraubter Blätter, wird nicht nur ein einfacher Hin- und Hergang dieser hervorgerufen, sondern es werden auch noch einige weitere Schwingungen mit abnehmender Amplitude ausgeführt, ehe die Blätter, abgesehen von autonomen Bewegungen, in Ruhe kommen. Sehr deutlich zeigt dieses der auf Taf. I B graphisch dargestellte Versuch mit *Acacia lophantha*, wobei zu bemerken, dass die beiden Curven nach den Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze construirt sind<sup>1)</sup>. Nachdem am 10. August 8 Uhr Vormittags verdunkelt und der erste Hin- und Hergang bis 10 resp. 11 Uhr Abends vollendet ist, sind weiterhin noch zwei doppelte Amplituden zu erkennen, von denen die erste zwischen 110 und 130 Grad beträgt<sup>2)</sup>; am Abend des 12 August hören dann die Blättchen auf sich merklich zu bewegen. Eine nicht ganz so weitgehende, jedoch deutliche Nachwirkung von einer Doppelamplitude (einem Hin- und Hergang) wurde auch an dem Hauptblatt von *Hedysarum gyrans* beobachtet, dessen, wenn auch nicht ansehnlichen autonomen Bewegungen, dem weiteren Verfolg der Nachwirkungsbewegungen störend entgegengetreten. In weit höherem Maasse ist dieses bei *Trifolium pratense*

1) Vergl. die Erklärung der Tafeln.

2) Hier ist der Winkel gemeint, welchen die Blättchen miteinander bilden.

der Fall, an dessen Blättchen, der grossen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, selbst die Tagesperiode, wie mitgetheilt wurde, schon am ersten Tage nach der Verdunklung verwischt ist. Hingegen konnte an den Blättern von *Impatiens noli tangere*, ähnlich wie bei *Acacia*, ein zweimaliger Hin- und Hergang, wenn auch von verhältnissmässig geringerer Amplitude, als Nachwirkungsbewegung paratonischer Verdunklung verfolgt werden.

An *Siegesbekia flexuosa* dürfte bei der geringen Amplitude des ersten Hin- und Herganges die sichere Feststellung der Nachwirkungsbewegungen nicht ganz leicht sein, es konnte aber auf einen solchen Nachweis verzichtet werden, da nicht nur die Analogie, sondern auch die Entstehung der Tagesperiode, die Nachwirkungsbewegungen für diese, wie für andere Pflanzen gebieterisch fordert. Wenn in continuirlichem Lichte bewegungslos gewordene Blätter dem Tageswechsel entsprechenden Erleuchtungsverhältnissen ausgesetzt werden, so steigert sich von Tag zu Tag die Amplitude der Bewegungen bis diese auf dem höchsten, von dem Blatte erreichbaren Maasse angekommen sind. Diese Accumulation findet durch Zusammengreifen von Nachwirkung und neuer paratonischer Wirkung, und nur hierdurch ihre Erklärung. Weiter ergeben sich aber auch für die Blätter von *Siegesbekia*, und überhaupt alle untersuchten Blattorgane, Nachwirkungsbewegungen der täglichen periodischen Bewegungen, wenn die Pflanzen in constanter Finsterniss gehalten werden, woraus, unter Beachtung dass die Tagesperiode ausschliesslich durch paratonische Wirkungen hervorgerufen ist, mit logischer Strenge folgt, dass auch eine durch einmalige Verdunklung hervorgerufene Receptionsbewegung Nachwirkungen im Gefolge hat.

Die Entstehung der grossen Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen durch Accumulation zeigt in sehr eclatanter Weise ein mit *Siegesbekia flexuosa* durchgeführter Versuch. Die benutzte Pflanze war ungefähr 70 Millim. hoch und besass zwei Blattpaare, von denen das obere sich erst jüngst entfaltet und seine periodischen Tagesbewegungen begonnen hatte. Die Amplitude dieser betrug bei Beginn des Versuches für das jüngere Blattpaar ungefähr 70 Grad, für das ältere Blattpaar bis zu 100 Grad <sup>1)</sup>. Zunächst wurden die täglichen periodischen Bewegungen durch eine fünftägige Beleuchtung eliminirt, dann wurde in den folgenden Tagen jedesmal von 8 Uhr Vorm. bis 4 Uhr Nachm. vollkommen verdunkelt und von hierab bis 8 Uhr Vorm. erleuchtet,

1) Hier, wie in allen folgenden Fällen ist die Bewegung der Blattspitze an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesen und sollen die angegebenen Werthe nur ein zur Vergleichung unter sich geeignetes Maass sein.

und zwar bis 6 Uhr Vorm. mit künstlichem, weiterhin bis 8 Uhr mit diffussem Tageslicht.

- 10/6. 1874. Diese erste Verdunklung um 8 Uhr Vorm. ruft Senkung von 10 bis 30 Grad hervor, die bis Mittags 12 Uhr so ziemlich rückgängig gemacht sind. Die Erhellung um 4 Uhr Nachm. bewirkt nur ganz unbedeutende Hebung der Blätter.
- 11/6. Die Senkung in Folge der Verdunklung beträgt 15—45 Grad. Maximum der Senkung zwischen 9 und 10 Uhr, sonst wie am 10/6.
- 12/6. Die Senkung durch Verdunklung beträgt 25 bis 65 Grad.
- 13/6. Die Blätter senken sich durch Verdunklung um 40 bis 80 Grad.
- 14/6. Die Senkung nach Verdunklung beträgt 70 bis 100 Grad. Die jüngeren Blätter hatten sich bis 100 Grad, die älteren bis 90 Grad gesenkt, was mit deren fortgeschrittenen Entwicklung zusammenhängt.

Vom Morgen des 15. Juni ab wird die Pflanze nicht mehr verdunkelt, sondern weiterhin dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels überlassen.

- 15/6. Die Blätter, obgleich an diffussem Licht gehalten, senken sich zwischen 8 und 12 Uhr Vorm. um 50 bis 80 Grad, gehen dann bis 3 Uhr Nachm. auf Tagstellung zurück und senken sich Abends wieder um 20 bis 30 Grad.
- 16/6. Um 5 Uhr Morgens sind die Blätter in Tagstellung, bis 11 Uhr Morgens senken sie sich 15 bis 30 Grad, erheben sich dann bis zum Nachmittag nicht ganz auf die um 5 Uhr Morgens innegehabte Stellung und senken sich zwischen 6 und 10 Uhr Abends um 40 bis 60 Grad.
- 17/6. Zwischen 8 und 11 Uhr Vorm. beträgt die Senkung unter 15 Grad. Von 12 Uhr Vorm. ab senken sich die Blätter allmählich etwas und zwischen 6 und 10 Uhr Abends ist die Senkung 60 bis 80 Grad.
- 18/6. und 19/6. Eine Senkung am Morgen findet nicht mehr statt. Die Blätter führen in normaler Weise tägliche periodische Bewegungen mit einer Amplitude von 60 bis 100 Grad aus.

Die allmähliche Vergrößerung der Bewegungsamplitude durch in gleichem Rhythmus wiederholten Beleuchtungswechsel, wird durch die von 10. bis 14. Juni erhaltenen Resultate in der schlagendsten Weise gezeigt. Nachdem die Bewegungsamplitude der Blätter am 14. Juni wieder die ursprüngliche Grösse erreicht hat und nun die Pflanze Wechsel der Tagesbeleuchtung exponirt wird, macht sich die

wirkung der inducirten Tagesperiode am 15. und 16. Juni durch eine Senkung der Blätter in den Morgenstunden bemerklich. Das verhältnissmässig schnelle Verschwinden dieser Nachwirkung findet seine Erklärung darin, dass an jedem Morgen die durch Erhellung hervorgerufene und die durch Nachwirkung angestrebte Bewegung im entgegengesetzten Sinne thätig sind. Gleichzeitig wird durch die abendliche Verdunklung vom 15. bis 19. Juni die volle Amplitude der täglichen periodischen Bewegung hergestellt. Am Schluss des Versuches wurden die weitestgehenden Bewegungen nicht mehr, wie zu Anfang, von den älteren, sondern von den jüngeren Blättern ausgeführt, eine Folge der mit dem Alter nachlassenden Bewegungsfähigkeit der nutirenden Blattorgane. Gleichzeitig ändert sich mit der Entwicklung des Blattes die Stellung dieses und die Lage der Bewegungszone, weshalb die Ablesungen zu Anfang und zu Ende der Versuchsreihe eine ganz genaue Vergleichung unter sich nicht gestatten, wodurch indess, wie leicht einzusehen, die Beweiskraft unseres Experimentes in keiner Weise beeinträchtigt wird.

Die Accumulation in Folge von gleichsinnigen, in gewissen Intervallen sich wiederholenden paratonischen Wirkungen, wird nur dann schlagend hervortreten, wenn die Amplitude der einzelnen Receptionsbewegungen verhältnissmässig gering ist. Denn wenn diese gegenüber der Tagesperiode zu gross, so ist einmal die weitere Zunahme überhaupt mässig und eventuell, wenn faktisch angestrebt, doch nicht ohne weiteres wahrzunehmen, weil die Bewegung der Blätter durch Anpressung gegeneinander oder gegen den Stengel eine Grenze findet. So ist es z. B. bei den Blättchen von *Acacia lophantha*, welche aber auf Accumulation daraus schliessen lassen, dass im Dunklen die Nachwirkung der Tagesperiode länger, als die einer einfachen Receptionsbewegung dauert. Die Wahl geeigneter Objekte, wie z. B. der Blätter von *Portulaca sativa*, würde den Nachweis der Accumulation durch paratonische Lichtwirkung für Variationsbewegungen ebenso schlagend führen lassen, wie es für Nutationsbewegungen geschah. Uebrigens werden wir für den primären Blattstiel von *Mimosa pudica*, resp. für dessen Gelenk, die allmälige Vermehrung der Bewegungsamplitude in Folge gleichsinnig wiederholter Wirkung, nämlich Vermehrung des Druckes, fernerhin kennen lernen <sup>1)</sup>.

1) Es ist bemerkenswerth, dass die täglichen periodischen Bewegungen, obgleich sie in jeder Generation fortgesetzt wurden, nicht erblich wurden. Eine durch äussere Verhältnisse bedingte und durch Accumulation zu Stande gebrachte Erscheinung dürfte es wohl auch sein, dass z. B. Zwiebeln und Baumknospen ent-

Zur weiteren Klarlegung des Zusammengreifens von Nachwirkung und sich wiederholender paratonischer Wirkung müssen wir zunächst einen Blick auf die Zeitdauer der einfachen Receptionsbewegungen und deren Nachwirkungen werfen. Für jene ergibt sich, dass die hin- und hergehenden Bewegungen keineswegs isochron sind, vielmehr die Schwingungszeit mit der Amplitude zunimmt, die selbst wieder von der Grösse des Helligkeitswechsels abhängig ist. So näherten sich Blättchen von *Acacia lophantha*, welche des Morgens an stark diffusem Licht gehalten und dann um 10 Uhr Vorm. verdunkelt wurden, bis auf 90 Grad und vollführten in 3 Stunden einen Hin- und Hergang, während ein solcher 7 Stunden bei gleichartigen Blättchen einer anderen Pflanze in Anspruch nahm, welche sich in Folge der Uebertragung aus sehr hellem Tageslicht in Dunkelheit vollkommen schlossen. Da die am folgenden Tage nach Umtauschung der Pflanzen vorgenommene Wiederholung des Versuches zu gleichem Resultate führte, so können individuelle Eigenthümlichkeiten diesen Erfolg nicht veranlasst haben. Noch grösser wurde die Zeitdauer eines Hin- und Herganges der Blättchen bei Verdunklung der Pflanzen von *Acacia lophantha* gefunden, welche in continuirlichem Licht ihre periodischen Bewegungen eingeübt hatten. In dem auf Tafel I B dargestellten Falle war die Schwingungszeit einer einfachen Receptionsbewegung  $14\frac{1}{2}$  und 15 Stunden, in einem anderen Falle wurde sie zu 13 und 18 Stunden gefunden. Wenn nun hier, wie auch in dem oben mitgetheilten Falle mit siebenstündiger Schwingungszeit, die Blättchen vollkommen aneinanderlagen, so widerspricht dieses noch nicht dem Satze, dass die Zeitdauer der Receptionsbewegungen von der Grösse der Amplitude abhängig ist, denn thatsächlich würden die Blättchen, wenn sie nicht an ihrer Bewegung gehindert worden wären, in dem zuletzt beschriebenen Versuche, wie schon die längere Aneinanderpressung zeigt, sich weiter als bei siebenstündiger Zeitdauer eines Hin- und Herganges bewegt haben. In gleicher Weise zeigten auch Experimente mit *Phaseolus vulgaris* und *Impatiens noli tangere*, dass die Zeitdauer einer Receptionsbewegung mit der Grösse der Amplitude wächst.

Bei langsamer Helligkeitsabnahme, wie sie Abends zu Stande

---

weder überhaupt nur in bestimmter Jahreszeit oder in dieser wenigstens ungleich schneller zum Austreiben zu bringen sind, da sich ja solches Verhalten auch bei unseren Antipoden nach der Jahreszeit richtet. Hier scheint die Nachwirkung auf längere Zeit ausgedehnt zu werden, da die Blüthezeit importirter Pflanzen sich noch einige Jahre fortgesetzt und erst allmählig der neuen Heimath angepasst haben soll (Vergl. De Candolle, *Mém. présent. etc.* 1806, p. 349).

kommt, wird voraussichtlich, gegenüber plötzlicher Verdunklung, die Grösse der Amplitude für gleiche Helligkeitsdifferenzen sich vermindern, ob aber gleichzeitig die Zeitdauer der Bewegung zunimmt oder abnimmt, das wird von besonderen Verhältnissen abhängen, welche ich hier nicht erörtern will, da ich ohnehin über die oben aufgeworfene Frage keine speciellen Untersuchungen angestellt habe. In jedem Falle zeigen aber die oben mitgetheilten Versuche, dass sich die Schwingungszeiten der Receptionsbewegungen mit den Helligkeitsdifferenzen ändern, die Bewegungsorgane also nicht die besondere Fähigkeit besitzen auf jeden paratonischen Anstoss mit Bewegungen eines stets gleichen Zeitmaasses zu antworten.

Zwischen der Zeitdauer der einfachen Receptionsbewegung und der von dieser abhängigen Nachwirkungen besteht nach meinen Versuchen keine vollständige Uebereinstimmung. So ergibt der auf Taf. I B verzeichnete Versuch mit *Acacia lophantha* für die Schwingungszeit der einfachen Receptionsbewegung  $14\frac{1}{2}$  resp. 15 Stunden, während für die nun folgende Nachwirkungsbewegung die Culminationspunkte der beiden Curven 23 Stunden auseinanderliegen und die beiden letzten Maxima der unteren Curve durch eine Zeit von 16 Stunden getrennt sind. Zwischen den Minima der Nachwirkungsbewegung, welche der Schliessung der Blättchen entsprechen, sind 18 Stunden verstrichen. Zu einem ähnlichen Resultat führte ein anderer Versuch mit *Acacia lophantha* und ein Experiment mit *Impatiens noli tangere*. In diesen beiden Fällen wurde für die Nachwirkungsbewegungen desselben Blattes zwar auch keine völlige, aber doch eine etwas grössere Uebereinstimmung der Schwingungszeiten unter sich gefunden, als in dem zuerst behandelten Versuche. Welche Ursachen den Gang der Nachwirkungsbewegungen im Dunklen gehaltener Pflanzen beeinflussen, kann ich dahingestellt lassen.

Für die Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen ist zu beachten, dass nicht nur jeden Abend, sondern auch jeden Morgen durch die paratonische Wirkung des Lichtes Receptionsbewegungen hervorgerufen werden, von denen eine jede Nachwirkung im Gefolge hat, weil diese, wie noch gezeigt werden soll, nicht durch eine specifische Wirkung der Verdunklung, sondern durch die bei der Bewegung thatsächlich zu Stande gekommenen Krümmungen in den Bewegungsorganen bedingt ist. Wird nun eine in constanter Beleuchtung gehaltene und in Folge dessen keine täglichen periodischen Bewegungen ausführende Pflanze dem Tageswechsel ausgesetzt, so würde z. B. bei *Acacia lophantha* die durch Erhellung am anderen Morgen bedingte paratoni-

sehe Wirkung eintreffen, ehe der Rückgang der ersten Receptionsbewegung vollendet ist, deren Schwingungszeit wir experimentell zwischen 13 bis 18 Stunden fanden. In diesem Falle würden Nachwirkung und die paratonisch hervorgerufene Bewegung in gleichem Sinne thätig sein, wenn dem aber nicht so wäre, die beiden angestrebten Bewegungen vielmehr entgegengesetzt ausfielen, so würde die Resultirende beider bestimmend sein und die Blattbewegung jedenfalls zunächst der paratonischen Wirkung entsprechen, da diese nachweislich die Nachwirkungsbewegungen aufzuheben vermag. Von dem thatsächlich zu Stande kommenden Gang des Blattes wird es abhängen, ob die rückgängige Bewegung mit der am Abend dieses Tages paratonisch hervorgerufenen Bewegung zusammentrifft oder früher vollendet ist. Im ersten Falle würden für sich betrachtet, am Abend die rückgängige Bewegung der am Morgen zu Stande gekommenen paratonischen Wirkung, die Nachwirkung der Abends zuvor hervorgerufenen Receptionsbewegung und die neue paratonische Wirkung der Verdunklung gleichsinnig zusammengreifen können.

Der genaue Verfolg der einzelnen Componenten würde in jedem Falle sehr mühsam, ja theilweise unmöglich sein und hat zudem hinsichtlich der Entstehung der Tagesperiode ein nur untergeordnetes Interesse. In jedem Falle wird durch die Resultirende der Componenten die thatsächlich ausgeführte Bewegung bestimmt, und allein diese ist jedesmal wieder maassgebend für die Nachwirkungsbewegungen. Da nun, wie demnächst gezeigt werden wird, die täglichen periodischen Bewegungen in ungefähr gleichem Rhythmus fort dauern, wenn die Pflanze dunkel gehalten wird, so ist klar, dass durch den fortgesetzten Tageswechsel die Bewegungen so regulirt werden, dass Nachwirkung und paratonische Lichtwirkung Morgens und Abends in gleichem Sinne thätig sind. Die täglichen periodischen Bewegungen und die Nachwirkungsbewegungen zeigen also unter sich nicht in dem Maasse ungleiche Dauer der Schwingungszeit, wie es für die Receptionsbewegungen ein Versuch mit *Acacia lophantha* (Taf. I B) ergab. Doch ist zu bemerken, dass in anderen Experimenten die Differenz für die Dauer einer Amplitude der Receptionsbewegung und ihrer Nachwirkungsbewegungen geringer ausfiel und aus verschiedenen Gründen scheint es auch begreiflich, weshalb die durch plötzliche Verdunklung einer zuvor bewegungslosen Pflanze hervorgerufenen Bewegungen eine grössere Unregelmässigkeit zeigen.

Die täglichen periodischen Bewegungen sind in jedem Falle Resultirende aus Nachwirkung und paratonischer Wirkung und da diese

öffneten sich so, dass die Blumenblätter ungefähr gerade standen und schlossen sich nach 2 bis 4 Tagen mit dem Verblühen, ohne dass periodische Bewegungen ausgeführt worden waren. Dabei waren diese Blüten aber paratonisch empfindlich und an Tageslicht gebracht, hatte nach  $\frac{3}{4}$  Stunden schon eine merkliche Bewegung der Blumenblätter stattgefunden, welche nach 2 Stunden den Saum der Corolle in plan ausgebreitete Stellung gebracht hatte. Analoges Verhalten ist auch an anderen Blüten zu finden, so an denen von *Bellis perennis*, welche schon am zweiten, oder wohl gar am ersten Tage ihres Aufenthaltes im Dunklen keine periodischen Bewegungen ausführen. Dass in obigem Falle die periodischen Bewegungen der Blüten nicht in Folge von eingetretener Dunkelstarre unterblieben, zeigt die sich sofort geltend machende receptive Empfindlichkeit und geht ferner daraus hervor, dass sich die Blüten im Dunklen, wie Sachs nachwies, nicht nur vollkommen entfalten, sondern auch gegen paratonische Wirkung von Temperaturschwankungen empfindlich sind, wie es das Verhalten der auf solche energisch reagirenden *Crocus*blüten zeigt <sup>1)</sup>.

Der Mangel periodischer Bewegungen an den bei Lichtabschluss erzeugten *Crocus*blüten ist bezüglich der Erblichkeitsfrage nicht zu sehr zu betonen, da *Crocus* und andere in so hohem Maasse von Temperaturschwankungen beeinflussten Blüten, normalerweise Unregelmässigkeiten in ihren täglichen Bewegungen aufzuweisen haben. Andere geeignete Blüten hingegen, welche sich ohne unmittelbarstes Zutun der Blätter aus aufgespeicherten Reservestoffen zu entwickeln vermögen, könnten wohl zur Beantwortung der Frage ob erbliche oder nicht-erbliche periodische Bewegungen vorhanden sind, benutzt werden <sup>2)</sup>.

Indem man geeignete Blüten verdunkelte, während die übrige Pflanze am Licht bliebe, wäre es auch möglich zu entscheiden, ob und in wie weit durch Helligkeitswechsel im Organismus angeregte, mit den periodischen Bewegungen zusammenhängende Vorgänge auf dem Beleuchtungswechsel nicht unterworfenen Partien übertragen werden. In dieser Hinsicht können chlorophyllhaltige Blätter nichts aussagen, da die dem Licht entzogenen Partien dunkelstarr werden <sup>3)</sup>. Ein früher von mir mit den Blüten von *Bellis perennis* <sup>4)</sup> ausgeführter Versuch ist, der unvollkommenen Verdunklung halber, nicht maassgebend.

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 200.

2) Ein mit *Tussilago Farfara* angestellter Versuch führte zu keinem bestimmten Resultat, indem die Blüten sich im Dunklen nur unvollkommen entwickelten, während die vergeilten, die Blütenköpfchen tragende Schäfte zu Grunde gingen.

3) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 66.

4) *L. c.*, p. 199.

## 2. Nachwirkung der Receptionsbewegungen und Entstehung der Tagesperiode.

Nach Elimination der täglichen periodischen Bewegungen sind die Blätter, wie schon bemerkt, receptiv empfindlich, jedoch in einem specifisch verschiedenem Maasse. Die Blättchen von *Acacia lophantha* und *Trifolium pratense*, sowie das Hauptblatt von *Hedysarum gyrans* gingen in Folge plötzlicher Verdunklung im Laufe von  $\frac{3}{4}$  bis 2 Stunden aus der Tagstellung in vollkommene Nachtstellung über. Auch die Blätter von *Impatiens noli tangere* ergaben bei plötzlicher Lichtentziehung eine, an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesene Senkung der Blattspitze von ungefähr 80 Grad, während die vier beobachteten Blätter von *Siegesbekia flexuosa* sich nur um 10 bis 30 Grad senkten. In gleicher Weise ist aber auch die Reactionsfähigkeit der am Tageswechsel gehaltenen Blätter specifisch verschieden und wie in diesem Falle die Blätter von *Portulaca sativa* in Folge von Verdunklung eine nur geringe Variationsbewegung ausführen, würden sie es auch zweifellos thun, nachdem die Tagesperiode durch andauernde Beleuchtung aufgehoben wurde.

Durch Verdunklung in continuirlichem Licht gehaltener und ihrer täglichen periodischen Bewegungen beraubter Blätter, wird nicht nur ein einfacher Hin- und Hergang dieser hervorgerufen, sondern es werden auch noch einige weitere Schwingungen mit abnehmender Amplitude ausgeführt, ehe die Blätter, abgesehen von autonomen Bewegungen, in Ruhe kommen. Sehr deutlich zeigt dieses der auf Taf. I B graphisch dargestellte Versuch mit *Acacia lophantha*, wobei zu bemerken, dass die beiden Curven nach den Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze construirt sind<sup>1)</sup>. Nachdem am 10. August 8 Uhr Vormittags verdunkelt und der erste Hin- und Hergang bis 10 resp. 11 Uhr Abends vollendet ist, sind weiterhin noch zwei doppelte Amplituden zu erkennen, von denen die erste zwischen 110 und 130 Grad beträgt<sup>2)</sup>; am Abend des 12 August hören dann die Blättchen auf sich merklich zu bewegen. Eine nicht ganz so weitgehende, jedoch deutliche Nachwirkung von einer Doppelamplitude (einem Hin- und Hergang) wurde auch an dem Hauptblatt von *Hedysarum gyrans* beobachtet, dessen, wenn auch nicht ansehnlichen autonomen Bewegungen, dem weiteren Verfolg der Nachwirkungsbewegungen störend entgegengetreten. In weit höherem Maasse ist dieses bei *Trifolium pratense*

1) Vergl. die Erklärung der Tafeln.

2) Hier ist der Winkel gemeint, welchen die Blättchen miteinander bilden.

der Fall, an dessen Blättchen, der grossen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, selbst die Tagesperiode, wie mitgeteilt wurde, schon am ersten Tage nach der Verdunklung verwischt ist. Hingegen konnte an den Blättern von *Impatiens noli tangere*, ähnlich wie bei *Acacia*, ein zweimaliger Hin- und Hergang, wenn auch von verhältnissmässig geringerer Amplitude, als Nachwirkungsbewegung paratonischer Verdunklung verfolgt werden.

An *Siegesbekia flexuosa* dürfte bei der geringen Amplitude des ersten Hin- und Herganges die sichere Feststellung der Nachwirkungsbewegungen nicht ganz leicht sein, es konnte aber auf einen solchen Nachweis verzichtet werden, da nicht nur die Analogie, sondern auch die Entstehung der Tagesperiode, die Nachwirkungsbewegungen für diese, wie für andere Pflanzen gebieterisch fordert. Wenn in continuirlichem Lichte bewegungslos gewordene Blätter dem Tageswechsel entsprechenden Erleuchtungsverhältnissen ausgesetzt werden, so steigert sich von Tag zu Tag die Amplitude der Bewegungen bis diese auf dem höchsten, von dem Blatte erreichbaren Maasse angekommen sind. Diese Accumulation findet durch Zusammengreifen von Nachwirkung und neuer paratonischer Wirkung, und nur hierdurch ihre Erklärung. Weiter ergeben sich aber auch für die Blätter von *Siegesbekia*, und überhaupt alle untersuchten Blattorgane, Nachwirkungsbewegungen der täglichen periodischen Bewegungen, wenn die Pflanzen in constanter Finsterniss gehalten werden, woraus, unter Beachtung dass die Tagesperiode ausschliesslich durch paratonische Wirkungen hervorgerufen ist, mit logischer Strenge folgt, dass auch eine durch einmalige Verdunklung hervorgerufene Receptionsbewegung Nachwirkungen im Gefolge hat.

Die Entstehung der grossen Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen durch Accumulation zeigt in sehr eclatanter Weise ein mit *Siegesbekia flexuosa* durchgeführter Versuch. Die benutzte Pflanze war ungefähr 70 Millim. hoch und besass zwei Blattpaare, von denen das obere sich erst jüngst entfaltet und seine periodischen Tagesbewegungen begonnen hatte. Die Amplitude dieser betrug bei Beginn des Versuches für das jüngere Blattpaar ungefähr 70 Grad, für das ältere Blattpaar bis zu 100 Grad<sup>1)</sup>. Zunächst wurden die täglichen periodischen Bewegungen durch eine fünftägige Beleuchtung eliminirt, dann wurde in den folgenden Tagen jedesmal von 8 Uhr Vorm. bis 4 Uhr Nachm. vollkommen verdunkelt und von hierab bis 8 Uhr Vorm. erleuchtet,

1) Hier, wie in allen folgenden Fällen ist die Bewegung der Blattspitze an einem gewöhnlichen Gradbogen abgelesen und sollen die angegebenen Werthe nur ein zur Vergleichung unter sich geeignetes Maass sein.

und zwar bis 6 Uhr Vorm. mit künstlichem, weiterhin bis 8 Uhr mit diffusem Tageslicht.

10/6. 1874. Diese erste Verdunklung um 8 Uhr Vorm. ruft Senkung von 10 bis 30 Grad hervor, die bis Mittags 12 Uhr so ziemlich rückgängig gemacht sind. Die Erhellung um 4 Uhr Nachm. bewirkt nur ganz unbedeutende Hebung der Blätter.

11/6. Die Senkung in Folge der Verdunklung beträgt 15—45 Grad. Maximum der Senkung zwischen 9 und 10 Uhr, sonst wie am 10/6.

12/6. Die Senkung durch Verdunklung beträgt 25 bis 65 Grad.

13/6. Die Blätter senken sich durch Verdunklung um 40 bis 80 Grad.

14/6. Die Senkung nach Verdunklung beträgt 70 bis 100 Grad. Die jüngeren Blätter hatten sich bis 100 Grad, die älteren bis 90 Grad gesenkt, was mit deren fortgeschrittenen Entwicklung zusammenhängt.

Vom Morgen des 15. Juni ab wird die Pflanze nicht mehr verdunkelt, sondern weiterhin dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels überlassen.

15/6. Die Blätter, obgleich an diffusem Licht gehalten, senken sich zwischen 8 und 12 Uhr Vorm. um 50 bis 80 Grad, gehen dann bis 3 Uhr Nachm. auf Tagstellung zurück und senken sich Abends wieder um 20 bis 30 Grad.

16/6. Um 5 Uhr Morgens sind die Blätter in Tagstellung, bis 11 Uhr Morgens senken sie sich 15 bis 30 Grad, erheben sich dann bis zum Nachmittag nicht ganz auf die um 5 Uhr Morgens innegehabte Stellung und senken sich zwischen 6 und 10 Uhr Abends um 40 bis 60 Grad.

17/6. Zwischen 8 und 11 Uhr Vorm. beträgt die Senkung unter 15 Grad. Von 12 Uhr Vorm. ab senken sich die Blätter allmählig etwas und zwischen 6 und 10 Uhr Abends ist die Senkung 60 bis 80 Grad.

18/6. und 19/6. Eine Senkung am Morgen findet nicht mehr statt. Die Blätter führen in normaler Weise tägliche periodische Bewegungen mit einer Amplitude von 60 bis 100 Grad aus.

Die allmähliche Vergrößerung der Bewegungsamplitude durch in gleichem Rhythmus wiederholten Beleuchtungswechsel, wird durch die von 10. bis 14. Juni erhaltenen Resultate in der schlagendsten Weise gezeigt. Nachdem die Bewegungsamplitude der Blätter am 14. Juni wieder die ursprüngliche Grösse erreicht hat und nun die Pflanze dem Wechsel der Tagesbeleuchtung exponirt wird, macht sich die Nach-

kommt, wird voraussichtlich, gegentüber plötzlicher Verdunklung, die Grösse der Amplitude für gleiche Helligkeitsdifferenzen sich vermindern, ob aber gleichzeitig die Zeitdauer der Bewegung zunimmt oder abnimmt, das wird von besonderen Verhältnissen abhängen, welche ich hier nicht erörtern will, da ich ohnehin über die oben aufgeworfene Frage keine speciellen Untersuchungen angestellt habe. In jedem Falle zeigen aber die oben mitgetheilten Versuche, dass sich die Schwingungszeiten der Receptionsbewegungen mit den Helligkeitsdifferenzen ändern, die Bewegungsorgane also nicht die besondere Fähigkeit besitzen auf jeden paratonischen Anstoss mit Bewegungen eines stets gleichen Zeitmaasses zu antworten.

Zwischen der Zeitdauer der einfachen Receptionsbewegung und der von dieser abhängigen Nachwirkungen besteht nach meinen Versuchen keine vollständige Uebereinstimmung. So ergibt der auf Taf. I B verzeichnete Versuch mit *Acacia lophantha* für die Schwingungszeit der einfachen Receptionsbewegung  $14\frac{1}{2}$  resp 15 Stunden, während für die nun folgende Nachwirkungsbewegung die Culminationspunkte der beiden Curven 23 Stunden auseinanderliegen und die beiden letzten Maxima der unteren Curve durch eine Zeit von 16 Stunden getrennt sind. Zwischen den Minima der Nachwirkungsbewegung, welche der Schliessung der Blättchen entsprechen, sind 18 Stunden verstrichen. Zu einem ähnlichen Resultat führte ein anderer Versuch mit *Acacia lophantha* und ein Experiment mit *Impatiens noli tangere*. In diesen beiden Fällen wurde für die Nachwirkungsbewegungen desselben Blattes zwar auch keine völlige, aber doch eine etwas grössere Uebereinstimmung der Schwingungszeiten unter sich gefunden, als in dem zuerst behandelten Versuche. Welche Ursachen den Gang der Nachwirkungsbewegungen im Dunklen gehaltener Pflanzen beeinflussen, kann ich dahingestellt lassen.

Für die Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen ist zu beachten, dass nicht nur jeden Abend, sondern auch jeden Morgen durch die paratonische Wirkung des Lichtes Receptionsbewegungen hervorgerufen werden, von denen eine jede Nachwirkung im Gefolge hat, weil diese, wie noch gezeigt werden soll, nicht durch eine spezifische Wirkung der Verdunklung, sondern durch die bei der Bewegung thatsächlich zu Stande gekommenen Krümmungen in den Bewegungsorganen bedingt ist. Wird nun eine in constanter Beleuchtung gehaltene und in Folge dessen keine täglichen periodischen Bewegungen ausführende Pflanze dem Tageswechsel ausgesetzt, so würde z. B. bei *Acacia lophantha* die durch Erhellung am anderen Morgen bedingte paratoni-

sehe Wirkung eintreffen, ehe der Rückgang der ersten Receptionsbewegung vollendet ist, deren Schwingungszeit wir experimentell zwischen 13 bis 18 Stunden fanden. In diesem Falle würden Nachwirkung und die paratonisch hervorgerufene Bewegung in gleichem Sinne thätig sein, wenn dem aber nicht so wäre, die beiden angestrebten Bewegungen vielmehr entgegengesetzt ausfielen, so würde die Resultirende beider bestimmend sein und die Blattbewegung jedenfalls zunächst der paratonischen Wirkung entsprechen, da diese nachweislich die Nachwirkungsbewegungen aufzuheben vermag. Von dem thatsächlich zu Stande kommenden Gang des Blattes wird es abhängen, ob die rückgängige Bewegung mit der am Abend dieses Tages paratonisch hervorgerufenen Bewegung zusammentrifft oder früher vollendet ist. Im ersten Falle würden für sich betrachtet, am Abend die rückgängige Bewegung der am Morgen zu Stande gekommenen paratonischen Wirkung, die Nachwirkung der Abends zuvor hervorgerufenen Receptionsbewegung und die neue paratonische Wirkung der Verdunklung gleichsinnig zusammenreifen können.

Der genaue Verfolg der einzelnen Componenten würde in jedem Falle sehr mühsam, ja theilweise unmöglich sein und hat zudem hinsichtlich der Entstehung der Tagesperiode ein nur untergeordnetes Interesse. In jedem Falle wird durch die Resultirende der Componenten die thatsächlich ausgeführte Bewegung bestimmt, und allein diese ist jedesmal wieder maassgebend für die Nachwirkungsbewegungen. Da nun, wie demnächst gezeigt werden wird, die täglichen periodischen Bewegungen in ungefähr gleichem Rhythmus fortdauern, wenn die Pflanze dunkel gehalten wird, so ist klar, dass durch den fortgesetzten Tageswechsel die Bewegungen so regulirt werden, dass Nachwirkung und paratonische Lichtwirkung Morgens und Abends in gleichem Sinne thätig sind. Die täglichen periodischen Bewegungen und die Nachwirkungsbewegungen zeigen also unter sich nicht in dem Maasse ungleiche Dauer der Schwingungszeit, wie es für die Receptionsbewegungen ein Versuch mit *Acacia lophantha* (Taf. I B) ergab. Doch ist zu bemerken, dass in anderen Experimenten die Differenz für die Dauer einer Amplitude der Receptionsbewegung und ihrer Nachwirkungsbewegungen geringer ausfiel und aus verschiedenen Gründen scheint es auch begreiflich, weshalb die durch plötzliche Verdunklung einer zuvor bewegungslosen Pflanze hervorgerufenen Bewegungen eine grössere Unregelmässigkeit zeigen.

Die täglichen periodischen Bewegungen sind in jedem Falle Resultirende aus Nachwirkung und paratonischer Wirkung und da diese

variabel ist, so können auch die Wendepunkte der täglichen periodischen Bewegung verfrüht oder verspätet werden. An heiteren Tagen wird im Allgemeinen die Tagstellung früher und die Nachtstellung später erreicht werden, als an trüben Tagen, ebenso wird auch durch Aenderung der Dauer von Tag und Nacht der Gang der periodischen Bewegungen beeinflusst werden, wobei zu beachten, dass bei einer Verschiebung der Tagesperiode auch die Nachwirkung eine entsprechende Regulirung erfährt. Ohne specielle Beobachtungen ist doch leicht zu sehen und auch längst bekannt, dass Blätter und Blüten derselben Pflanze sich im Herbst früher als im Sommer schliessen, auch wenn in den Temperaturverhältnissen keine Ursache hierfür gegeben ist. Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass die Wendepunkte der täglichen periodischen Bewegungen keineswegs 12 Stunden auseinander liegen müssen. So wurde z. B. Ende August für die Endblätter von *Hedysarum gyrans* die grösste Senkung zwischen 11 und 1 Uhr Nachts, die maximale Erhebung zwischen 7 und 9 Uhr Morgens gefunden.

Auf den Gang der Tagesperiode influirt natürlich auch die specifice Empfindlichkeit der Blattorgane verschiedener Pflanzen und es ist zu erwarten, dass, wenn die Receptionsbewegung schneller ausgeführt wird, auch maximale Tag- und Nachtstellung früher erreicht werden. Freilich kann sich hiermit die Schwingungszeit der Nachwirkungsbebewegungen ändern und hierdurch die Tagesperiode etwas beeinflusst werden, welche ja überhaupt die Resultirende zahlreicher Componenten ist, die aber sämmtlich in solcher Beziehung zu den paratonischen Wirkungen stehen, dass die Zeitpunkte wo diese eintreffen in erster Linie bestimmend für die täglichen periodischen Bewegungen sind. Es lag durchaus nicht in meiner Absicht für verschiedene Pflanzen den specifischen Gang der täglichen periodischen Bewegungen festzustellen, sowie dessen Abhängigkeit von bestimmten Umständen zu ermitteln und selbst die beiläufig gewonnenen Beobachtungen, oder die auf solche sich stützenden Vermuthungen will ich hier nicht anführen. Aufmerksam will ich nur noch darauf machen, dass bei langsamerer paratonischer Reactionsfähigkeit die graphische Darstellung der täglichen periodischen Bewegungen eine mehr gleichmässig steigende und fallende Curve geben muss, als im entgegengesetzten Falle, wo eben durch paratonische Wirkung zunächst grössere Steilheit der Curve hervorgerufen wird. Die Blättchen von *Acacia lophantha* öffnen sich z. B. Morgens so weit, dass sie einen Winkel von 200 Grad und wohl noch mehr untereinander bilden, gehen dann langsam auf 180 Grad zurück und verharren längere Zeit beinahe bewegungslos in ausgebreiteter Stellung.

um sich gegen Abend zuerst langsam, dann schneller zu schliessen. Dass bei Aufenthalt im Dunklen Steigen und Fallen dieser Blättchen gleichmässiger vor sich geht, dürfte in letzter Instanz seine Begründung darin finden, dass den Nachwirkungsbewegungen keine paratonischen Wirkungen entgegen treten.

### 3. Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode.

Gestützt auf die von De Candolle bei continuirlicher Beleuchtung mit *Mimosa pudica* erhaltenen Resultate und auf eigene, im Dunklen angestellte Versuche, glaubte Sachs <sup>1)</sup> eine Verkürzung der Zeitdauer der täglichen periodischen Bewegungen annehmen zu können. Wenn nun auch thatsächlich die Wendepunkte der Nachwirkungsbewegungen nicht vollkommen unter sich und mit den täglichen periodischen Bewegungen übereinstimmen, so kommt doch sowohl Verspätung als Verfrühung, und hiermit Verlängerung und Verkürzung der Schwingungszeit vor, im Grossen und Ganzen aber wird das Tempo der Tagesperiode auch ohne den Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt. Dem widersprechen auch die meisten mitgetheilten Versuche anderer Forscher nicht, sofern man gewissen mechanischen Verhältnissen Rechnung trägt und weiter beachtet, dass, wo autonome Bewegungen vorhanden sind, diese die täglichen periodischen Nachwirkungsbewegungen verdecken können.

Bei vielen Blattorganen ist der des Abends vor sich gehenden Bewegung eine Grenze dadurch gesteckt, dass eine Anpressung gegeneinander oder gegen Stengeltheile stattfindet. Die Blätter verharren dann längere oder kürzere Zeit in gezwungener Ruhelage, obgleich sie weitergehende Bewegung anstreben und diese auch ausführen, sobald das mechanische Hinderniss beseitigt ist. In diesem Falle tritt hier gleiches Verhalten ein, wie an anderen sich immer frei bewegenden Blattorganen, sehr bald oder sogleich nach Erreichung des Wendepunktes der Amplitude beginnt zunächst langsam die rückgängige Bewegung. Trotz der gezwungenen Ruhe wickeln sich doch die die Bewegung verursachenden inneren Vorgänge in ähnlicher Weise ab, wie bei freier Schwingung des Blattes, was daraus hervorgeht, dass ein in der Tagstellung festgehaltenes Blatt, wenn es spät Abends frei gemacht wird, mit grosser Schnelligkeit die nächtliche Bewegung ausführt und umgekehrt schnell in die Tagstellung übergeht, wenn es Nachts fixirt

1) Flora 1863, p. 469. — Experimentalphysiologie 1863, p. 44.

und Morgens in Freiheit gesetzt wird. In beiden Fällen bewegten sich Endblättchen von *Trifolium pratense* innerhalb 1 bis 2 Minuten 150 Grad im Sinne der Nacht- resp. Tagstellung, wobei zu bemerken, dass der Bewegung, in Folge der Entfernung der Seitenblättchen, ein durch Anpressung verursachtes Hinderniss nicht entgegenstand. Dieser auffallende Erfolg ist begreiflicherweise bei nutirenden Blattorganen nicht zu erwarten, da nach Hinderung der Senkung oder Hebung das Wachstum der bei der angestrebten Bewegung concav werdenden Seite der Bewegungszone, in Folge der passiven Dehnung, gefördert wird.

Die Blättchen von *Acacia lophantha* und *Mimosa pudica* sind bekanntlich Tags horizontal ausgebreitet, in der Nachtstellung aber mit ihrer Oberseite aneinander gepresst und so gestellt, dass sie mit der Blattspindel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bilden (Fig. 4 a und b). Da die Anpressung des Gelenkes und des Vorderrandes der Lamina gegen den Blattstiel der freien Fortbewegung des Blattes, auch nach Entfernung des opponirten Blättchens, noch hinderlich im

Fig. 4.



Blättchen von *Mimosa pudica* in Tagstellung (a) und Nachtstellung (b).

Wege steht, so muss, um freies Spiel für ein Blättchen zu gewinnen, der Blattstiel dicht vor dem Gelenke weggeschnitten werden. Dieses ausgeführt bewegen sich des Abends die Blättchen so weit über die verticale Längsebene des sekundären Blattstieles hinaus, dass sie mit jener im günstigen Falle einen nach vorn geöffneten Winkel von 70 Grad bilden<sup>1)</sup>. Dieser Winkel verringert sich mit nachlassender Amplitude und zwar um so mehr, wenn der andere Wendepunkt der Bewegung dauernd in der horizontalen Ausbreitung der Blättchen am Tage gegeben ist. Damit ändert sich aber auch die Dauer der Aneinanderpressung der Blättchen, welche ja der Zeitdauer des Hin- und Herganges über die verticale Längsebene des Blattstieles hinaus entspricht und so wird der Zeitpunkt der Aneinanderpressung der Blättchen verspätet, der der beginnenden Oeffnung verfrüht, wenn auch die Schwingungszeit durchaus dieselbe bleibt. Wenn, wie es im Dunklen und bei continuirlicher Beleuchtung der Fall ist, eine Verringerung der Amplitude herbeigeführt wird, kann in jedem Falle nur der Wendepunkt der Bewegung, nicht die Zeit des Schliessens und Oeffnens der Blättchen beim Vergleich der an verschiedenen Tagen angestellten Beobachtungen benutzt werden. Dieser Wendepunkt wird

1) Aehnliches Verhalten ergibt sich bei den Reizbewegungen der Blättchen von *Mimosa pudica*.

annähernd in der Mitte zwischen der Zeit der eben vollendeten Schliessung und dem Wiederbeginn der Oeffnung liegen, da, wie auch eine Beobachtung an *Chenopodium album* ergab, ein Blatt zu der von einem bestimmten Punkt ab gerechneten Schliessungsbewegung ungefähr ebensoviel Zeit, als zu der gleich grossen rückgängigen Bewegung gebraucht.

Für die Blättchen von *Acacia* und *Mimosa* ist weiter noch zu beachten, dass die Gleichgewichtslage, um welche die Schwingungen der Blättchen vor sich gehen, sich mit dem Alter dieser ändert, so zwar, dass sich die Ruhelage mit dem Alter der horizontalen Ausbreitung der Blättchen nähert, während dieselbe an jungen Blättchen vielleicht selbst der Nachtstellung gleichkommt, wenigstens habe ich junge dunkelstarr gewordene Blättchen zuweilen in dieser Lage gefunden. Hierbei ist freilich zu beachten, dass die Gleichgewichtslage der Blättchen im Finstern wohl bestimmt eine etwas andere, als in continuirlichem Lichte ist. Der Einfluss, welchen die variable Gleichgewichtslage auf die Zeit des Oeffnens und Schliessens der Blättchen haben kann, ist so leicht zu durchschauen, dass ich nicht weiter darauf hinzuweisen brauche.

Nach den vorausgegangenen Erörterungen wenden wir uns zunächst den von mir angestellten Beobachtungen zu. Auf Taf. II ist ein Versuch mit *Acacia lophantha* dargestellt und zwar gilt die untere Curve einem jüngeren, die obere einem älteren Blatt derselben Pflanze. Am 7. Juni 1874 wurde die Pflanze Abends 9 Uhr in den Verdunklungsapparat gebracht, so dass also nur der stärker ausgezogene Theil der beiden Curven Beobachtungen entspricht, welche an der unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels stehenden Pflanze gewonnen wurden, der ganze übrige Theil der Curven aber den Fortgang der Bewegungen bei völligem Lichtabschluss darstellt. Die Beobachtung geschah an je 3 bestimmten Blattpaaren desselben Fiederstrahles, indem die Neigung der Blättchen gegeneinander in der Weise bestimmt wurde, dass zwischen sie Dreiecke von bekannter Winkelgrösse gehalten und wenn die drei Blattpaare ungleich geöffnet waren, das Mittel aus den Ablesungen genommen wurde. In der Reihe der hierzu benutzten, aus steifem Papier gefertigten Dreiecke differirte jedes folgende um 10 Grad von dem vorhergehenden. Die Ablesungsfehler werden 5 Grad kaum überschritten haben, was für unsere Zwecke nicht ins Gewicht fällt und auch in der graphischen Darstellung sich nicht auffallend geltend machen kann, da die Seite eines Quadrates einer Annäherung der Blättchen um 4 Grad entspricht.

Unter Berücksichtigung der obigen Auseinandersetzung bezüglich

der Lage der Wendepunkte der Bewegung, ergibt die obere Curve für die im Finstern vor sich gegangenen Bewegungen (8. bis 11. Juni: Maxima um  $9\frac{1}{2}$ , 9,  $11\frac{1}{2}$  und 6 Uhr Morgens, Minima um 9,  $11\frac{1}{2}$  und  $7\frac{1}{2}$  Uhr Abends: für die untere Curve fallen die Maxima auf 8, 9 und  $8\frac{1}{2}$  Uhr Morgens und die Minima auf  $11\frac{1}{2}$ ,  $9\frac{1}{2}$  und  $7\frac{1}{2}$  Uhr Abends. Mit Rücksicht auf die Maxima entspricht die erste im Dunklen ausgeführte Doppelamplitude der durch die obere Curve repräsentirten Blättchen einer Zeitdauer von 24 Stunden, während der zweite Hin- und Hergang etwas mehr, der letzte Hin- und Hergang aber weniger Zeit ( $18\frac{1}{2}$  Stunde) in Anspruch nimmt. Die Maxima der unteren Curve liegen ziemlich genau 24 Stunden auseinander. Hinsichtlich der Minima ergibt die obere Curve eine erste Doppelamplitude von etwas mehr und eine zweite von weniger als 24 Stunden, während ein jeder Hin- und Hergang des jüngeren Blattes (untere Curve) keinen vollen Tag trägt. Diese Versuche zeigen uns, dass sowohl Verlängerung als Verkürzung der Schwingungszeit vorkommt, doch möchte ich aus denselben nicht den Schluss gezogen wissen, dass bei verlängerter Verdunklung die Zeitdauer der Nachwirkungsbewegungen abgekürzt wird, da ein anderer Versuch mit *Acacia lophantha* eher auf das Gegentheil hinwies. Die im Finstern vor sich gehenden Bewegungen werden durch die Nachwirkungsbewegungen, die sich allmählig vermindernde Bewegungsfähigkeit und wohl noch andere Faktoren bestimmt und können demgemäss wohl auch mit Variation der Componenten, selbst für Blätter derselben Pflanze, verschieden sein, wie es ja der auf Taf. II verzeichnete Versuch faktisch zeigt. Als Componente spielt möglicherweise auch das Alter der Blätter eine Rolle, jedenfalls aber fällt auf die hiermit zusammenhängende, der Nachtstellung genäherte Gleichgewichtslage, die längere Schliessungsdauer der jüngeren Blättchen (Curve 2). Bei den Versuchen in continuirlicher Beleuchtung hatte ich nicht die Absicht die Schwingungszeit der Nachwirkungsbewegungen genau festzustellen, doch kann ich mit Bestimmtheit aus meinen Notizen entnehmen, dass die Blätter von *Acacia lophantha* und *Impatiens noli tangere*, während ihre Amplitude abnimmt, eine merkliche Beschleunigung der täglichen Bewegungen nicht erfahren (Siehe p. 34).

Wir haben soeben die Nachwirkungsbewegungen nur unter sich, nicht aber diese mit dem unter Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vor sich gehenden Bewegungen verglichen. Stellt man beide gegenüber, so darf nicht vergessen werden, dass in dem einen Falle Morgens und Abends eine durch Helligkeitswechsel hervorgerufene paratonische Wirkung die angestrebten Bewegungen beschleunigt.

Deshalb lässt sich aber noch nicht mit Sicherheit behaupten, dass die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels ausgeführten periodischen Bewegungen, gegenüber den Nachwirkungsbewegungen des folgenden Tages, verfrühte Wendepunkte zeigen müssen, da hier verwickeltere Verhältnisse im Spiel sein können. Eine derartige Verfrühung zeigt *Acacia lophantha* in dem auf Taf. II dargestellten Versuche bezüglich der Schliessung nicht und auch bei den Blättern von *Nicotiana rustica*, *Chenopodium album* und *Impatiens noli tangere* fielen die Wendepunkte der am Tageswechsel vollzogenen Amplitude und der Nachwirkungsbewegung des folgenden Tages auf ungefähr dieselben Stunden, sowohl am Morgen, als auch am Abend. Dagegen ergab ein Endblatt von *Hedysarum gyrans* eine Verspätung der Nachwirkungsbewegungen; am Tageswechsel gehalten war das Blatt von 7 $\frac{1}{2}$  bis 10 Uhr Abends, im Dunklen am folgenden Tage von 11 $\frac{1}{2}$  bis 12 $\frac{1}{2}$  Abends dem Stengel angepresst und ähnlich war auch die maximale Hebung am folgenden Tage verspätet.

Die Tageperiode nitrender Laubblätter wird, wie schon oben bemerkt, im Dunklen gleichfalls in ungetähr demselben Tempo wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt. So vollkommen wie in dem auf Taf. I A dargestellten Versuche mit *Nicotiana rustica* ist allerdings auch hier die Uebereinstimmung nicht immer, vielmehr weisen Beobachtungen an *Chenopodium album* und *Impatiens noli tangere* auf ähnliche Unregelmässigkeiten hin, wie sie vorhin für *Acacia lophantha* verzeichnet wurden. Auch die Blüten setzen ihre täglichen periodischen Bewegungen im Dunklen in gleicher Weise wie die Laubblätter fort und ergaben wie diese spezifische Verschiedenheiten bezüglich der Nachwirkungsamplitude. Ansehnlich ist diese an den Blüten von *Oxalis rosea* und *Tolpis barbata*, minder ausgiebig bei *Leontodon hastilis* und *Calendula officinalis* und auf ein sehr geringes Maass reducirt an den Strahlenblüthen von *Bellis perennis*. Gestützt auf die Blüten dieser Pflanze hielt ich früher eine im Dunklen fort-dauernde Bewegung für unwahrscheinlich und glaubte die thatsächlich beobachteten Bewegungen auf unvollkommenen Lichtabschluss schieben zu können <sup>1)</sup>, ein Irrthum, welchen Versuche bei möglichst vollkommener Verdunklung sofort ergaben.

Für meine Zwecke reichte es vollkommen aus festzustellen, dass die täglichen periodischen Bewegungen und ihre Nachwirkungsbewegungen in wesentlich demselben Tempo vor sich gehen, ein genauer

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 204.

Verfolg des Ganges beider lag ganz ausser meiner Absicht. Deshalb konnte ich aber auch auf eine sehr genaue Feststellung der Wendepunkte der Bewegungen verzichten und Beobachtungen in zwei- oder dreistündigen, ja eventuell vierstündigen Intervallen waren in den meisten Fällen ausreichend <sup>1)</sup>. Die unnütze Vermehrung nächtlicher Beobachtungen hatte ich um so mehr Grund zu vermeiden, als ich ohnehin schon durch die dieser Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen gezwungen war, wochenlang auf ungestörte Nachtruhe zu verzichten.

Die bisher behandelten Blattorgane haben, wenn überhaupt, so geringe autonome Bewegungen, dass deren sichere Erkennung nicht gelingt, mit Ausnahme des Endblattes von *Hedysarum gyrans*. An diesem ist die Amplitude der spontanen Bewegungen in allen Fällen ziemlich mässig, ja an manchen Blättern beträgt sie nur 6 bis 8 Grad bei einer Schwingungszeit von 10 bis 30 Secunden (Temperatur 22 bis 25 C.). Besonders in diesem Falle ist die Fortdauer der Tagesperiode im Dunklen ebenso gut, als bei *Acacia* zu erkennen und sehr schlagend tritt uns hierbei die Unabhängigkeit der täglichen periodischen und der neben diesen fortdauernden spontanen Bewegungen entgegen. Wo aber die Amplitude dieser sehr ansehnlich ist, wie bei *Trifolium pratense* und *Oxalis Acetosella*, da vermögen die autonomen Bewegungen die Nachwirkungsbewegungen vollkommen zu verdecken. So wurde für Endblättchen von *Trifolium pratense* in verschiedenen Versuchen die Amplitude der autonomen Bewegungen bei einer Zeitdauer von 1½ bis 4 Stunden zwischen 40 und 150 Grad gefunden, ist also im günstigen Falle wohl ebenso gross als die Nachwirkungsbewegung am ersten Tage der Verdunklung, indem die tägliche Periode etwa 200 Grad beträgt. So wie eine geringere paratonische Wirkung die mit gewisser Kraft angestrebten spontanen Bewegungen nicht aufzuhalten, wenn auch in geringerem oder höherem Maasse zu modificiren vermag, so werden auch die Nachwirkungsbewegungen auf die autonomen Bewegungen bis zu einem gewissen Grade influiren und deshalb würde man bei sehr sorgfältigen Beobachtungen doch wohl im Stande sein, die

1) Um den Gang dieser Bewegungen genau festzustellen würde man jedenfalls wohl thun zu selbstregistrirenden Apparaten zu greifen. Diese könnten nach dem Princip des von Savart und Duhamel angewandten Phonautographen aus einem durch Uhrwerk in Bewegung gesetzten und durch Schraube sich fortbewegenden Cylinder bestehen (Vergl. Willner, Physik II. Aufl., Bd. I, p. 518) oder man könnte einen, etwa durch Aufwickeln auf einen Cylinder sich fortbewegenden Papierstreifen benutzen, um Hebungen und Senkungen der Blätter in geeigneter Weise auf berusstes Papier schreiben zu lassen.

Nachwirkung der Tagesperiode, wenigstens am ersten Tage nach der Verdunklung, herauszulesen.

Auch *Trifolium incarnatum*, welches ich übrigens nur beiläufig untersuchte, führt autonome Bewegungen von ansehnlicher Amplitude und mässiger Zeitdauer aus. Diese spontanen Bewegungen, welche ja ganz unabhängig von der Tagesperiode vor sich gehen, sind es offenbar, welche das von Sachs <sup>1)</sup> an im Dunklen befindlichen Pflanzen dieser Art in kürzeren Intervallen beobachtete Öffnen und Schliessen der Blättchen bewirkten. Ebenso sind es autonome Bewegungen, welche die von dem eben genannten Autor gemuthmasste doppelte Tagesperiode der Blättchen von *Oxalis Acetosella* herbeiführten, deren autonome Bewegungen ich zu 20 bis 70 Grad bei einer Schwingungszeit von  $\frac{3}{4}$  bis 2 Stunden fand und die auch hier die Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen verdecken können. Wenn an diesen Pflanzen Beobachtungen nur in grossen Intervallen gemacht werden, so würden die Blättchen zufällig jedesmal in solcher Stellung getroffen werden können, dass ein der Tagesperiode entsprechender Gang herauskäme, obgleich thatsächlich dieser nicht zu erkennen ist und die Blättchen fortwährend in kürzerem Tempo hin- und hergehende Bewegungen ausführen.

Die Verwechslung der autonomen Bewegungen und der Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode ist, wie wir soeben kennen lernten, einer der Gründe, welcher einer Beschleunigung der täglichen periodischen Bewegungen das Wort redeten. Auf eine solche Beschleunigung weisen auch die von Sachs <sup>2)</sup> mit *Acacia lophantha* angestellten Versuche nicht hin, wenn man die früheren Auseinandersetzungen im Auge behält und namentlich beachtet, dass der Zeitpunkt der Aneinanderpressung der Blättchen sich ändern kann, auch wenn die Zeitdauer der Amplitude durchaus dieselbe bleibt. Eben dieses ist für *Mimosa pudica* im Auge zu behalten, mit der ich selbst keine Experimente anstellte. Die von Sachs <sup>3)</sup> mitgetheilten Beobachtungen lassen eine Beschleunigung der Tagesperiode für ältere Blätter kaum erkennen, doch muss ich für diese, wie auch für jüngere Blätter, mit einem Urtheil zurückhalten, da ich keine eigenen Erfahrungen habe, und es mir unbekannt ist, ob hier autonome Bewegungen oder auch andere Verhältnisse im Spiele sind. Die von Millardet <sup>4)</sup> und Bert <sup>5)</sup> aufge-

1) Flora 1863, p. 497. Experimentalphysiol. p. 494.

2) Flora 1863, p. 487. — Experimentalphysiol. p. 487.

3) Flora 1863, p. 483. — Experimentalphysiol. p. 45.

4) Nouvell. recherches etc. p. 64 ff.

5) Mém. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. VIII, p. 15 des Separatabzuges.

führten Versuche geben keine Veranlassung, auf eine Beschleunigung der Tagesperiode der Blättchen im Dunklen zu schliessen. Millardet's Beobachtung, dass die tiefste Senkung des primären Blattstieles im Finstern verfrüht oder verspätet eintritt, müssen wir hier übergehen, da in diesem Falle, wie wir noch hören werden, besondere Verwicklungen im Spiele sind.

Zum guten Theil fusst die Annahme einer Beschleunigung der täglichen periodischen Bewegungen bei Ausschluss des täglichen Beleuchtungswechsels auf der von De Candolle gemachten Angabe, dass bei continuirlicher künstlicher Beleuchtung von *Mimosa pudica* die Zeitdauer der Amplituden sehr ansehnlich verkürzt werde. Wenn ich nun auch selbst keine controlirenden Versuche ausführte, so zeigen doch die Experimente Bert's, dass eine solche Beschleunigung, wie sie De Candolle angibt, jedenfalls nicht zutrifft, wenn auch aus diesen Mittheilungen, welche ohnehin mehr beiläufig auf die Bewegung der Blättchen gerichtet sind, eine genauere Lage der Wendepunkte der Bewegung nicht zu ermitteln ist, schon weil die Beobachtungen öfters in zu grossen Intervallen geschahen. Beachtet man einfach die in folgender Tabelle zusammengestellten Schliessungs- und Oeffnungszeiten, welche Bert zunächst unter dem Einfluss des Tageswechsels und dann bei continuirlicher Beleuchtung beobachtete, so würde man höchstens auf eine gewisse Verfrühtung der Schliessung und Verspätung der vollendeten Oeffnung schliessen können. Hieraus geht aber, abgesehen davon, dass diese Zeiten selbst nur ungenau ermittelt sind, noch keineswegs hervor, dass die Wendepunkte der Bewegungen thatsächlich verlegt wurden.

Tabelle IX.

Bewegung der Blättchen von *Mimosa pudica* nach Bert.

(L. c., 1870, p. 14 ff.)

	Schliessungszeit am Abend	Oeffnungszeit am Morgen
Im Tageswechsel:		
2. Juli	7 U. 40' Nachm.	5 U. 25' Vorm.
3. "	8 U. 40' "	7 U. 10' "
4. "	7 U. 55' "	6 U. 30' "
5. "	8 U. "	5 U. "
6. "		
In continuirlichem Licht:		
7. "	7 U. 45' Nachm.	6 U. 45' Vorm.
8. "	9 U. 45' "	9 U. 30' "
9. "	9 U. 40' "	7 U. "
10. "	(8 U. 10' — 12 U. ")	6 U. 45' "
11. "	6 U. 45' "	9 U. 45' "
12. "		11 U. 45' "

Die an manchen Blattorganen, wie an Blüthen von *Bellis perennis*, auffallend geringe Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen, konnte, so lange nicht ganz besondere Sorgfalt auf vollkommene Verdunklung verwandt wurde, Zweifel aufkommen lassen, ob nicht die im Dunklen fortdauernde Tagesperiode wesentlich durch einen, wenn auch nur sehr geringen Helligkeitswechsel bedingt sei. Alle Zweifel beseitigten aber meine im Sommer 1873 bei einer möglichst vollkommenen Verdunklung angestellten Versuche. Die Pflanzen wurden hierbei unter 2 oder selbst 3 übereinandergreifende, in schwarzen Sand eingedrückte dunkle Papprecipienten gestellt und diese Zusammenstellung in einen dunklen Schrank gebracht, der sich selbst wieder in einem ziemlich verdunkelten Zimmer befand. War auch ein geringer Lichtzutritt während der kurzen Ablesungszeit nicht zu vermeiden, so konnte doch dieser unmöglich die Ursache der fortdauernden Tagesperiode sein, welche thatsächlich auch durch sehr geringe Helligkeitsschwankungen in keiner merklichen Weise beeinflusst wird.

Der Gedanke, dass die Nachwirkung der Tagesperiode durch nicht ganz vollkommenen Lichtabschluss bedingt sein könne, wird aber vollkommen dadurch unhaltbar, dass diese Nachwirkungen auch dann in gleichem Rhythmus fortdauernten, wenn mit Hülfe künstlicher Beleuchtung die Tagesperiode umgekehrt war, die Blätter sich also Nachts in Tagstellung und am Tage in Nachtstellung befanden. Einen derartigen Versuch stellte ich mit *Acacia lophantha* an, welche während 5 Tagen (3. bis 8. August 1873) von 7 Uhr Abends bis 9 Uhr Morgens erleuchtet, die übrige Zeit, also 10 Stunden dunkel gehalten wurde. Unter diesen Verhältnissen kamen die Blättchen zwischen 10 und 11 Uhr Morgens zu vollkommener Schliessung, waren bis 3 oder 5 Uhr Nachmittags geschlossen, begannen nun eine langsame Oeffnungsbewegung, welche durch die um 7 Uhr Abends begonnene künstliche Beleuchtung beschleunigt wurde und zwischen 8 und 9 Uhr Abends vollendet war. Als dann die Pflanze Abends nicht mehr erleuchtet wurde, sondern weiterhin im Dunklen blieb, wurden die Bewegungen in den folgenden Tagen in gleichem Rhythmus wie zuvor fortgesetzt, d. h. die Wendepunkte der Amplituden fielen nach, wie vor der dauernden Verdunklung auf ungefähr gleiche Zeiten, nämlich für die Schliessungsbewegung zwischen 1 und 3 Uhr Nachmittags, für die Oeffnungsbewegung zwischen 8 und 11 Uhr Abends.

Nachdem vollkommen sicher gestellt ist, dass die täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane, welche selbst erst durch Beleuchtungswechsel inducirt werden, nach Aufhebung dieses noch einige Zeit

mit nachlassender Amplitude fortgesetzt werden, kann man nicht daran zweifeln, dass bei Wachsthum und Gewebespannung, die ja in so inniger Beziehung zu den Bewegungen der Blattorgane stehen, ähnliche Verhältnisse obwalten. Für das Längenwachsthum des Stengels, welches im Dunklen schneller als am Licht fortschreitet, hat Sachs <sup>1)</sup> eine dem täglichen Beleuchtungswechsel entsprechende Periodicität sorgfältigst festgestellt und auch eine Fortdauer dieser im Dunklen gefunden, welche unser Autor freilich auf unvollkommenen Lichtabschluss zu schieben geneigt ist, die man aber nach unseren Erfahrungen nicht anstehen wird, als eine Nachwirkung der Tagesperiode anzusprechen. In wie weit diese Nachwirkungsbewegungen mit der Zeitdauer der täglichen periodischen Bewegungen übereinstimmen, kann aus dem Verhalten etiolirter Pflanzen nicht wohl erschlossen werden und auf Grund der beiden von Sachs <sup>2)</sup> mitgetheilten Versuche mit zuvor am Tageswechsel gehaltenen und dann verdunkelten Pflanzen, wage ich nicht ein Urtheil zu fällen. Für die Gewebespannung ist von Kraus <sup>3)</sup> und von Millardet <sup>4)</sup> ein täglicher periodischer Gang nachgewiesen und unter Berücksichtigung der paratonischen Wirkung des Lichtes auf jene <sup>5)</sup>, sowie des genetischen Zusammenhanges zwischen Aenderung der Gewebespannung und den periodischen Bewegungen der Blattorgane, kann man mit Gewissheit auch die Tagesperiode der Gewebespannung in Achsenorganen als durch den Tageswechsel ausschliesslich bedingt ansehen und ferner mit Sicherheit voraussagen, dass eine Nachwirkung der täglichen Periode stattfindet.

Auch die tägliche Periodicität des Saftausflusses ist bereits von Baranetzky <sup>6)</sup> als ein durch Lichtwechsel hervorgerufener Vorgang und die Fortdauer der Periodicität im Dunklen als eine Nachwirkung angesprochen worden. Ueber die Berechtigung dieser Auffassung kann um so weniger Zweifel sein, als dieselben inneren Vorgänge, welche die periodische Aenderung von Expansion, resp. Wachsthum der Gewebe verursachen, offenbar in inniger, wenn auch vielleicht verwickelter Beziehung zu den bedingenden Ursachen des periodischen Saftausflusses stehen. Für die im Dunklen allmählig nachlassende Periodicität des Saftausflusses fand Baranetzky, abgesehen von gewissen Unregelmässigkeiten zu Beginn des Versuches, keine Verlegung der Maxima und Minima.

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Heft II, p. 99 ff.

2) L. c., p. 160.

3) Botan. Zeitung 1867, p. 121 ff. und in Millardet's Abhandlung p. 58.

4) Nouvell. recherches etc. 1869, p. 17 ff.

5) Kraus, Botan. Zeitung 1867, p. 125.

6) Untersuchungen über die Periodicität des Blutens 1873, p. 37 ff.

#### 4. Beziehung zwischen Beleuchtungszeit und paratonischer Reactionsfähigkeit.

Ohne Kenntniss der Entstehung der Tagesperiode lag es nahe anzunehmen, dass ein auf paratonische Wirkung mit beschleunigtem Wachsthum anwortender Zustand erst nach einiger Zeit wieder regenerirt werde und eben hierin die Ursache für die ausgiebige Wirkung der Verdunklung am Abend und der Erhellung am Morgen liege <sup>1)</sup>, die, wie wir nunmehr kennen gelernt, in dem Zusammenwirken von Nachwirkungsbewegung und paratonischem Einfluss ihre Erklärung findet. Dass in der That die Ausgiebigkeit paratonischer Wirkung nicht durch längere Ruhezeit bedingt ist, zeigt sehr schlagend *Siegesbekia flexuosa*, welche bei continuirlicher Beleuchtung ihrer periodischen Bewegung beraubt, auf Verdunklung nicht merklich stärker reagirte, als etwa eine an Tageswechsel gehaltene und in den Mittagsstunden verdunkelte Pflanze (siehe p. 41).

Wenn nun auch oben gezeigt wurde, dass länger fortgesetzte Beleuchtung die durch specifische Empfindlichkeit und die Grösse des Helligkeitswechsels bedingte Wirkung der Verdunklung nicht vermehrt, so ist doch ohne weiteres klar, dass dieses nicht gilt, sofern es sich um kurze Beleuchtungszeit zuvor im Dunklen gehaltener, aber natürlich im Phototonus befindlicher Objekte handelt. Besonders für die Gelenke ist einleuchtend, dass für bestimmte Helligkeitsabnahmen die grösste Amplitude einer Receptionsbewegung erst erreicht wird, nachdem die Expansionsintensität der antagonistischen Gewebe auf das dem Helligkeitsgrade entsprechende Maass zurückgegangen ist, da ja die paratonische Bewegung durch ungleich schnelle Zunahme der Ausdehnungskraft in den Gelenkhälften bedingt ist und die bei Verdunklung sich stärkst expandirende Hälfte, bei Erhellung am schnellsten von ihrer Expansionskraft verliert. Es ist auch leicht festzustellen, dass z. B. die Blättchen von *Acacia lophantha* nach kurzer, etwa 10 Minuten fortgesetzter Beleuchtung nur sehr wenig, nach halbstündiger gleichartiger Beleuchtung aber schon recht ansehnlich auf Verdunklung reagiren. Auch die nutirenden Blätter ergeben ein gleiches Verhalten, das hier von besonderem Interesse ist.

In einem Versuche mit *Impatiens noli tangere* wurden vier Pflanzen Abends dunkel gestellt, um Morgens 8<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr kurze Zeit beleuchtet und dann wieder verdunkelt zu werden, wobei an jeder Pflanze zwei

1) Siehe meine Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 198 und 205.

Blätter beobachtet wurden. Nach einer 5 Minuten lang fortgesetzten Beleuchtung an sehr hellem Tageslicht hatten sich die fraglichen Blätter zweier Pflanzen nur um 1 bis 2 Grad erhoben, senkten sich nun aber in Folge von Verdunklung um 6 bis 9 Grad. Die Blätter der beiden anderen Pflanzen wurden in gleicher Weise während 15 Minuten beleuchtet, wobei Hebung um 4 bis 8 Grad und nach Verdunklung Senkung um 25 bis 37 Grad stattfand. Dass hier keine individuellen Eigenthümlichkeiten im Spiele waren, ergab der am anderen Tage nach Vertauschung der Pflanzen in gleicher Weise wiederholte Versuch.

Für Gelenke könnte die bei Beleuchtung nur allmälige Abnahme der Expansionskraft ausreichend erscheinen, um die ungleich starke Reaction nach verschieden langer Beleuchtung zu erklären, bei *Impatiens* aber ging während der kurzen Beleuchtungszeit, wie auch die geringe Hebung der Blätter ergibt, keine nennenswerthe Längenänderung in der Bewegungszone vor sich und doch folgt auf Verdunklung ein stossweises Wachsthum der Oberseite, welches bei einer Senkung von 25 bis 37 Grad durch mikrometrische Messung wohl zu 3 bis 4 Procent für die sich am stärksten krümmende Partie gefunden worden wäre. Hier ist es also klar, dass Beleuchtung schnell irgend welche Veränderungen hervorruft, welche die Bewegungszone befähigen, in Folge der Verdunklung das beschleunigte, stossweise Wachsthum auszuführen. Dass übrigens etwas Analoges in den Gelenken vorkommt, d. h. dass durch Verdunklung die Ansdehnungskraft der Schwellgewebe vorübergehend über das im Dunklen zuvor bestandene Maass getrieben wird, soll später gezeigt werden.

Nach einer gewisse Zeit fortgesetzten Beleuchtung nimmt weiterhin die durch Verdunklung hervorrufbare Bewegung nicht mehr zu, wie der schon mitgetheilte Versuch mit *Siegesbekia* und entsprechende Experimente mit *Impatiens noli tangere* ergeben, doch ist es unbekannt nach welcher Zeit ein solcher Gleichgewichtszustand erreicht ist. Dieses dürfte aber wohl ziemlich schnell der Fall sein, da die beiden eben genannten Pflanzen, wenn sie dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt sind, bereits Morgens 8 Uhr ihre Blätter anscheinend ebensoweit auf Verdunklung senken, als nach mehrtägiger continuirlicher Beleuchtung. Ob freilich im ersteren Falle weitere Beleuchtung durchaus keinen Einfluss auf den Gang der hervorrufbaren Receptionsbewegungen ausübt, muss ich doch dahin gestellt sein lassen, da z. B. Versuche mit *Acacia lophantha* zeigten, dass die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzten Pflanzen durch Verdunklung in den Morgenstunden Receptionsbewegungen von siebenstündiger Dauer aus-

führten, während die entsprechende Schwingungszeit bei in continuirlichem Licht gehaltenen Blättern 13 bis 18 Stunden betrug, obgleich in beiden Fällen die paratonisch wirkende Helligkeitsabnahme jedenfalls nicht sehr verschieden war.

Bei Herstellung des paratonisch reactionsfähigen Zustandes kann aber doch, unabhängig von Beleuchtung, eine gewisse Ruhezeit massgebend sein. Dieses tritt deutlich an den Blüthen von *Crocus* hervor, welche auf Temperaturschwankungen sehr ansehnliche Bewegungen ausführen, die bei schnell aufeinanderfolgender Wiederholung schwächer, dann nach längerer Pause aber wieder ansehnlicher werden, auch wenn die Blüthen fortwährend verdunkelt sind <sup>1)</sup>. Eine analoge Ursache dürfte dem Verhalten der Blätter von *Impatiens noli tangere* zu Grunde liegen, welche Nachts dunkel gehalten, nach kurzer Beleuchtung am Morgen und darauf folgender Lichtentziehung eine ansehnlichere Senkung ausführen, als später, wenn sie nach andauernder zweistündiger Verdunklung wieder eine gleiche Zeit wie zuvor und mindestens ebenso stark erleuchtet wurden. Wie sich in dieser Beziehung Gelenke verhalten, habe ich versäumt festzustellen, doch kann eine entsprechende Kenntniß vielleicht von Interesse sein. Denn da die Bewegungen in den Gelenken ohne Wachstum, in der Bewegungszone nutirender Blätter aber mit Wachstum ausgeführt werden, so kann eventuell beurtheilt werden, ob die in der Ruhezeit sich abwickelnden Vorgänge specielle Beziehung zum Wachstum, resp. zu den mit diesem in Verbindung stehenden Vorgängen haben. Wie dem nun auch sei, so ist doch jedenfalls zu beachten, dass (wenn ich so sagen darf) nach der durch Receptionsbewegungen herbeigeführten Erschlaffung, zur Wiederherstellung des früheren Zustandes nicht nur Beleuchtung, sondern auch unabhängig von dieser sich im Organismus abwickelnde Vorgänge eine Rolle spielen könnten.

##### 5. Intensive und einseitige Beleuchtung.

Bisher haben wir nur erfahren, dass bei zunehmender Helligkeit jede allseitige Steigerung der Beleuchtung in demselben Sinne auf die Blatthbewegungen influirt. Nicht so ist es bei *Oxalis Acetosella* deren gedreite, am Tage horizontal ausgebreiteten Blättchen im directen Sonnenlicht in eine der Nachtstellung habituell gleichende Lage übergehen, d. h. sich dem Blattstiel anlegen, während in diffusem Licht

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen, p. 152.

Helligkeitszunahme Hebung der Blättchen bewirkt. Cohn, welcher die Senkung der Blättchen im Sonnenlicht auffand, stellte auch schon fest, dass die Sonnenstrahlen hier nicht durch Erwärmung wirksam sind, was von Batalin und mir bestätigt wurde<sup>1)</sup>. Batalin identifizierte die durch Sonnenlicht und durch Verdunklung hervorgerufene gesenkte Lage der Blättchen, während beide, wie von mir gezeigt wurde, wesentlich verschieden sind, da die Biegungsfestigkeit der Gelenke im intensiven Lichte abnimmt, im Dunklen aber zunimmt. Im Uebrigen musste ich (a. a. O.) mich auf Vermuthungen beschränken, weil mir namentlich auch unbekannt war, ob die Erschlaffung in den Gelenken der thatsächlich im Sonnenlicht gesenkt bleibenden Blättchen constant oder nur vorübergehend vermindert ist.

Eine nähere Untersuchung ergab, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke in constantem intensivem Licht sich auf gleichem verringertem Maasse hält. Die nach der Brücke'schen Methode, bei aufrechter und abwärts gerichteter Stellung gemessene Winkeldifferenz, wurde z. B. in einem Versuche in hellem diffusem Licht um 8 $\frac{1}{4}$  Uhr Morgens zu 5 Grad festgestellt, im Sonnenlicht sank dieselbe bis 8 Uhr 20 Minuten auf 10 Grad und wurde nun bei verschiedenen bis 11 Uhr Morgens vorgenommenen Bestimmungen zwischen 9 und 11 Grad gefunden, während diese Winkeldifferenz wieder innerhalb  $\frac{3}{4}$  Stunden auf 5 bis 6 Grad zurückging, als die Pflanze in diffuses Licht zurückgebracht worden war. Während der intensiven Beleuchtung wurden die Blättchen nur von Sonnenstrahlen getroffen, welche eine in einem parallelwandigen Gefässe befindliche Wassermasse passirt hatten; dabei schien die Sonne durchaus ungetrübt in der Beobachtungszeit. Zu ähnlichem Resultate führten auch drei weitere Experimente, welche im Allgemeinen die fragliche Winkeldifferenz in der Sonne 1 $\frac{1}{2}$  bis 3 mal so gross als in diffusem Licht ergaben. Aus diesen Versuchen folgt aber, dass Senkung der Blättchen in der Sonne nicht allein Folge einer Reizung sein kann, da ja solche nur vorübergehende Senkung herbeiführen würde, und weiter, dass die Relation der Expansionskraft in den Gelenkhälften bei sehr intensivem Licht dauernd geändert, an gesammter Intensität aber weit geringer ist, als bei der Nachtstellung der Blättchen.

Es ist schon erwähnt, dass unterhalb einer gewissen Lichtintensität jede Helligkeitssteigerung eine Hebung der Blättchen bewirkt, auf die dann, wie bei anderen Receptionsbewegungen, eine rückgängige

---

1) Vergl. meine Physiol. Untersuchungen p. 76, woselbst auch die Literatur angegeben ist.

Bewegung folgt. So führten die in Tagstellung befindlichen Blättchen einer an stark diffusum Licht gehaltenen Pflanze paratonische Hebungen von 10 bis 50 Grad aus, als sie in ein durch zwei Lagen Schreibpapier gedämpftes Sonnenlicht kamen und auch dann erfolgte wieder eine Hebung, als nach einer Stunde eine Lage Schreibpapier entfernt wurde. Dagegen senkten sich die Blättchen um 30 bis 50 Grad als an die Stelle des Schreibpapiers zwei aufeinanderliegende Blätter Pauspapier gebracht wurden und die in grösseren Intervallen vorgenommene successive Entfernung dieser Papierlagen hat jedesmal eine weitere Senkung zur Folge. Da hierbei, wie die nach Brücke'scher Methode angestellten Versuche ergaben, die Biegungsfestigkeit der Gelenke bei jeder weiteren Erhellung abnimmt, so ist klar, dass die Senkung der Blättchen nicht dadurch bedingt sein kann, dass die Expansionsintensität nach Ueberschreitung eines gewissen Helligkeitsgrades in einer oder in beiden Gelenkhälften wieder zunimmt. Denn in diesem Falle hätte die Steifheit der Gelenke von der ersten Senkung der Blättchen ab wieder wachsen, oder wenigstens constant bleiben müssen, wenn die untere Hälfte gleichzeitig so viel an Expansionskraft verloren, als die obere daran gewonnen hätte. Auch beruht die durch intensives Licht hervorgerufene Senkung der Blättchen nicht auf der relativ stärkeren Insolation der Oberseite des Gelenkes, da gleiches Resultat erzielt wird, wenn die Unterseite der Blättchen durch entsprechend reflectirtes Sonnenlicht beleuchtet wird.

Beachtet man, dass die Blättchen bei anhaltender Insolation fortwährend gesenkt bleiben, so steht soviel fest, dass bei Zunahme der Helligkeit, von einem gewissen Grade dieser ab, die Expansionskraft nicht nur in einem anderen Verhältniss als zuvor abnimmt, sondern auch deren endliche Relation eine andere wird. Um dieses zu erreichen bieten sich zwei Möglichkeiten dar, entweder muss, von dem specifischen Helligkeitsgrade an, die obere Gelenkhälfte auf gleicher Expansionsgrösse verharren, während sich diese in der unteren Hälfte bei weiterer Helligkeitssteigerung vermindert, oder diese Abnahme muss beide antagonistische Parteien, die untere Gelenkhälfte jedoch relativ ansehnlicher treffen. Die Richtigkeit der letzteren Alternative ergibt sich aus der auf eine hervorgerufene Senkung folgende Hebung der Blättchen, welche darin ihre Erklärung findet, dass die untere Gelenkhälfte schneller als die obere, letztere aber doch auch an Expansionskraft verliert. Die den Receptionsbewegungen im Allgemeinen entsprechende Bewegung der Blättchen in Folge der Beleuchtungssteigerung oberhalb des specifischen Helligkeitsgrades ist übrigens nur gut

zu beobachten. wenn man in etwas gedämpftem Sonnenlicht operirt, so dass die Blättchen sich nicht bis zur Anpressung an den Blattstiel senken. Ausserdem ist auch zu beachten, dass die Blättchen von *Oxalis Acetosella* autonome Bewegungen ausführen, welche bei intensiver Beleuchtung allerdings augenscheinlich verringert werden.

Geschieht die Helligkeitssteigerung nur allmählig, so ist nicht daran zu denken, dass eine hervorgerufene Reizbewegung bei der Senkung der Blättchen von *Oxalis* mit im Spiele ist, da selbst die ungleich empfindlichere *Mimosa pudica* nur bei stärkeren Beleuchtungsschwankungen gereizt wird. Bei plötzlichem und ansehnlichem Helligkeitswechsel, etwa beim Uebertragen der Pflanzen aus sehr diffusem Licht in directe Sonne, könnte aber zugleich eine Reizbewegung hervorgehoben werden, so dass dann die schnelle Senkung Resultirende aus der Reizbewegung und der durch die Lichtzunahme bedingten Expansionsänderung wäre, welcher letztere Faktor aber allein verursacht, dass die Blättchen bei intensiver Beleuchtung in gesenkter Stellung verharren. Ob nun ein derartiges Zusammenwirken wirklich stattfindet, oder nicht, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Ein Verhalten, wie wir es eben für die Blättchen von *Oxalis* kennen lernten, ist mir nur für diese bekannt, doch ist kaum zu zweifeln, dass auch in noch anderen Fällen Helligkeitssteigerung, von einem specifischen Intensitätsgrade ab, anders auf die Bewegungen wirkt, wie Helligkeitsschwankungen unterhalb der fraglichen Lichtintensität; auch die Umkehrung der Bewegungen der Perigonblätter von *Crocus* und *Tulipa* nach Ueberschreitung eines gewissen Temperaturgrades <sup>1)</sup> bietet wohl einen analogen Fall. Wie das gleiche Verhalten der durch reflektirtes Sonnenlicht von unten beleuchteten Blättchen von *Oxalis Acetosella* ergibt, sind die durch intensives Licht bewirkten Stellungsänderungen hier durch den Effect allseitiger Helligkeitszunahme, nicht aber durch einseitige stärkere Beleuchtung bedingt, welche freilich auch Stellungsänderungen dadurch hervorruft, dass die Expansionskraft, resp. das Wachstum der stärkst beleuchteten Seite am meisten verlangsamt wird und in Folge dessen das Blatt sich nach dem intensivsten Licht hin bewegt.

An den Blättchen gefiederter Leguminosenblätter ist vielfach beobachtet worden, dass sie sich, von directer Sonne getroffen, nach aufwärts bewegen, mit ihren Oberseiten sich also nähern <sup>2)</sup>. Dieses thun

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 190.

2) Dieses bemerkten schon *Valerius Cordus* (1561), *du Fay* (1736) und *Bonnet* (1754). Von einigen Autoren ist diese Stellung wohl auch als Mittags-

nicht nur solche Blättchen, welche sich Abends aufwärts zusammenlegen (Acacia, Mimosa), sondern auch solche, welche in Nachtstellung abwärts geschlagen sind (Robinia). Da diese Bewegungen ausschliesslich durch einseitig stärkere Beleuchtung bedingt sind, so senken sich umgekehrt alle Blättchen, wenn sie durch reflektirtes Sonnenlicht von unten beleuchtet wurden und hierbei kann, wie auch bei Beleuchtung von oben, beinahe ein Zusammenlegen der Blättchen zu Stande kommen. Entsprechende Bewegungen ergeben sich auch, wenn eine der Flanken des Gelenkes stärker beleuchtet wurde als die andern. Besonders empfindlich habe ich in dieser Beziehung Lourea (Hedysarum) vesperilionis gefunden, wo die Gelenke auf starke einseitige Beleuchtung einer Flanke so schnell reagiren, dass man im günstigen Falle die nach der Lichtquelle hin gerichtete Drehung der Blätter ohne weiteres wahrnehmen kann.

Ein durchaus analoges Verhalten zeigen bei einseitig stärkerer Beleuchtung auch die nutirenden Blattorgane, nur dass in der Bewegungszone dieser Wachstum, was in den Gelenken Expansion ist und demgemäss muss Heliotropismus mit und ohne Wachstum unterschieden werden. Diese Analogie ist aber auch für die Auffassung und die nähere Untersuchung des positiven Heliotropismus bedeutungsvoll, denn in unserem Falle ist die Einkrümmung durch den Antagonismus von Gewebecomplexen bedingt und es ist am wahrscheinlichsten, dass die ungleiche Expansion, resp. das ungleiche Wachstum dieser durch entsprechende Aenderung des in den Zellen herrschenden hydrostatischen Druckes zu Stande kommt. Der Heliotropismus einzelliger Organe kann aber nicht allein durch Variation des allseitig gleichmässig wirkenden hydrostatischen Druckes erklärt werden, hier muss irgend eine andere Wirkung des Lichtes, sei es nun auf Zellhaut oder auf Protoplasma, im Spiele sein <sup>1)</sup>. Denselben Einfluss kann natürlich das Licht gleichzeitig auf die einzelnen Zellen von Gewebecomplexen haben, doch auch ohne eine derartige, die einzelne Zelle zu heliotropischer Krümmung veranlassende Einwirkung, wird durch den Antagonismus der sich ungleich ausdehnenden, resp. wachsenden Gewebecomplexe heliotropische Krümmung zu Stande kommen. Demnach liegen, zunächst dem positiven Heliotropismus, zwei verschiedene Ursachen zu Grunde, welche auseinandergehalten werden müssen, wenn sie sich vielleicht auch einmal, bei genauer Kenntniss der inneren Vorgänge, auf ein einheitliches

schlaf bezeichnet worden. Literaturangaben bei Dassen (Wiegmann's Archiv IV, 1838, p. 216) und Planchon (Bull. d. l. soc. bot. de France 1858, p. 469).

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 806.

Princip zurückführen lassen. Es ist aber klar, wie die Beachtung des Heliotropismus mit und ohne Wachsthum für das Studium der heliotropischen Krümmungen von Wichtigkeit ist und in noch höherem Maasse werden kann, wenn sich nicht wachsende einzellige, oder aus Zellreihen bestehende Objekte für dieses Studium verwenden lassen sollten.

## 6. Dunkelstarre.

In allen unseren Versuchen wurde ein reactionsfähiger Zustand der Objekte vorausgesetzt, der aber bekanntlich durch verschiedene Einflüsse aufgehoben werden kann. Alle diese dürften chlorophyllführende und chlorophyllfreie Blattorgane in gleicher Weise beeinflussen, bis auf das Licht, dessen Einwirkung, so weit mir bekannt, nur für die chlorophyllhaltigen Objekte nöthig scheint, um dieselben in den bewegungsfähigen Zustand, den sog. Phototonus zu setzen, während chlorophyllfreie Blattorgane auch im Dunklen reactionsfähig werden und bleiben, in einen Zustand der Dunkelstarre also nicht verfallen. Die bei völligem Lichtabschluss entwickelten Blüthen von Crocus führen auf Temperaturschwankungen ansehnliche Bewegungen aus <sup>1)</sup> und wahrscheinlich bleiben auch andere Blüthen bei Lichtabschluss reactionsfähig, nur wird dieses minder leicht nachzuweisen sein, wenn die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen eine geringe ist. Der paratonische Erfolg der Erhellung ist minder beweisend, da ja hierbei der Faktor ins Spiel kommt, dessen Ausschluss den Starrezustand chlorophyllführender Organe herbeiführt; immerhin wird man Starre wohl nicht annehmen können, wenn Blüthen, die sich im Dunklen entfalteteten, bei Beleuchtung sogleich eine Oeffnungsbewegung begannen. Die von Sachs <sup>2)</sup> nachgewiesene, wesentlich normale Entfaltung der Blüthen ist ohnedies ein directes Argument gegen einen Starrezustand, denn, wenn Wachsthum thatsächlich vor sich geht, wird dieses auch durch äussere Agentien beeinflusst werden können. Solches zeigen auch die Staubfäden von *Cynara Scolymus*, welche im Dunklen entwickelt vollkommen reizbar sind. Meine Versuche sind freilich nur mit abgeschnittenen, unentwickelten Blüthenköpfen gemacht, welche in Wasser stehend, im Dunklen ihre Blüthen im Laufe von 10 bis 16 Tagen, wenn auch etwas kümmerlich, so doch ziemlich normal entfalteteten und, wie schon gesagt, Reizbarkeit der Staubfäden zeigten.

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 200.

2) *Experimentalphysiologie*, p. 33.

Dunkelstarr werden also die Blätter, welche sich bei Lichtabschluss abnorm oder fast gar nicht entwickeln. Bei diesen Blättern ist aber, wie Prantl<sup>1)</sup> nachwies, wie in anderen Fällen das Wachsthum in der Nacht beschleunigt, am Tage verlangsamt, wenn die Pflanze zuvor vom Licht getroffen war und sich also im Phototonus befand, welcher durch irgend eine Einwirkung der Beleuchtung bedingt werden muss, die bei Mangel des Chlorophyll's unnöthig ist: mit dem Chlorophyll, resp. dessen Functionen, wird deshalb die Dunkelstarre in irgend einer Beziehung stehen. Wenn die Gelenke von *Mimosa pudica* dunkelstarr geworden sind, enthalten die Parenchymzellen anscheinend ebensoviel Glycose als zuvor<sup>2)</sup> und auch das Gleichbleiben der Biegungsfestigkeit der Gelenke im Dunklen deutet darauf hin, dass wenigstens endosmotisch wirksame Stoffe sich nicht verminderten. Für die Gelenke kann also Mangel an Assimilationsprodukten nicht Ursache der Dunkelstarre sein<sup>3)</sup> und nach Analogie werden wir dieselbe für die sich ja im Uebrigen so gleich verhaltenden Nutationsorgane annehmen dürfen, wobei ja sehr wohl möglich ist, dass die Blätter bei ihrem Wachsthum, vermöge historisch gegebener Eigenthümlichkeit, wesentlich auf Verwendung autochthoner Assimilationsprodukte angewiesen sind.

Da chlorophyllfreie Objekte thatsächlich im Dunklen wachsen und hierbei Stärke und anderes Material consumiren, so ist es jedenfalls höchst unwahrscheinlich, dass bei grünen Blättern Lichteinfluss direct nothwendig ist, um vorhandene Stärke oder andere Assimilationsprodukte in zum Wachsthum verwendbare Form zu bringen<sup>4)</sup> und dass hiermit die Dunkelstarre zusammenhänge; zudem widerspricht einer solchen Ansicht direct, dass ja die chlorophyllführenden Gelenke, welche nicht wachsen, dunkelstarr werden. Beachtet man alles dieses, so kann man die Ursache der Dunkelstarre nicht auf die Assimilationsprodukte selbst, auch nicht auf bestimmte Umwandlung dieser durch das Licht schieben.

Das Verhalten der periodische Bewegungen ausführenden Blattorgane ist bei chlorophyllfreien und chlorophyllhaltigen Objekten (Blätter und Blüten), wie schon oft erwähnt, so übereinstimmend, dass

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, 1873, Heft III, p. 384.

2) Meine Physiol. Untersuchungen p. 67. — Die Gelenke von *Phaseolus* enthalten überhaupt nur Spuren eines Kupferoxyd reducirenden Körpers.

3) Einer solchen Annahme huldigt Bert. Mém. d. l'Acad. d. Bordeaux 1871, p. 51.

4) Für im Dunklen mit Stärke erfüllt bleibende und dabei nicht wachsende Cotyledonen sprach Kraus eine solche Ansicht aus. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. VII, p. 214.

die Vorgänge in den Zellen, welche speciell Wachstum resp. Expansion vermitteln, in beiden Fällen als gleich angenommen werden müssen. Dann ist aber der Chlorophyllapparat, weil nicht überall vorhanden, von jenen Wachstums- und Expansionsvorgängen direct unabhängig, wird aber deshalb doch diese sistiren können, denn das specifische Zellenleben, durch das Zusammengreifen aller einzelnen Functionen bedingt, wird mit Störung oder Aufhebung einer dieser derartig afficirt werden können, dass auch andere, ihrer äusseren Wirkung nach unabhängige Functionen erlahmen oder erlöschen. Nach unserer Auffassung führt also der Einfluss der Dunkelheit auf den Chlorophyllapparat und dessen Functionen zu pathologischen Vorgängen in den Zellen<sup>1)</sup>, welche in den des Chlorophylls entbehrenden Zellecomplexen unterbleiben. Wird in Folge jener Vorgänge die paratonische Empfindlichkeit in den periodische Bewegungen ausführenden chlorophyllhaltigen Organen endlich ganz aufgehoben, so ist, wie das Wachstum etiolirter Internodien zeigt, doch durchaus nicht nothwendig, dass die Lichtentziehung immer alle Zellfunctionen sistirt.

Wie von mir früher gezeigt, werden Blätter auch dann dunkelstarr, wenn sie allein verdunkelt werden, während die übrige Pflanze am Licht bleibt. Diese rein lokale Wirkung der Verdunklung steht übrigens mit unserer Anschauung in völligem Einklang. Dass die Dunkelstarre nicht Folge einer Anhäufung von Kohlensäure in den Geweben sein kann, ist aus den hier beigebrachten Thatsachen bestimmt zu folgern und auch schon bei anderer Gelegenheit von mir dargethan worden. Auch ist leicht einzusehen, dass es sich zur Herstellung des Photofonus nur um Beleuchtung, nicht um Variation dieser handelt, und dass demgemäss Millardet's<sup>2)</sup> Annahme, es dürfte Mimosa bei continuirlicher Beleuchtung gleichfalls starr werden, auf unrichtiger Induction beruht. Uebrigens fand auch Bert<sup>3)</sup>, dass bei fortgesetzter Belenchtung die Reizbarkeit der Blätter von *Mimosa pudica* eher zu- als abnimmt.

Die Betrachtung der Dunkelstarre führte unvermeidlich auf im Inneren der Zelle sich abwickelnde Vorgänge, welche für uns noch in tiefstes Dunkel gehüllt sind und in die Lichtblicke wohl kaum durch unmittelbare Beobachtung, sondern nur durch geeignete Combination von

1) Diese müssen bei höherer Temperatur schneller eintreten, wenn Dutrochet's Angabe richtig, dass die Pflanzen früher in höherer als in niederer Temperatur dunkelstarr werden. - *Mémoire, p. servir a l'histoire d. végétaux et animaux* (Brüsseler Ausgabe) 1837, p. 279.

2) *Nouvelles recherches, etc.* 1869, p. 36.

3) *L. c.* 1871, p. 26 d. Separatabdrucks.

Erscheinungen, welche in Beziehung zu einzelnen Functionen stehen, zu erhoffen sind. Solche Versuche scheuen, hiesse die Hoffnung aufgeben den Schleier jemals zu lüften, der über dem Zellenleben ruht, was im Sinne keines Forschers liegen kann, der im organischen Leben nicht den Ausfluss anderer Kräfte sieht, als solcher, die, wenn vielleicht auch noch unvollkommen oder selbst zugegeben noch gar nicht erkannt, die anorganischen Körper unseres Planeten und aller Weltkörper beherrschen. Nur darf in keinem Augenblick das klare Bewusstsein schwinden, dass mit dem versuchten Eindringen in den inneren Zellmechanismus und die verwickelten Beziehungen seiner Functionen, vorläufig die Hypothese beginnt. Damit habe ich aber auch gekennzeichnet, wie ich den Versuch die Ursache der Dunkelstarre in den complicirten Vorgängen des Zellenlebens zu suchen aufgefasst wissen möchte.

Von Interesse ist das Verhalten der periodische Bewegungen ausführenden Pflanzen bei längerem Aufenthalt in den verschiedenen Spectralfarben, woraus wohl noch weitere Mittel zur Beurtheilung der Ursache der Dunkelstarre zu gewinnen sein dürften. Bis jetzt liegen in dieser Richtung nur Versuche mit *Mimosa pudica* vor, welche Bert<sup>1)</sup> mit aus verschiedenfarbigem Glas aufgebauten Käfigen ausführte, von denen jedoch nur der aus rothem Glase construirte monochromatisches Licht, die übrigen einen grösseren oder geringeren Theil des Sonnenspectrums durchliessen.

Für uns ist es aber gerade von Bedeutung, dass in den Versuchen des genannten Forschers *Mimosa* unter dem alleinigen Einfluss rother und oranger Strahlen im Laufe von mehr als 3 Monaten (12. October bis Ende Januar) nicht dunkelstarr wurde. Diesen Strahlen kommt nach Bert's Versuchen eine nur geringe paratonische Wirksamkeit zu<sup>2)</sup>, welche in der stärker brechbaren Hälfte des Sonnenspectrums eine sehr grosse ist. Da nun die Strahlen geringerer Wellenlänge Wachstum resp. Expansion wie Tageslicht beeinflussen, während sich die rothen Strahlen in dieser Beziehung fast wie Dunkelheit verhalten<sup>3)</sup>, so kann auch hieraus wieder gefolgert werden, dass die Dunkelstarre nicht direct durch die mit Wachstum und Expansion zusammenhängenden Vorgänge bedingt

1) L. c. 1871, p. 28 ff.

2) Gleiches fand auch Sachs (Botan. Zeitung 1857, p. 812). — Auf eine nicht übereinstimmende ältere Angabe Ritter's ist kein Gewicht zu legen, da die angeführten Beobachtungen ohnedies eine andere Erklärung zulassen, als sie der Autor gibt. Gahlen's Journal Bd. VI, p. 472, citirt nach Glocker, Wirkung des Lichtes auf Pflanzen, 1820, p. 109.

3) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl. p. 709.

wird, während sie in Beziehung zu den Functionen des Chlorophyllapparates stehen kann, da in den rothen und orangen Strahlen, wenn auch in geringerem Maasse als am Tageslicht, Kohlensäure zersetzt wird. Die blaue Hälfte des Sonnenspectrums ist von Bert nicht ohne Mitwirkung anders brechbarer Strahlen zur Anwendung gekommen und kann deshalb darauf, dass in den angestellten Versuchen Dunkelstarre nicht eintrat, kein Gewicht gelegt werden. Dieses geht um so weniger an, als unter grünem Glase, das ausser grünen nur wenig andere Strahlen durchliess, die Pflanzen fast so schnell als im Dunkeln starr wurden. Diese, wie auch die anderen Versuche im farbigen Licht, werden erst dann für Erklärung der Dunkelstarre mit Erfolg verwandt werden können, wenn allen bei den Experimenten in Betracht kommenden Verhältnissen Rechnung getragen wird und je nach der Wirkung des blauen Lichtes kann es eventuell auch nöthig werden, die Beziehung der ultravioletten Strahlen zu paratonischer Wirkung und Dunkelstarre zu prüfen. Ob die rothen Strahlen die täglichen periodischen Bewegungen fortdauern machen, ist aus Bert's Angaben nicht sicher zu entnehmen, doch scheint nach diesen die Amplitude der periodischen Bewegungen nur vermindert zu sein, wie es auch zu erwarten sein dürfte, wenn jenen Strahlen eine gewisse paratonische Wirksamkeit zukommt.

Es lag nicht in meinem Plane die Modalitäten der Dunkelstarre allseitig zu verfolgen und so muss ich auch dahin gestellt sein lassen, wie lange Pflanzen im Starrezustand verharren können ohne zu Grunde zu gehen. Dass vollkommene Starre ohne Vernichtung des Lebens möglich ist, ergibt sich daraus, dass bei *Mimosa* die Reizbarkeit, bei *Trifolium pratense* die autonome Bewegung vollkommen erloschen sein kann, wenn Zurückbringen ans Licht den empfindlichen Zustand zurückruft. So lange dies der Fall, hält sich die Biegungsfestigkeit der Gelenke auf gleichem Maasse wie am ersten Tage nach der Verdunklung, sobald die Biegungsfestigkeit im Dunklen gesunken war, gingen auch die Blätter beim Zurückbringen ans Licht zu Grunde (nach Versuchen mit *Phaseolus vulgaris* und *Trifolium pratense*). Nach Millardet<sup>1)</sup> soll freilich die Spannung in den Gelenken von *Mimosa pudica* nach dem ersten Tage des Aufenthaltes im Dunklen allmählich erlöschen, allein diese Ansicht ist nur auf die Stellung der Blattstiele basirt, die, weil nur von relativer Expansion der antagonistischen Hälften abhängig, in keinem Falle einen Maasstab für die wirklich vorhandene Spannung, resp. Steifheit der Gelenke geben kann.

1) L. c. p. 36.

Die Blattorgane scheinen im Allgemeinen nach Aufhören der täglichen periodischen Bewegungen eine der Tagstellung genäherte, oder zwischen dieser und der Nachtstellung die Mitte haltende Lage einzunehmen, doch influiren hierauf offenbar Alter und spezifische Eigenthümlichkeiten. Welche Beziehungen hier obwalten habe ich nicht verfolgt.

### 7. Combinationsbewegungen.

Wenn in gleichem oder in entgegengesetztem Sinne thätige Bewegungsbestrebungen zusammentreffen, so ist die thatsächlich zu Stande kommende Bewegung natürlich die Resultirende der Componenten, wie wir dieses bei Entstehung der täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane bereits kennen gelernt haben, wobei mindestens immer Nachwirkung und paratonische Wirkung zusammengreifen. Zu diesen, deren Ausgiebigkeit an sich schon von äusseren Verhältnissen beeinflusst wird, können sich aber gelegentlich als weitere Componenten Bewegungen gesellen, welche durch von Aussen einwirkende Kräfte hervorgerufen werden, oder einen von diesen unabhängigen Ursprung haben und je ansehnlicher die angestrebten Bewegungen sind, um so mehr werden sie sich im Gang der täglichen periodischen Bewegungen geltend machen. Die autonomen Bewegungen sind, wo sie vorhanden, stets im Spiele, sofern die Pflanze sich überhaupt im bewegungsfähigen Zustand befindet, die Receptionsbewegungen aber sind durch Veränderung äusserer Verhältnisse bedingt und wenn diese gegeben, in ihrer Ausgiebigkeit durch spezifische Empfindlichkeit und die Grösse der paratonischen Wirkung bestimmt.

Bei den Laubblättern und vielen Blüten werden die stärksten paratonischen Bewegungen durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufen und demgemäss haben diese hier auch einen grösseren Einfluss auf die periodischen Bewegungen, als irgend ein anderer von Aussen einwirkender Faktor. Die Tagesperiode selbst wird ja durch den täglichen Beleuchtungswechsel zu Stande gebracht und die Erreichung der Nacht- und Tagstellung durch die Zeit der Verdunklung und Erhellung und die Grösse der Beleuchtungsdifferenz beeinflusst, ausserdem aber wird der normale Gang der täglichen periodischen Bewegungen durch jede zufällige Helligkeitsschwankung etwas modificirt. Auf Temperaturschwankungen reagiren die Laubblätter und viele Blüten in so geringem Grade, dass die gewöhnlichen täglichen Oscillationen der Wärme auf die Tagesbewegungen der Blätter keinen nennenswerthen Einfluss haben können. Gewisse Blüten freilich, wie die von Crocus

und Tulipa, führen auf Temperaturschwankungen so ausserordentliche Bewegungen aus, dass eine durch den Lichtwechsel bedingte Tagesperiode, bei ohnehin geringer receptiver Empfindlichkeit gegen Helligkeitsschwankungen, ganz verdeckt werden kann<sup>1)</sup>. Ausschliesslich die Schwankungen der Wärme rufen direct Bewegungen hervor, constante niedrigere oder höhere Temperaturgrade beeinflussen die periodischen Bewegungen nur insofern, als durch sie der bewegungsfähige Zustand herabgedrückt oder gesteigert wird, was ja bekanntlich auch durch andere äussere Verhältnisse, wie z. B. durch den Turgescenzzustand der Gewebe geschieht. Da Expansion und Wachstum durch die Schwerkraft beeinflusst werden und die Wirkung dieser mit der durch die Bewegung bedingten Lagenänderung der Bewegungszone sich ändert, so kann auch hierdurch die Ausgiebigkeit der Bewegung gehemmt oder gefördert werden. Dieses ist auch möglich durch die Aenderung der Stellung des Blattes, indem hierdurch dessen wirksames statisches Moment in Beziehung auf die Bewegungszone sich ändert, wovon wir noch weiterhin hören werden.

Im Obigen ist ein kurzer Ueberblick der Faktoren gegeben, welche auf den normalen Gang der Tagesperiode ihren Einfluss geltend machen können, wenn dieses auch meist nicht in so hohem Maasse geschieht, wie es durch künstlich herzustellende Verhältnisse zu erreichen ist. Sind nun auch hierüber schon mehrfach Mittheilungen gemacht, so will ich doch hier noch einige besondere Fälle des Zusammengreifens von durch Licht hervorgerufenen Receptionsbewegungen und täglichen periodischen Bewegungen kurz behandeln.

Eine durch Verdunkelung hervorgerufene Receptionsbewegung kann entweder selbst oder durch ihre Nachwirkung die täglichen periodischen Bewegungen, je nach dem Zusammentreffen mit diesen, hemmen oder fördern. In einem solchen Versuch mit *Acacia lophanta*, welcher auf Taf. I C dargestellt ist, wurde die Pflanze Morgens 8 Uhr (7. Juli) verdunkelt und fernerhin im Dunklen gehalten. Die paratonisch hervorgerufene Amplitude ist Mittags 12 Uhr vollendet, der Effect ihrer Nachwirkung macht sich aber darin geltend, dass sich die Blättchen des Abends nur bis auf 32 Grad nähern, während gleichartige Blätter einer ähnlichen Pflanze, welche seit Abends zuvor im Dunklen gehalten wurde, sich auf einige Stunden vollkommen aneinanderpressten. Der Erfolg unseres Experimentes beruht ohne Frage darauf, dass die Nachwirkungen der paratonisch hervorgerufenen und

1. Vergl. meine physiol. Untersuchungen p. 207.

der täglichen Bewegung in den Abendstunden entgegengesetzte Richtungen austreben, wodurch die Nachwirkung der Tagesperiode verringert wurde.

Geschieht die Verdunkelung in den Nachmittagsstunden, so dass nicht eine Nachwirkungsbewegung, sondern schon der Rückgang einer paratonisch hervorgerufenen Amplitude der Abends angestrebten Bewegung entgegenwirkt, so kann diese in noch höherem Maasse aufgehalten werden, weil eben die Receptionsbewegung mit grösserer Energie als ihre Nachwirkungsbewegungen ausgeführt wird. Indem sich so die Amplitude der Tagesperiode und damit ihrer Nachwirkungsbewegungen verringert, werden diese bei fortgesetzter Beleuchtung schneller aufhören, wie die Erfahrung auch thatsächlich ergibt. Denn auf obigen Voraussetzungen beruhte das Verfahren welches ich einschlug, um die täglichen periodischen Bewegungen durch fortgesetzte Beleuchtung schneller zu eliminiren (p. 31). Natürlich hat diese Methode nur dann sehr erheblichen Erfolg, wenn durch Verdunklung eine ansehnliche Receptionsbewegung hervorgerufen wird.

Eine Verdunklung in den späteren Nachmittagsstunden hat gleichsinniges Zusammengreifen von Receptions- und Nachwirkungsbewegung zur Folge und beschleunigt demgemäss den Eintritt der Nachtstellung, was aber begreiflicherweise nur bei paratonisch weniger empfindlichen Blattorganen sehr deutlich hervortritt. Wie es schon früher für Blüten mitgetheilt wurde<sup>1</sup>, so können in gleicher Weise auch Laubblätter, selbst wenn sie auf Helligkeitsschwankungen in geringem Grade reagieren, durch Verdunklung ein bis einige Stunden früher in Nachtstellung übergeführt werden.

Bei paratonisch empfindlichen Blattorganen kann durch abendliche Beleuchtung Tags verdunkelt gehaltener Pflanzen, die die Nachtstellung herbeiführende Bewegung umgekehrt und Tagstellung schnell erzielt werden, dahingegen wird bei gleicher Behandlung von den auf Helligkeitsschwankungen in geringem Grade reagirenden Blattorganen die nächtliche Bewegung fortgesetzt und entweder nur eine gewisse Retardierung dieser, oder wohl auch auf kurze Zeit eine geringe rückgängige Bewegung hervorgebracht. In diesem Falle überwiegt die Nachwirkung den paratonischen Einfluss, während es bei den empfindlichen Blättern gerade umgekehrt ist und ein entsprechendes Verhalten ergibt sich auch, wenn Blätter, welche der Tagstellung entgegen gehen, des Morgens verdunkelt werden.

<sup>1</sup> Meine physiol. Untersuchungen p. 201.

Beachtet man die eben angedeuteten Verhältnisse, so kann das bei Umkehrung der Beleuchtung zu erwartende und auch faktisch erhaltene Resultat vorausgesagt werden. Der paratonischen Wirkung steht die Nachwirkungsbewegung entgegen und je verhältnissmässig grösser jene ist, um so schneller werden sich die Bewegungen dem neuen Beleuchtungswechsel fügen. Der diesem entsprechende Gang und die volle Amplitude der Bewegung wird aber erst nach völliger Aufhebung der von den früheren periodischen Bewegungen herrührenden Nachwirkungen erreicht sein, bis dahin aber werden die Bewegungen gewisse Unregelmässigkeiten zeigen, wie dieses auch schon von De Candolle<sup>1)</sup> und Meyen<sup>2)</sup> bei Versuchen mit umgekehrter Beleuchtung beobachtet wurde. Dass die Umkehrung der täglichen periodischen Bewegungen bei entsprechender Regulirung des Helligkeitswechsels gelingen muss, ist bei Beachtung der Entstehung und Fortsetzung der Tagesperiode ohne weiteres klar und wenn De Candolle in einigen Fällen unbestimmte oder auch negative Resultate erhielt, so muss der Grund in zu geringer Dauer des Versuches oder irgend anderen Ursachen liegen. Ebenso ist es aber auch klar, dass anderen Erdtheilen entstammende Pflanzen die täglichen periodischen Bewegungen dem Beleuchtungswechsel ihrer neuen Heimath anpassen müssen, womit ja auch die Erfahrung vollkommen übereinstimmt.

Wird eine Pflanze, nachdem durch Verdunklung eine Receptionsbewegung der Blätter hervorgerufen und während diese noch im Gang ist, wieder beleuchtet, so setzt sich jene Bewegung noch kurze Zeit fort, um dann erst der entgegengesetzten Bewegung zu weichen und analog verhält es sich auch mit den durch Erhellung hervorgerufenen paratonischen Bewegungen. Ein Bohnenblatt führte z. B. in Folge von Verdunklung eine Senkung von 25 Grad aus und bewegte sich, nach Zurückbringen der Pflanze ans Licht, noch um weitere 5 Grad abwärts ehe Hebung begann; ähnlich fiel auch ein mit *Impatiens noli tangere* angestellter Versuch aus. Ein solches Verhalten erklärt sich einfach daraus, dass das durch Verdunklung hervorgerufene Expansionsstreben, resp. Wachstum, durch Erhellung zwar sofort retardirt, jedoch erst nach einiger Zeit völlig gehemmt wird, wobei auch zu beachten, dass die antagonistischen Hälften in relativ ungleichem Maasse durch Lichtwechsel afficirt werden. Die nur allmähliche Aufhebung des durch Verdunklung hervorgerufenen Ausdehnungsstrebens tritt ungetrübt nach

1) *Memoir. présentés par divers savants* 1806, Bd. I, p. 337 ff.

2) Meyen, *Pflanzenphysiologie* 1839, Bd. III, p. 481 u. 555.

Entfernung einer antagonistischen Hälfte der Bohnenblattgelenke hervor, indem auch in diesem Falle das durch Verdunklung bewirkte Ausdehnungsstreben nach der Erhellung noch 1 bis 5 Minuten fort dauerte und eine Bewegung des Blattes um 1 bis 3 Grade zu bewirken vermochte.

Nachdem wir nun einige durch Lichtwechsel bedingte besondere Bewegungsvorgänge behandelt haben, soll nun ein interessanter Fall von Beeinflussung der Bewegung durch Veränderung des gegen eine Gelenkhälfte wirkenden Druckes betrachtet werden, nämlich die tägliche periodische Bewegung des Hauptblattstieles von

### *Mimosa pudica.*

An den Blättern von *Mimosa pudica* sind primäre und secundäre Blattstiele, sowie die Blättchen mit Gelenken versehen, vermöge deren sie Reizbewegungen und periodische Bewegungen ausführen, welche letztere allein uns hier interessiren. Der primäre Blattstiel senkt sich in den Abendstunden ziemlich schnell, erreicht im Allgemeinen zwischen 6 und 9 Uhr seine tiefste Stellung (im Juli und August), um sich dann bis Morgens 3 oder 5 Uhr zu erheben. Dann, mit Beginn des Tages, senkt sich der Blattstiel wieder ansehnlich bis 8 oder 11 Uhr, hält sich in den nächsten Stunden, unter Ausführung von Bewegungen geringerer Amplitude, in einer mittleren Stellung, um gewöhnlich zwischen 2 und 4 Uhr die schon erwähnte abendliche Senkung zu beginnen. Taf. III die Curve vom 10, 7. u. 11, 7.<sup>1)</sup>

Die secundären, in 1 bis 3 Paaren vorhandenen Blattstiele stehen während des Tages mehr oder weniger senkrecht auf dem primären Blattstiel, oder bilden mit diesem (resp. dessen Verlängerung einen spitzen Winkel, der sich bei der abendlichen Bewegung allmählich verkleinert, so dass die Blattstiele endlich unter sich parallel werden und die gerade Fortsetzung des primären Blattstieles bilden. Diese Bewegung fällt der Zeit nach mit der Senkung des primären Blattstieles zusammen, welche letztere, wie wir noch hören werden, eine Folge der Stellungsänderung der secundären Blattstiele ist. Diese sind an nicht zu alten Blättern etwa zwischen 7 und 9 Uhr Abends parallel gestellt und beginnen zwischen 12 und 3 Uhr Nachts sich wieder auseinander zu bewegen: ältere Blätter bringen es übrigens überhaupt nicht mehr zur parallelen Stellung der Blattstiele<sup>2)</sup>. Von den Blättchen endlich ist

1) Ausführlich verfolgt ist diese tägliche periodische Bewegung von Millardet. Vergl. dessen *Nouvell. recherches etc.* Taf. I u. II.

2) Näheres bei Millardet, l. c. p. 25.

es allbekannt, dass sie Tags horizontal ausgebreitet und gegen den secundären Blattstiel mehr oder weniger senkrecht gestellt sind, des Abends aber sich aufwärts zusammenlegen und nun mit dem secundären Blattstiel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bilden.

Plötzliche Verdunklung ruft am Hauptblattstiel stets eine mit Hebung beginnende Receptionsbewegung hervor, auch wenn der Blattstiel in der abendlichen Senkung begriffen ist. Hierin zeigen also die täglichen periodischen Bewegungen keine Uebereinstimmung mit den durch Verdunklung hervorgerufenen paratonischen Bewegungen, wie es, da ja die Tagesperiode durch paratonische Wirkung bedingt ist, doch der Fall sein müsste. In der That würden sich auch die primären Blattstiele von Mimosa gegen Abend nicht senken, sondern erheben, wenn nicht ein anderer Faktor diesem Bestreben entgegenwirkte und dasselbe überwände. Dieser Faktor ist der vermehrte in der Längsrichtung wirkende Druck gegen die untere Gelenkhälfte, eine Folge der Bewegung der secundären Blattstiele, deren Gewicht, indem es an einem längeren Hebelarm zur Wirkung kommt, ebenso gut eine Senkung des Hauptblattstieles hervorrufen muss, als wenn an diesem eine bezüglich des Gelenkes gleich grosse vertical abwärts ziehende Kraft angebracht wird. Gleichzeitig mit der Bewegung der secundären Blattstiele nimmt die Expansionskraft in beiden Gelenkhälften, in der unteren sogar relativ ansehnlicher zu, aber der in besagter Weise vermehrte Druck wird entweder nur einen Theil des in der unteren Hälfte zu Stande kommenden Kraftzuwacheses äquilibriren, oder diesen derartig überwiegen, dass sich die der oberen antagonistischen Gelenkhälfte entgegenstehende Expansionskraft thatsächlich vermindert. In letzterem Falle erfolgt natürlich unbedingt eine Senkung des Hauptblattstieles, aber auch im ersten Falle, da ja die obere Gelenkhälfte an Expansionskraft zunimmt, dann, wenn sich das Verhältniss der antagonistisch thätigen Kräfte zu Gunsten der oberen Gelenkhälfte ändert. Nimmt aber, wie es bei plötzlicher Verdunklung der Fall ist, die Expansionskraft in den Gelenken des Hauptblattstieles schnell ansehnlich zu, während sich die secundären Blattstiele in der gleichen Zeit nur wenig nach vorn bewegen, so kommt Hebung der primären Blattstiele zu Stande, weil die Expansionskraft in der unteren Gelenkhälfte schneller anwächst als in der oberen Hälfte.

Die Richtigkeit des bezüglich der Entstehung der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles Gesagten ist in einfacher und schlagender Weise zu erweisen, indem man die secundären Blattstiele an ihren abendlichen Bewegungen hindert. Geschieht dieses nachdem der Haupt-

blattstiel bereits die gewöhnlichen täglichen periodischen Bewegungen ausführte, so ist die Nachwirkung dieser zu beachten, welche aber wegfällt, wenn der primäre Blattstiel sich zuvor nicht bewegen konnte.

Um die periodischen Bewegungen der secundären Blattstiele zu verhindern, kann man jene in einer ihrer Nachtstellung entsprechenden Lage zusammenbinden, was ich jedoch selten anwandte, weil dadurch die Entfaltung der Blättchen theilweise gehemmt wird. Meist benutzte ich in Form eines T oder seltener eines Y gebogene Drahtstücke deren einer Arm an den primären Blattstiel befestigt wurde, während die beiden anderen Arme zum Festhalten der secundären Blattstiele dienten, indem diese an verschiedenen Stellen mit feinem Zwirn festgebunden wurden. Werden die Drahtarme auf der Unterseite der Blattstiele befestigt, so sind die Blättchen nicht an ihrer freien Bewegung gehemmt, die geringe Gewichtsvermehrung — meine Drahtstücke wogen 0,06 bis 0,08 Grm. — ist aber, wie leicht einzusehen, ohne jede Bedeutung. Diese Bandagierung wurde aus naheliegenden Gründen stets nur an vollkommen entwickelten Blättern vorgenommen, sowohl solchen, welche die gewöhnlichen täglichen periodischen Bewegungen schon ausgeführt hatten, als auch anderen deren Hauptblattstiel während der Entfaltung des Blattes festgehalten worden war. Dieses Festhalten muss jedenfalls geschehen ehe die secundären Blattstiele periodische Bewegungen ausführen und ist durch eine geeignete Stellage oder ein stumpfwinklig gebogenes Drahtstück, dessen einer Arm an den Stengel gebunden wird, leicht so auszuführen, dass der Blattstiel nicht in seinem Längenwachstum gehemmt wird. — Eine Entfernung der secundären Blattstiele ist nicht zulässig, weil dadurch der primäre Blattstiel in einigen Tagen bewegungslos wird.

Zu dem auf Taf. III dargestellten Versuche diente ein kräftiges, mit einem Fiederpaar versehenes und frei entwickeltes Blatt, dessen primärer Blattstiel einige Tage lang auf seine periodischen Bewegungen angesehen wurde, die stets in wesentlich gleicher Weise wie am 10. Juli vor sich gingen. Nachdem dann am 11. Juli die secundären Blattstiele um 6 Uhr Morgens mit Hilfe eines T förmigen Drahtstückes festgebunden waren, wurden die Bewegungen des Hauptblattstieles unter diesen Verhältnissen bis zum 21. Juli incl. verfolgt. Zwischen 11 Nachts und 6 Vormittags geschahen keine Beobachtungen, da die in dieser Zeit vor sich gehenden Bewegungen für unseren speciellen Zweck ohne Bedeutung sind.

Die graphische Darstellung zeigt deutlich wie die abendliche Senkung im Allgemeinen allmählich verschwindet, jedoch nach der Bandagierung noch 8 Tage lang zu erkennen ist: ja in anderen Versuchen konnte man

diese Senkung noch nach 12 und 14 Tagen bemerken. Die am 13. Juli wieder stärkere Senkung thut unserem Versuche in keiner Weise Abbruch, da verschiedene äussere Verhältnisse, wie z. B. die langsamere oder schnellere Verdunklung auf die Grösse der Senkung influiren müssen.

Am 23. und 24. Juni ist eine abendliche Senkung nicht mehr zu bemerken und der Gang der täglichen periodischen Bewegung ein gleicher geworden wie der mancher Blätter anderer Pflanzen, welche auf Verdunklung mit Hebung des Blattstieles antworten. Das schnelle Fallen der Blattstiele am Morgen bis etwa 8 oder 10 Uhr ist auch jetzt noch zu bemerken, dann halten sich die Blattstiele, ähnlich wie zuvor, in den Mittagsstunden mit mässigen Oscillationen auf einer mittleren Höhe (23/7.) und beginnen um 3 oder 4 Uhr Nachmittags zu steigen oder fangen wohl auch gleich nach maximaler Senkung am Morgen an sich anfangs langsamer, später schneller zu erheben (24/7.). Durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufene paratonische Bewegungen und die, wenn auch nicht gerade ansehnlichen autonomen Bewegungen<sup>1</sup>, sind die wesentlichsten Ursachen der in den Mittagsstunden vollzogenen Schwankungen, welche nach Ausgiebigkeit jener Bewegungen variiren, bei unseren, in Intervallen von 1 oder 2 Stunden vorgenommenen Ablesungen aber auch nicht vollkommen hervortreten werden. Die abendliche Senkung war in diesem, wie auch in anderen, in gleicher Weise angestellten 6 Versuchen in jedem Falle verschwunden und um 5 Uhr Nachmittags hatte stets die Steigung begonnen. Ebenso verhielten sich auch die Blattstiele, welche während der Entwicklung der secundären Blattstiele und Blättchen festgehalten und erst nach Bandagierung der secundären Blattstiele losgemacht waren. Diese führten also von Anfang an die allein vom Beleuchtungswechsel abhängige tägliche periodische Bewegung aus.

Die abendliche Senkung der Hauptblattstiele wird mit sich verringender Amplitude, jedoch ohne wesentliche Verschiebung des Minimums, noch einige Zeit fortgesetzt, nachdem die hervorrufende Ursache zu wirken aufhörte. Diese Nachwirkung ist also, wie sich hier in überzeugendster Weise ergibt, nicht etwa durch den Vorgang des Helligkeitswechsels als solchen, sondern ausschliesslich durch die thatsächlich ausgeführten periodischen Bewegungen bedingt, welche in unserem Falle die Resultirende von Componenten ist. Die Fortdauer der täglichen periodischen Bewegungen nach Festbinden der secundären Blatt-

1) Vgl. Millardet, l. c., p. 30. Die Oscillationen dritter Ordnung sind die autonomen Bewegungen.

stiele beweist aber auch ohne weiteres, dass eine jede, also auch eine nur einmal hervorgerufene abendliche Senkung, eine Nachwirkungsbewegung zur Folge haben muss und durch Zusammengreifen dieser Nachwirkungen und neuer gleichsinniger Wirkungen kommt die Tagesperiode der Hauptblattstiele zu Stande, wie dieses der auf Taf. III dargestellte, mit dem 25. Juli beginnende Versuch zeigt, der mit demselben Objekte fortgeführt ist, auf das sich die vorhergehenden Curven beziehen. Durch Losbinden der secundären Blattstiele um 6 Uhr Morgens am 25. Juli, wurde jenen die abendliche Bewegung wiedergegeben und als Folge dieser bemerken wir schon am Abend desselben Tages eine ansehnliche Senkung, welche zeitlich mit der normalen täglichen periodischen Bewegung des Hauptblattstieles unserer Pflanze übereinstimmt. An jedem folgenden Tage senkt sich dann der Blattstiel tiefer als an dem vorhergehenden, bis am 29. Juli die durch Accumulation acquirirte Tagesperiode erreicht war und in den folgenden Tagen, natürlich abgesehen von kleinen, durch anderweitige Verhältnisse bedingten Oscillationen, das gleiche Maass der Senkung eingehalten wurde <sup>1)</sup>. Zu demselben Resultate führten auch weitere 9 Versuche, welche theilweise mit Blättern angestellt wurden, deren Hauptblattstiel durch Festhalten der secundären Blattstiele die normale Tagesperiode verloren hatte, theilweise mit solchen, deren primärer Blattstiel während der Entwicklung des Blattes an seinen Bewegungen gehindert war und vor Beginn des Versuches nur die ausschliesslich durch den täglichen Beleuchtungswechsel bedingten täglichen Bewegungen vollzogen hatte. In diesen, übrigens nicht an denselben Tagen angestellten Experimenten, war die volle Grösse der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles nach 4 bis 8 Tagen erzielt.

Nachdem nun der schlagende Beweis geliefert, dass der Bewegungsgang der secundären Blattstiele die abendliche Senkung der primären Blattstiele bedingt, wollen wir einen Blick auf die Grösse der Kraft werfen, welche hierbei comprimirend auf die untere Hälfte des Hauptblattstielgelenkes wirkt. Hierzu muss man zunächst das statische Moment der Fiederstrahlen bezüglich ihres im Gelenk des secundären Blattstieles liegenden Drehpunktes kennen, was empirisch in einer im nächstfolgenden Kapitel auseinanderzusetzenden Weise leicht zu erreichen ist. Hier sei nur bemerkt, dass der Schwerpunkt, dessen Abstand vom

<sup>1)</sup> Dass jetzt die mittlere Stellung der Blattstiele in den Mittagsstunden etwas tiefer liegt als zu Beginn des Versuches ist Folge davon, dass sich der Blattstiel mit dem Alter senkt.

Drehpunkt mit dem Gewicht des Fiederstrahles multiplicirt ja das fragliche statische Moment dieses ergibt, nahe an der Mitte des secundären Blattstieles, jedoch dem Gelenke dieses etwas genähert, zu liegen kommt. Die Entfernung des Schwerpunktes vom Gelenke = 100 gesetzt, wurde die Distanz jenes vom oberen Ende des secundären Blattstieles bei verschiedenen Bestimmungen zwischen 105 und 111 gefunden. Uebrigens wird die Lage des Schwerpunktes durch die tägliche Bewegung der Blättchen etwas geändert, wovon wir jedoch zunächst absehen wollen.

Das statische Moment der Fiederstrahlen, welches sich nach Länge und Gewicht dieser innerhalb ziemlich weiter Grenzen bewegt, wurde bei den von mir benutzten Blättern bezüglich des Gelenkes des secundären Blattstieles zwischen 2,2 und 9,5 Grm. für einen einzelnen Fiederstrahl gefunden. Das statische Moment eines Paares sehr kräftiger Fiederstrahlen würde demnach 19 Grm. ausmachen und höher stellte es sich auch an den Versuchsobjekten, welche zwei Paare secundärer Blattstiele besaßen, nicht für die 4 Fiederstrahlen heraus, welche in diesem Falle verhältnissmässig weniger kräftig entwickelt waren. Bei den meisten Versuchsobjekten dürfte die Summe der statischen Momente aller Fiederstrahlen eines Blattes zwischen 6 und 10 Grm. gelegen haben.

Um die soeben bezeichnete Grösse vermehrt sich das statische Moment für den Drehpunkt des primären Blattstieles, wenn die zuvor senkrecht gegen diesen gestellten secundären Blattstiele sich in die Nachtstellung begeben. Denn sei  $l$  die Länge des Hauptblattstieles,  $l'$  die Entfernung des Schwerpunktes eines Fiederstrahles von dem Gelenk des secundären Blattstieles und  $G$  das Gewicht des Fiederstrahles, so ist bei senkrechter Stellung desselben gegen den Hauptblattstiel das mechanische Moment für den Drehpunkt dieses  $l'G$  und nach Erreichung der Nachtstellung  $l + l'G$ : also um  $l'G$  vermehrt worden. Diese Zunahme ist natürlich geringer, wenn jeder Blattstiel zur Erreichung der parallelen Stellung sich um weniger als 90 Grad, und grösser wenn er sich um mehr als 90 Grad bewegen muss. Ist der Hauptblattstiel nicht horizontal gerichtet, so ist das statische Moment für dessen Drehpunkt durch die auf der Richtung der angreifenden, in unserem Falle vertical abwärts gerichteten Kraft ( $K$ ) Senkrechte bestimmt, also  $Kl \sin w$ , wo  $w$  den Winkel bezeichnet, welchen der Blattstiel mit der Verticalen bildet. Demgemäss nimmt bei Senkung eines aufrecht abstehenden Hauptblattstieles bis zur horizontalen Stellung für dessen Drehpunkt das mechanische Moment zu und wenn gleichzeitig die secundären Blattstiele die abendliche Bewegung ausführen, so ist der Zuwachs des fraglichen statischen

Momentes grösser, als es die Lagenänderung der secundären Blattstiele für sich allein bedingt: umgekehrt verhält es sich natürlich aber bei Senkungen des Blattstieles unterhalb der Horizontalen.

Um sich die Compression der unteren Gelenkhälfte durch die am primären Blattstiel wirkende Kraft klar zu machen, kann man diesen als den einen Arm eines Winkelhebels betrachten, dessen anderer Arm jeder Querschnitt der unteren Gelenkhälfte ist und dessen Drehpunkt in der neutralen Achse des Gelenkes liegt<sup>1</sup>. Dieses vorausgeschickt wollen wir nun, um eine Vorstellung von der Grösse des gegen die untere Gelenkhälfte wirkenden Druckes zu bekommen, einen concreten Fall betrachten und hier ein sehr kräftiges Blatt mit einem Paar Fiederstrahlen zu Grunde legen. Einer dieser Fiederstrahlen besass bei einem Gewicht von 0.24 Grm. eine Länge von 83 Millim. und da der Schwerpunkt nach empirischer Bestimmung 40 Millim. vom Gelenk des secundären Blattstiels entfernt zu liegen kam, so ist bezüglich dieses Gelenkes das statische Moment des Fiederstrahles  $0.24 \cdot 40 = 9.6$  Grm. Das mechanische Moment des anderen, 2.2 Grm. wiegenden Fiederstrahles wurde zu 5.5 Grm. gefunden, die Summe beider ergibt sich also zu 15.1 Grm. Der primäre Blattstiel war 60 Millim. lang und da das Gewicht der Fiederstrahlen, bei rechtwinkliger Stellung dieser, im Endpunkt des Hauptblattstieles vereint angenommen werden kann, so ergibt sich in diesem Falle ein statisches Moment von  $0.46 \cdot 60 = 27.6$  Grm., bei der natürlichen Stellung der secundären Blattstiele wird aber das mechanische Moment um 15.1 Grm. vermehrt werden. Unsere Betrachtungen nahmen eine horizontale Stellung des primären Blattstieles an, wenn solche aber nicht zutrifft, wird das mechanische Moment verringert und z. B. statt 27.6 Grm. nur 17.7 Grm. betragen, wenn der Blattstiel einen Winkel von 40 Grad mit der Verticalen bildet. -- Für ein wenig kräftiges Blatt wurde das statische Moment in gleicher Weise zu 10.3 Grm. gefunden während die secundären Blattstiele senkrecht auf dem Hauptblattstiel standen und vermehrte sich durch den Uebergang jener in die Nachtstellung um 4.8 Grm.

Das statische Moment bezüglich des Gelenkes der Fiederstrahlen ändert sich etwas mit der Lage der Blättchen, welche bekanntlich in ausgebreiteter Tagstellung ungefähr senkrecht gegen den Blattstiel gerichtet sind, während sie in der Nachtstellung einen nach der Spitze des Blattstieles geöffneten Winkel von 20 bis 40 Grad bilden<sup>2</sup>), wodurch ihr Schwerpunkt nach vorn verlegt und das fragliche statische Moment

1. Näheres hierüber im nächstfolgenden Kapitel.

2. Siehe Fig. 4 p. 48

vermehrt wird. Wären die Blättchen in der Nachtstellung dem Blattstiel parallel gerichtet, würde das Gewicht jedes Blättchens 0,006 Grm., die Länge 14 Millim. und die Zahl der Blattpaare 35 sein, so wäre, den Schwerpunkt der Blättchen 6 Millim. von ihrer Basis angenommen, die Vermehrung des statischen Momentes für den Drehpunkt des secundären Blattstiels 2,52 Grm. (0,006. 6. 70), ein Zuwachs der selbst bei sehr kräftigen Blättern wohl nicht überschritten oder gar nicht erreicht wird, da sich thatsächlich einige Verhältnisse minder günstig gestalten, als sie unserer Rechnung zu Grunde gelegt sind. Befinden sich die secundären Blattstiele in einer der Nachtstellung entsprechenden Lage, so hat das Zusammenlegen der Blättchen immerhin eine gewisse Vermehrung des statischen Momentes für den Drehpunkt des Hauptblattstieles zur Folge, wodurch die Bewegungen dieses etwas beeinflusst werden können. Da solches, wie leicht einzusehen, wegfällt, wenn die secundären Blattstiele senkrecht gegen den primären Blattstiel gerichtet sind, so hielt ich jene bei den vorhin mitgetheilten Versuchen gewöhnlich in dieser, seltner in einer gegeneinander geneigten Lage fest.

Beachtet man, dass die tägliche abendliche Senkung der primären Blattstiele durch Accumulation zu Stande kommt, so ist es selbstverständlich, dass durch Anhängen von Gewichten an den Blattstiel eine verhältnissmässig geringe Senkung hervorgebracht wird. In einem Versuche wurde am Ende des Hauptblattstieles eines kräftigen Blattes eine leichte, aus Papier gefertigte Wagschaale angehängt und diese mit 0,2 und dann mit 0,5 Grm. beschwert, die, unter Berücksichtigung des Neigungswinkels des Blattstieles, für den Drehpunkt dieses ein statisches Moment von 11 resp. 27,5 Grm. repräsentirten und eine Senkung des Blattstieles um 7 resp. 17 Grad herbeiführten.

Führte ein primärer Blattstiel, weil seine Fiederstrahlen festgehalten wurden, keine abendliche Senkung aus, so kann diese, wenn jene losgebunden werden, am ersten Abend nicht so weit gehen, als der Vermehrung des durch die Bewegung der secundären Blattstiele hervorgebrachten statischen Momentes entspricht. Denn während sich die Fiederstrahlen einander nähern, nimmt gleichzeitig die Expansion in den Gelenkhälften und zwar in der unteren relativ schneller zu. Weiterhin freilich gestalten sich die Verhältnisse in Folge der Nachwirkung in anderer Weise, wie dieses auch noch im folgenden Kapitel gezeigt werden wird. Die Grösse der bei der täglichen periodischen Bewegung des Hauptblattstieles endlich erreicht werdenden Senkung ist natürlich doch von der Vermehrung der Druckkraft am Abend abhängig, denn jene Senkung ist Resultirende aus vermehrter Compression

der unteren Gelenkhälfte, paratonischer Wirkung des Lichtes und den Nachwirkungsbewegungen; diese letzteren selbst sind aber wieder durch die vorausgegangenen Senkungen bestimmt. Jede vermehrte Compression der unteren Hälfte des Hauptgelenkes hat demnach schon am ersten Tage eine gewisse Zunahme der abendlichen Senkung zur Folge und wenn jene weiterhin constant wiederkehrt, stellt sich endlich ein Gleichgewichtszustand her. Wenn also durch irgend eine Ursache die Bewegungsamplitude der Fiederstrahlen vermehrt wird, so werden auch die primären Blattstiele Abends weiter herabsteigen und umgekehrt sich weniger tief senken, wenn sich die Bewegungsamplitude der Fiederstrahlen vermindert. Aus diesem Grunde vermehrt sich die abendliche Senkung des Hauptblattstieles wenn ein zuvor dem Fenster zugewandtes Blatt von diesem abgewandt gestellt wird, indem nun die hintere Seitenhälfte der Fiederstrahlgelenke relativ stärker erleuchtet wird und dadurch die Bewegungsamplitude der secundären Blattstiele eine Steigerung erfährt. Bei Experimenten muss deshalb die Stellung des Blattes gegen das Fenster nothwendigerweise unverändert bleiben.

Schon vorhin ist erwähnt, dass plötzliche Verdunklung eine Hebung des Hauptblattstieles hervorruft, weil in diesem Falle die Bewegung der secundären Blattstiele nur langsam fortschreitet, die Expansion in dem Hauptgelenke aber schnell anwächst. Selbst ein sehr mässiger Lichtabfall führt zu gleichem Resultate und erst bei sehr allmählicher Verdunklung wird die in Folge von Helligkeitsabnahme angestrebte Hebung durch den sich vermehrenden Druck überwogen, welcher durch die Bewegung der Fiederstrahlen hervorgebracht wird. Uebrigens darf nicht vergessen werden, dass auch die täglichen periodischen Bewegungen der secundären Blattstiele durch Accumulation zu Stande kommen.

Wie zu erwarten war, fällt der Wendepunkt der abendlichen Senkung der Hauptblattstiele nahezu mit Erreichung der maximalen Nachtstellung der Fiederstrahlen zusammen, welche zwischen 12 und 3 Nachts wieder auseinanderzuweichen beginnen und hiermit die Hebung des Hauptblattstieles begünstigen müssen. In wie weit hierdurch die Tagesperiode beeinflusst wird, hatte ich kein Interesse zu untersuchen, da die primären Blattstiele in jedem Falle bis gegen Sonnenaufgang steigen um dann ihre Senkung zu beginnen.

Nachdem die ziemlich schnelle Senkung des Hauptblattstieles Morgens zwischen 8 und 11 Uhr vollendet ist und ehe das abendliche Herabsteigen jenes zwischen 2 und 4 Uhr Nachmittags entschieden beginnt, werden Bewegungen kleinerer Amplitude ausgeführt, welche eine vollkommen be-

stimmte Regelmässigkeit nicht erkennen lassen. (Vgl. Taf. III, namentlich aber Millardet l. c. Taf. I u. II.) Offenbar spielen hier die thatsächlich in geringem Grade vorhandenen autonomen Bewegungen eine Rolle und ausserdem machen sich unbedingt paratonische Wirkungen geltend, welche mit jedem Tage anders ausfallen können. Abgesehen von diesen könnte ein untergeordnetes Maximum dadurch zu Stande kommen, dass die Hebung der Hauptblattstiele früher am Tage ihren Anfang nimmt, ehe die secundären Blattstiele beginnen sich gegenseitig zu nähern und hierdurch Senkung hervorzurufen. Ob etwas derartiges zutrifft, kann ich nach den Versuchen, in denen die secundären Blattstiele festgehalten waren, nicht beurtheilen. Die secundären Maxima, welche nach Millardet<sup>1)</sup> 10 Uhr Morgens und zwischen 3 und 5 Uhr Nachmittags zu liegen kommen, sind nach der von diesem Forscher gelieferten graphischen Darstellung (Taf. I u. II) an sich schon sehr unbestimmt und jedenfalls trifft Millardet's Versuch, jene in Zusammenhang mit dem vermehrten Saftzufluss am Morgen und der Erreichung des Temperaturmaximums am Nachmittag in Zusammenhang zu bringen, nicht das Richtige<sup>2)</sup>. Wenn thatsächlich für die untergeordneten Maxima und Minima eine gewisse Regelmässigkeit existirt, so wird die Ursache in autonomen Bewegungen, Nachwirkungsbewegungen und dem spezifischen Bewegungsmodus der primären und secundären Blattstiele, resp. in Combinationen dieser Bewegungsvorgänge zu suchen sein. Geringe, allmähliche Wärmeschwankungen, wie sie bei Versuchen leicht herzustellen sind, werden sich in den periodischen Bewegungen von *Mimosa* nicht in merklicher Weise geltend machen.

Ein anderer Fall, wo in so auffallender Weise wie bei *Mimosa pudica*, die periodischen Bewegungen durch Aenderung der Stellung des Blattes, oder von Theilen dieses, beeinflusst würden, ist mir nicht bekannt, doch habe ich auch nicht nach weiteren derartigen Beispielen gesucht. Jede Lagenänderung von Blättern oder Blatttheilen wird, sofern sich damit der Druck gegen Gelenkpartien oder überhaupt gegen die Bewegungszone ändert, auf die Blattbewegung in etwas influiren, wenn auch thatsächlich die angestrebten Bewegungen ausgeführt werden. So vermindert sich z. B. mit der Senkung eines einfachen Bohnenblattes, bezüglich des Drehpunktes dieses, das statische Moment, ebenso aber auch für das Gelenk des Blattstieles, dessen abendliche Hebung hierdurch in etwas unterstützt wird.

1) *Nouvelles recherches etc.* 1869. p. 29.

2) *L. c.* p. 38.

## IV. Mechanik der täglichen Bewegungen.

Bei der speciellen Betrachtung der Mechanik der durch Lichtwechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen musste bereits vielfach auf die täglichen periodischen Bewegungen Rücksicht genommen werden, welche wir nun, nachdem wir ihre Entstehung kennen lernten, näher ins Auge zu fassen haben. Bei den durch Gelenke vermittelten periodischen Bewegungen verkürzt sich bekanntlich die eine antagonistische Hälfte, während sich die andere verlängert, obgleich durch die paratonische Wirkung des Lichtes in beiden gleichsinnige Bestrebungen hervorgerufen werden. Diese Verlängerungen und Verkürzungen werden bei den Nachwirkungsbewegungen in ungefähr gleichem Tempo wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels fortgesetzt, welchem die täglichen periodischen Bewegungen ja ihre Entstehung verdanken. Entweder müssen nun die Nachwirkungsbewegungen hervorgebracht werden, indem auf jede Steigerung der Expansionskraft in einer antagonistischen Gelenkhälfte keine Abnahme erfolgt, die Ausdehnungskraft während der Fortdauer der Bewegungen also wächst, oder indem immer die eine Hälfte an Expansionskraft verliert, während die andere daran gewinnt. Das letztere ist thatsächlich der Fall, wie das Verhalten von Gelenken ergibt, deren eine Hälfte entfernt wurde und wie ausserdem aus der Constanz der Biegungsfestigkeit während der Nachwirkungsbewegungen gefolgert werden kann.

Jede Gelenkhälfte setzt also mit nachlassender Amplitude Verlängerung und Verkürzung fort, auch wenn sie in Freiheit gesetzt, d. h. nach Entfernung der antagonistischen Hälfte, nicht mehr gezwungen ist passive Bewegungen auszuführen, ein Vorgang den man bildlich der Fortdauer der an einer Sprungfeder oder einem Kautschukstreifen hervorgerufenen longitudinalen Schwingungen vergleichen kann. Der Verlängerung oder Verkürzung entspricht selbstverständlich Vermehrung oder Verminderung der in den Gelenkhälften entwickelten Expansionskraft und eine Abnahme dieser in einer isolirten Gelenkhälfte ist Folge des gleichsinnigen Vorganges in dem unverletzten Gelenke. Nun vermindert sich bei den Nachwirkungsbewegungen z. B. Abends die Ausdehnungskraft der normalerweise am Abend im unverletzten Gelenk comprimirt werdenden Wulsthälfte, auch dann, wenn diese frei ihrem Streben folgen kann und daraus geht hervor, dass als Differenz der Compression und der durch Lichtabnahme hervorgerufenen Expansion im intacten Gelenke eine verminderte Expansionskraft dieser Wulst-

hälfte übrig bleibt, dass sich aber diese Resultirende in den Nachwirkungsbewegungen fortsetzt, wie in noch schönerer Weise auch *Mimosa pudica* ergibt, welche wir bald betrachten werden. Für die Nachwirkungen der periodischen Nutationsbewegungen gilt wesentlich dasselbe wie für die Variationsbewegungen, wenn man nur beachtet, dass wo bei diesen vorübergehende Expansion eintritt, bei jenen dauernde Verlängerung erzielt wird.

Auf Taf. IV *B* ist das Resultat zweier Versuche mit *Phaseolus vulgaris* graphisch dargestellt, in denen das einemal (Curve 1) die obere, das anderemal (Curve 2) die untere Gelenkhälfte entfernt worden war und zwar an Blattgelenken der zuerst erscheinenden einfachen Blätter, deren Blattstiel natürlich vollkommen an Bewegungen gehindert war. In beiden Fällen wurden die seit Abend in einem dunklen Raume befindlichen Pflanzen Morgens 6 Uhr bei möglichst geringer Beleuchtung schnell operirt und weiterhin durch einen Papprecipienten verdunkelt gehalten, welcher über die die ganze Zusammenstellung bedeckende Glasglocke gestülpt wurde. Im Uebrigen geschah die Ausführung der Versuche mit Hilfe des Hebedynamometer in der Seite 9 beschriebenen Weise. Die Temperatur schwankte, wie die Erklärung der Tafeln zeigt, während der Dauer der Versuche in nur sehr geringem Grade. Die graphische Darstellung ist so ausgeführt, dass Zunahme der Expansionskraft durch Steigen, Abnahme dieser durch Fallen der Curven angezeigt wird, und zwar entspricht jede Seite eines Coordinatenquadrates einer Ablesung von  $\frac{3}{10}$  Grad am Hebedynamometer.

Die Expansionsänderungen sind bei unserer Versuchsanstellung nur solche, welche bei Ausschluss des Lichtes zu Stande kommen und wickeln sich, wie die Curven zeigen, in den beiden antagonistischen Gelenkhälften in gerade entgegengesetzter Weise ab; wenn die Expansion in der einen Gelenkhälfte wächst, nimmt sie in der anderen ab und umgekehrt, und dabei befolgen diese Expansionsänderungen wesentlich denselben Gang wie Verlängerung und Verkürzung in den entsprechenden Hälften unverletzter Gelenke. In diesen ist die untere Hälfte bei maximaler Nachtstellung der Blätter (im Juli zwischen 9 und 11 Uhr Nachts) am stärksten verkürzt und verlängert sich bis zur grössten Hebung der Blätter, welche im Juli zwischen 7 und 11 Morgens erreicht wird, um dann wieder allmählich abzunehmen. Zu ziemlich denselben Zeiten treffen aber auch in unserem Versuche geringste und grösste Expansion der Nachwirkungsbewegungen in der unteren Gelenkhälfte ein, nachdem die antagonistische Hälfte entfernt war (Curve 1).

Für die obere Gelenkhälfte ist durch die auf die antagonistische

Partie bezüglichen Angaben die grösste Verlängerung und Verkürzung während der täglichen periodischen Bewegung des unverletzten Gelenkes gleichfalls bestimmt und diesen Extremen ungefähr entsprechend liegen in der graphischen Darstellung unseres Versuches (Curve 2) Maximum und Minimum für die ohne antagonistischen Zwang sich im Dunklen fortbewegende obere Wulsthälfte. Bei diesen Versuchen darf übrigens nicht vergessen werden, dass bei Aufenthalt im Dunklen, auch an unverletzten Gelenken, kleine Verschiebungen der Wendepunkte der periodischen Bewegungen stattfinden können. Bei den auf Taf. IV B dargestellten Versuchen fallen übrigens Maxima und Minima am ersten und an den folgenden Tagen auf ziemlich gleiche Stunden.

Die kleinen Zacken der Curven (Taf. IV B) sind durch autonome Bewegungen bedingt, welche, wie namentlich aus der Biegungsfestigkeit der Gelenke hervorgeht, wie die Nachwirkungsbewegungen durch gleichzeitige Zunahme der Expansion in der einen und Abnahme dieser in der anderen Gelenkhälfte zu Stande kommen. Uebrigens sind in den dargestellten Versuchen diese autonomen Bewegungen gering, indem dieselben in anderen Fällen mehr als doppelt so grosse Amplitude erreichten. Dagegen haben nur sehr wenige von ziemlich zahlreichen Experimenten die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode so vollkommen und ungestört ergeben, wie die Versuche welche unserer graphischen Darstellung zu Grunde liegen, mit der übrigens die erhaltenen Resultate auch im ungünstigsten Falle noch gut in Einklang zu bringen sind. Man kann sich über ein solches Ergebniss aber durchaus nicht wundern, da mit der Verletzung der Gelenke mancherlei Ursachen zu Unregelmässigkeiten, welche ich hier nicht erörtern will, gegeben sind und da ferner in dem stehen gebliebenen Gelenkgewebe bei Lichtabschluss öfters baldiges Absterben eintrat.

Von Bedeutung ist für uns das Verhalten operirter Gelenke von *Mimosa pudica*. Auf Taf. IV A<sup>1)</sup> stellt die Curve 2 das Resultat eines Versuches dar, in welchem die obere Hälfte des Hauptgelenkes Abends entfernt und gleichzeitig die Bewegung der secundären Blattstiele, durch Festbinden in einer zum Hauptblattstiel senkrechten Stellung, gehindert wurde. Die bis dahin dem Tageslicht ausgesetzte Pflanze wurde dann nach der Operation weiterhin verdunkelt gehalten und am folgenden Morgen (8 Uhr) der Anfang mit den Beobachtungen gemacht. Die graphische Darstellung zeigt sogleich, wie der Hauptblattstiel an dem

1) Die in den 3 Curven dargestellten Versuche mit *Mimosa pudica* sind mit Hilfe des Hebedynamometers ausgeführt. Auch hier entspricht eine Seite eines Coordinatenquadrates einer Ablesung von  $\frac{3}{10}$  Grad am Hebedynamometer.

ersten und an den folgenden Tagen seine tiefste Stellung zwischen 8 und 9 Uhr Abends erreicht und wie überhaupt die Nachwirkungsbewegungen der von ihrem Gegenpart befreiten unteren Gelenkhälfte mit den täglichen periodischen Bewegungen der unverletzten Gelenke wesentlich übereinstimmen. Da nun, wie ich nachwies, diese tägliche periodische Bewegung, speciell die abendliche Senkung, nicht allein von dem durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Expansionsstreben abhängt, sondern Resultirende aus diesem und der durch die Bewegung der secundären Blattstiele bedingten Compression der unteren Gelenkhälfte ist, so tritt hier in klarster Weise hervor, dass nur die thatsächlich ausgeführten Bewegungen, resp. die hiermit zusammenhängenden Expansionsverhältnisse massgebend für die Nachwirkungsbewegungen sind. Uebrigens zeigen operirte Bohnengelenke gleichfalls, dass nicht der Beleuchtungswechsel als solcher, sondern die thatsächlich ausgeführten Bewegungen die Nachwirkungsbewegungen bestimmen, denn diese halten in beiden Gelenkhälften einen gerade entgegengesetzten Gang ein, während Helligkeitswechsel gleichsinnige Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften hervorruft.

Werden die operirten Gelenke nicht im Dunklen gehalten, so bestimmt nicht mehr allein die Nachwirkung der Tagesperiode, sondern die Resultirende aus dieser und der durch den täglichen Beleuchtungswechsel hervorgerufenen paratonischen Wirkung die Expansionsänderung im Gelenke. Die Curve 1 (Taf. IV A) veranschaulicht einen Versuch mit *Mimosa pudica*, in welchem, wie in dem vorhin beschriebenen Experimente, die obere Gelenkhälfte am Abend entfernt und gleichzeitig die secundären Blattstiele an ihrer Bewegung gehindert wurden. Am ersten Beobachtungstage blieb die Pflanze am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curve angegeben) und unter dem Einflusse der paratonischen Wirkung der Helligkeitsabnahme trat am Abend keine Senkung, sondern eine Hebung des Hauptblattstieles ein, als aber die Pflanze weiterhin dunkel gehalten wurde, ergab sich am Abend des folgenden Tages eine deutliche Senkung des Blattstiels, welche zwischen 8 und 10 Uhr ihr Maximum erreichte. Dieser Versuch ergibt, dass eine durch Helligkeitsabnahme hervorgerufene kräftige paratonische Wirkung die vermöge der Nachwirkung in der unteren Gelenkhälfte angestrebte Expansionsänderung überwiegt.

Wenn aber die secundären Blattstiele nicht festgehalten sind und also gegen Abend durch deren Bewegung eine mit dieser zunehmende Compression der unteren Gelenkhälfte als weiterer Faktor hinzutritt, so kommt als Resultirende dieses Faktors, der Nachwirkung und der

abendlichen paratonischen Wirkung in gewöhnlicher Weise Senkung des Hauptblattstieles zu Stande. Dieses zeigt Curve 3 (Taf. IV A), welche auf einem Versuch basirt, in dem Abends die obere Hälfte eines Hauptgelenkes weggeschnitten, die secundären Blattstiele aber nicht festgehalten und anderen Tages die am Tageslicht stehende Pflanze beobachtet wurde.

Natürlich kann auch bei anderen Pflanzen die in jeder einzelnen Gelenkhälfte fortdauernde Nachwirkung nur bei Gleichhaltung äusserer Verhältnisse verfolgt werden und es wird z. B. die untere Hälfte eines Bohnenblattgelenkes, je nach der Grösse einer am Abend eintretenden paratonischen Wirkung einerseits und der Nachwirkung andererseits, sowohl eine Hebung als auch eine Senkung ausführen können. Letztere, als Resultirende zweier Componenten, widerspricht aber natürlich nicht dem Faktum, dass bei Helligkeitsabnahme die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte zunimmt. Es ist dies wohl zu beachten, wenn Bohnen — oder entsprechend auch andere Pflanzen — nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte am Tageslicht gehalten werden. Denn es ist dann möglich, dass auf jede während des Tages hervorgerufene Verdunklung eine Hebung des Blattes erfolgt, dieses sich aber am Abend senkt, um erst in der Nacht wieder mit Steigen zu beginnen, wie ich solches factisch bei Aufenthalt der Versuchspflanzen in ziemlich stark diffusem Tageslicht beobachtete.

Es ist früher <sup>1)</sup> gezeigt worden, dass die im Dunklen fortgesetzten täglichen periodischen Nutationsbewegungen, in gleicher Weise wie unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, durch abwechselnd beschleunigtes Wachstum je einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommen. Beachtet man dieses, sowie die Analogie der Nutations- und Variationsbewegungen, so kann es nicht fraglich bleiben, dass bei nutirenden Blättern jede antagonistische Hälfte nach Isolirung Beschleunigung und Verlangsamung des Wachsthums in demselben Tempo wie zuvor fortsetzt.

Auch aus dem Verhalten der Biegungsfestigkeit ist mit Sicherheit zu folgern, dass die Nachwirkungsbewegungen durch entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kommen. Denn die Biegungsfestigkeit der Gelenke hält sich während der Nachwirkungsbewegungen auf gleicher Höhe, wenn auch die Kraft, mit der sich hierbei die Blätter auf- und abwärts bewegen, so ansehnlich ist, dass die Steifheit der Gelenke jedenfalls zunehmen müsste,

---

1) Diese Abhandlung p. 24.

wenn die Bewegungen fortwährend durch nicht wieder rückgängig werdende Expansionszunahme je einer antagonistischen Hälfte zu Stande kämen.

So wurde für das Gelenk eines einfachen Blattes von *Phaseolus vulgaris* die nach Brücke'scher Methode, bei aufrechter und umgekehrter Stellung der Pflanze bestimmte Winkeldifferenz, in hellem diffusum Tageslicht 18 bis 20 Grad, 12 Uhr Nachts aber in verschiedenen Versuchen zu 9 bis 10 Grad gefunden und auf dieser Höhe erhielt sich die Biegungsfestigkeit zu allen Tageszeiten, als die Pflanze weiterhin völlig dunkel gehalten wurde und hierbei Nachwirkungsbewegungen von zunächst ansehnlicher Amplitude ausführte. Zu gleichem Resultat führten andere Versuche mit den Blättern von *Phaseolus* und ebenso mit dem Hauptblatt von *Hedysarum gyrans*, bei welchem letzteren sich die fragliche Winkeldifferenz am Tageslicht  $1\frac{1}{2}$  bis  $2\frac{1}{2}$  mal so gross als in der Nacht ergab.

Bei *Trifolium pratense* bleibt die Biegungsfestigkeit während des Aufenthaltes im Dunklen gleichfalls constant. In einem Versuche ergab sich z. B. für ein Endblatt die Winkeldifferenz in hellem diffusum Tageslicht zu 22 bis 25 Grad, hielt sich aber im Dunklen während dreier Tage auf 10 bis 11 Grad. Auch die Blättchen von *Oxalis Acetosella*, für welche die Winkeldifferenz am Tage  $1\frac{1}{2}$  bis  $2\frac{1}{2}$  mal so gross als während der Nacht ausfällt, ergaben ein gleiches Resultat. Bei den eben genannten Pflanzen sind im Dunklen die Nachwirkungsbewegungen der Blätter durch die mit grosser Amplitude ausgeführten autonomen Bewegungen verdeckt, deren Bewegungsmechanik eben hiernach mit der der Nachwirkungsbewegungen übereinstimmt. Denn die Kraft, mit welcher die autonomen Bewegungen angestrebt werden, ist, wie noch gezeigt werden soll, so gross, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke in Folge der, mit einer Schwingungszeit von einigen Stunden sich wiederholenden autonomen Bewegungen, nothwendig zunehmen müsste, wenn jede Bewegung nur durch Zunahme der Expansionskraft in einer Gelenkhälfte, ohne gleichzeitige Abnahme der Ausdehnungskraft in der anderen Hälfte hervorgebracht würde, wenn also mit jeder Bewegung die Expansionskraft einer Gelenkhälfte einen dauernden Zuwachs erföhre. Letzterem widerspricht ja auch, dass an einseitig operirten Bohnengelenken autonome Bewegungen direct nachzuweisen sind.

Die Zunahme der Biegungsfestigkeit am Abend, von Brücke<sup>1)</sup> zuerst an den Hauptblattstielen von *Mimosa pudica* nachgewiesen, ist eine Folge der mit der Lichtentziehung vermehrten Expansionskraft

1) Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie 1848, p. 452.

und findet sich deshalb bei allen Bewegungsgelenken, natürlich in einem specifisch verschiedenem Grade, der aber für die Grösse der Bewegungsamplitude kein Maass ist, da ja diese durch das Verhältniss des Expansionszuwachses in den antagonistischen Hälften bedingt wird. Wenn Sachs <sup>1)</sup> für die Gelenke der Blattstiele von *Phaseolus* zu keinem bestimmten Resultate kam, so dürfte der Grund wohl in der zu geringen Winkeldifferenz und der hiermit zusammenhängenden Ungenauigkeit liegen. Als ich durch ein an den Blattstiel befestigtes Gewicht die Winkeldifferenz vergrösserte, fand ich diese an sehr hellem diffusen Tageslicht zu 12 bis 14 Grad und in der Nacht zu 9 bis 10 Grad. Für die Blättchengelenke von *Trifolium pratense* und *Oxalis Acetosella* hat auch Hofmeister <sup>2)</sup> die Zunahme der Biegungsfestigkeit in der Nacht festgestellt, doch dürften bei diesen Versuchen die Pflanzen wohl direct insulirt worden sein, da ich nur in diesem Falle eine so grosse Winkeldifferenz für die fraglichen Blätter finde, wie sie von dem genannten Forscher angegeben wird.

Die zuerst von Brücke zur Bestimmung der Biegungsfestigkeit angewandte Methode besteht bekanntlich in einer Bestimmung der Stelungsänderung, welche sich ergibt, wenn die horizontal gestellten Blätter 180° um ihre eigene Achse gedreht werden. Um diese Ausbiegung zu vermehren, befestigte ich in allen Fällen an den Blättern zugleich als Index dienende Drahtstücke so, dass diese die gerade Fortsetzung der Mittelrippe bildeten. Bei *Trifolium pratense* wogen z. B. diese Drahtstücke 0,06 bis 0,12 Grm. und hatten eine solche Länge, dass ihre Spitze 40 bis 60 Millim. von dem Blattgelenk entfernt war. Eine entsprechende Grösse mussten natürlich auch die zur Ablesung angewandten Gradbogen besitzen und ein nicht zu geringer Radius dieser ist auch für die Genauigkeit der Versuche wesentlich. Denn es gewinnen dadurch nicht nur die Ablesungen selbst an Genauigkeit, sondern auch der aus der Einkrümmung der Gelenke entspringende Fehler wird so weit vermindert, dass er füglich vernachlässigt werden kann. Bei der Ablesung muss immer der gleiche Modus eingehalten werden, da die Blätter nach vorgenommener Umkehrung stets einige Zeit zu sinken fortfahren, und weil dieses durch Belastung gesteigert wird, hat die durch Vergrösserung der Ausbiegung erreichbare Genauigkeit ihre Grenze. Man muss eben versuchen durch welche Belastung der grösste Vortheil erreicht wird, wenn aber dieser gehörig gewahrt wird, kann man darauf rechnen, dass aufeinanderfolgende Versuche ein um nicht

1) *Botan. Zeitung* 1857, p. 802.

2) *Pflanzenzelle* 1867, p. 329.

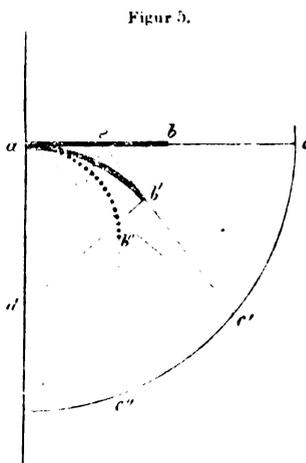
mehr als 1 Grad verschiedenes Resultat ergeben. Dieses Gleichbleiben der Biegungsfestigkeit, während die autonomen und Nachwirkungs-Bewegungen im Dunklen fortgesetzt werden, in welcher Stellung des Blattes auch die Bestimmung vorgenommen wird, zeigt, dass die Incurvation der Gelenke nicht wesentlich auf den Ausfall der Winkeldifferenz influirt. Um durch den Wasservorrath bedingte Turgescenzänderung der Gewebe möglichst zu vermeiden, benutzte ich in nicht zu kleine Töpfe eingesetzte Pflanzen, welche, während sie hellem diffusem Tageslicht ausgesetzt waren, unter einer Glasglocke gehalten wurden. Bei der Umkehrung der Pflanzen müssen stärkere Erschütterungen vermieden werden, weil hierdurch eine gewisse Erschlaffung der Gelenke herbeigeführt wird; zum Zwecke bequemer Umkehrung überbinde ich die Töpfe mit sogenanntem Gaz. Die Nothwendigkeit die Seitenblättchen bei Trifolium zu entfernen und andere zu ergreifende Massregeln brauchen, weil zu selbstverständlich, hier nicht hervorgehoben zu werden.

Es ist wichtig sich klar zu machen, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke schon mit jeder vermehrten Spannung der Gewebecomplexe gegeneinander und eben dieser Spannung halber zunimmt. Um dieses leicht einzusehen denke man sich an die Stelle des das Gefässbündel umgebenden Gewebecomplexes einen comprimierten Kautschukcylinder gesetzt, so muss, um die Spannungsintensität zu vermehren, an Stelle dieses entweder ein längerer und demgemäss stärker zu comprimirender Hohlcylinder aus demselben Material gebracht werden oder die Länge des einzuftigenden Cylinders kann dieselbe wie zuvor sein, wenn dieser aus einem Material besteht, welchem ein höherer Elasticitätscoefficient zukommt. Man sieht nun ohne weiteres ein, dass der Elasticitätscoefficient für das Material eines solchen Cylinders proportional der angestrebten Verlängerung der an dessen Stelle successiv einzusetzenden Kautschukcylinder steigen muss, und dieses beachtet folgt, dass der Biegungs Pfeil dieser angestrebten Verlängerung umgekehrt proportional ist. Hierbei ist natürlich gleichbleibende Länge und unveränderter Querschnitt des Gelenkes vorausgesetzt.

Es würde vollkommen verfehlt sein, wenn man die für vollkommen elastische, homogene Körper geltende Schlüsse ohne weiteres auf die Schwellgewebe übertragen wollte, aber soviel geht aus der obigen Betrachtung mit Sicherheit hervor, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke mit zunehmender Expansion der Schwellgewebe wächst, gleichviel welche innere Ursachen der Expansionskraft der Gewebecomplexe zu Grunde liegen. Diese inneren Ursachen können also jedenfalls aus der Biegungsfestigkeit und deren Veränderung nicht erschlossen werden.

Unter Beachtung des Obigen sieht man leicht ein, dass das Verhalten der Biegefestigkeit bei nutirenden Objekten zu wesentlichen Schlüssen bezüglich der Wachstumsvorgänge nicht verwendet werden kann und auch nur die Absicht auf gewisse Punkte aufmerksam zu machen, bestimmt mich bei diesem Gegenstand noch etwas zu verweilen. In so hohem Maasse wie in Gelenken kommen Spannungsänderungen in der Bewegungszone nutirender Blattorgane nicht vor, weil eben durch die Expansionszunahme Wachstum der activen und passiven Gewebe bedingt ist. Geringe Zunahme der Gewebespannung in Folge des am Abend beschleunigten Wachstums ist freilich zu erwarten, da ja an wachsenden Stengeln die Gewebespannung mit Zunahme des Wachstums während der Nacht steigt. Aus diesem Grunde könnte die Biegefestigkeit bei einer abendlichen Nutationsbewegung etwas zunehmen, da sich aber gleichzeitig die Bewegungszone verlängert und der Biegepfel mit der Länge jedenfalls wächst (bei elastischen Körpern ist der Biegepfel der dritten Potenz der Länge proportional), so kann man nicht behaupten, dass nach Brücke'scher Methode die Biegefestigkeit in der Nachtstellung vergrössert gefunden werden muss.

Weiter ist zu beachten, dass wegen der grösseren Länge der Bewegungszone, die gewöhnliche Bestimmung der Biegefestigkeit kein für verschiedene Blattlagen vergleichbares Resultat ergibt. Wenn sich die Bewegungszone ( $ab$  Fig. 5) zu einem Kreisbogen von 90 Grad krümmt, so durchläuft die Spitze des Zeigers ( $bc$ ) weniger als 90 Grad an einem Kreisbogen, dessen Mittelpunkt auf die Insertionsstelle der Bewegungszone eingestellt ist. Da nun bei Krümmung der Bewegungszone zu 360 Grad der Zeiger in seine Ausgangslage ( $bc$ ) zurückgeführt wird, so sieht man sogleich ein, dass mit zunehmender Krümmung jener der Zeiger für denselben Krümmungszuwachs der Bewegungszone grössere Strecken auf dem Gradbogen durchläuft. Demgemäss wird eine Bestimmung der Biegefestigkeit bei einer der Linie  $ac$  entsprechenden Lage des Blattes eine geringere Winkeldifferenz als in der Lage  $ac'$  oder  $ac''$  geben. Dieser Unterschied wird natürlich mit Vergrösserung des Krümmungsradius des zu den Ablesungen dienenden



Kreisbogens vermindert und z. B. bei Gelenken, der geringen Länge dieser halber, so herabgedrückt, dass der aus ungleicher Stellung der Blätter entspringende Fehler bei Bestimmung der Biegefestigkeit vernachlässigt werden kann<sup>1)</sup>. — Beträgt z. B. die Länge der Bewegungszone ( $ab$ ) 30 Millim. und krümmt sich diese zu einem Bogen von 10 Grad, so wird durch den Zeiger, auf einem mit seinem Mittelpunkt bei  $a$  eingestellten Kreisbogen von 60 Millim. Radius, eine Bewegung von  $7^{\circ} 30' 41''$  angezeigt<sup>2)</sup>, dagegen beträgt diese  $8^{\circ} 39' 5''$ , wenn sich die Bewegungszone von 80 Grad zu 90 Grad krümmt. Bei solcher Ausbiegung würden die in entsprechenden Lagen vorgenommenen Bestimmungen der Biegefestigkeit also um etwas mehr als 1 Grad differiren.

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass sich die Bewegungszone nicht zu einem wirklichen Kreisbogen krümmt, da ohnehin nur darauf aufmerksam gemacht werden sollte, was an nutirenden Objekten bei Bestimmung der Biegefestigkeit zu beachten ist. Hiernach genügt es die thatsächlich beobachteten Verhältnisse kurz zu erwähnen, da diese, wie schon bemerkt, nicht zu wesentlichen Schlussfolgerungen verwendbar sind.

Nach Hofmeister<sup>3)</sup> nimmt die Biegefestigkeit der Blattstiele von *Malva silvestris* in der Nachtstellung wesentlich zu, während in dieser die Blätter von *Impatiens noli tangere*<sup>4)</sup> erschlafft sein sollen. Bei beiden Pflanzen und ebenso bei *Chenopodium album*, kann ich aber, bei mit gewöhnlichen Gradbogen vorgenommenen Bestimmungen, keinen merklichen Unterschied der Biegefestigkeit für Tag- und Nachtstellung der Blätter finden und auch dann ergab sich annähernd gleiche Winkeldifferenz, wenn die Blätter der Pflanzen im Dunklen wieder auf ihre frühere Lage zurückgekehrt waren. Nach den vorausgeschickten Erörterungen ist eine grössere Aenderung der Biegefestigkeit an nutirenden Blattorganen auch nicht zu erwarten und ebenso ist es klar, dass aufeinanderfolgende Bestimmungen geringere Uebereinstimmung unter sich, als bei Gelenken geben werden.

1) Ueber Construction von Gradbogen, welche den entstehenden Fehler vermeiden. Vergl. Brücke l. c., p. 453 Anmerkung.

2) Ich unterlasse diese Beziehungen mathematisch zu formuliren, da ohnehin die Stellung des Zeigers für jeden concreten Fall leicht zu berechnen ist. Aus  $ab'$  ( $= ab$ ) und  $\angle adb'$  ergibt sich  $ad$  und damit  $ae$ . Mit  $ae$  und  $ac'$  ( $= ac$  ist  $\angle aec'$  und damit  $\angle cae'$  bestimmt.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 330.

4) Bei dieser Pflanze hängen nach Rüper (Uebersetzung von De Candolle's Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 630 Anmerkung) des Abends die Blätter schlaff herab, was offenbar nur eine auf den äusseren Schein gegründete Bemerkung ist.

Auf einen, für die paratonischen, und damit auch für die täglichen periodischen Bewegung in Betracht kommenden Vorgang wurde schon früher hingewiesen, dass nämlich durch den Act der Verdunkelung das Wachstum in der Nutationszone eine stossweise Beschleunigung erfährt und dem analog Gewebecomplexe der Gelenke sich über das Maass verlängern, welches ihnen als Gleichgewichtslage bei constanter Dunkelheit zukommt. Für die nutirenden Blattorgane folgt das Gesagte einfach daraus, dass sich in Folge der Lichtentziehung innerhalb kurzer Zeit ein verhältnissmässig sehr beschleunigtes Wachstum, auch der mittleren Partie der Bewegungszone, abwickelt, welches weit schneller fortschreitet, als das Wachstum bei constanter Dunkelheit. (Siehe diese Arbeit p. 21.) Das analoge Verhalten in Gelenken erlaubt die Art und Weise der Zunahme der Biegungsfestigkeit bei der Verdunklung zu erschliessen. Jene hat nämlich, nach mit *Trifolium*, *Phaseolus* und *Hedysarum gyrans* angestellten Versuchen, ihr Maximum erreicht, wenn die zunächst hervorgerufene paratonische Bewegung noch im Gange oder eben vollendet ist, nimmt also bei der rückgängigen Bewegung der Blätter nicht mehr zu. Würde z. B. nach der grössten Senkung des Blattes die Expansionsintensität in der oberen Gelenkhälfte sich nicht ändern, so müsste in der unteren Gelenkhälfte ein eben so grosser Expansionszuwachs, wie in jener während der Senkung des Blattes, entwickelt werden, um das Blatt wieder in seine frühere Stellung zurückzuführen. War aber der bei der Senkung in der oberen Gelenkhälfte gewonnene Expansionszuwachs ausreichend, um die nach *Brücke'scher* Methode bestimmte Winkeldifferenz auf die Hälfte oder auf ein Drittel herabzudrücken, so müsste eine gleiche, oder doch jedenfalls eine ansehnliche Steigerung der Biegungsfestigkeit bei der Hebung zu Stande kommen, wenn diese allein durch Expansionszuwachs in der unteren Gelenkhälfte bewirkt würde. Da sich aber thatsächlich die Biegungsfestigkeit der Gelenke während der rückgängigen Bewegung der Blätter nicht ändert, so ist damit evident bewiesen, dass dieser Rückgang von gleichzeitiger Abnahme der Expansionsintensität in der oberen Gelenkhälfte und Zunahme der Ausdehnungskraft in der unteren Gelenkhälfte begleitet ist. Bei dem sonst durchaus gleichem Verhalten beider antagonistischer Hälften, kann es als gewiss angesehen werden, dass auch beide durch Verdunklung eine vorübergehende Expansion über die constanten äusseren Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage hinaus erfahren und dasselbe muss auch für die antagonistischen Hälften der Bewegungszone nutirender Blattorgane angenommen werden.

Fraglich muss ich lassen, ob eine einzelne Gelenkhälfte, nach der

durch paratonische Lichtwirkung hervorgerufenen Dehnung über die eigentliche Gleichgewichtslage, unter constanten äusseren Verhältnissen einfach auf diese Gleichgewichtslage zurückgeht, oder um diese oscillirende Expansionsänderungen ausführt. Wenn bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung die Blätter sich bei dem Rückgang vorübergehend bis zu 30 Grad über die zuvor innegehabte Stellung hinaus bewegen, so kann dieses dann darin begründet sein, dass die maximale (und vorübergehende) Expansion in der unteren Gelenkhälfte später als in der oberen Hälfte erreicht wird, oder letztere kann dadurch mitwirkend oder allein bestimmend im Spiele sein, dass sie sich, indem ihre Expansion um die Gleichgewichtslage oscillirt, in einem geringen Ausdehnungszustand befindet. Eine Entscheidung hierüber kann ich nach dem mir zu Gebote stehendem Material nicht treffen und es ist wohl zu beachten, dass in den eben besprochenen Fragen verwickelte Beziehungen im Spiele sein können, wie z. B. die bei constanter Dunkelheit im Mittel tiefere Lage der Blätter von *Impatiens noli tangere* durch entsprechende Aenderung der Relation des Wachsthums in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone bedingt ist.

Bei den Nachwirkungsbewegungen oscillirt ja thatsächlich die Expansionsintensität der Gelenkhälften unter constanten äusseren Verhältnissen um die Gleichgewichtslage und bei nutirenden Blattorganen wiederholt sich beschleunigtes Wachsthum in gewissen Intervallen, doch kann hiernach die oben speciell behandelte Frage nicht entschieden werden, da die Nachwirkungen durch die thatsächlich ausgeführten Bewegungen bedingt sind, beim Zustandekommen dieser aber durch Antagonismus der Gelenkhälften, oder auch, wie bei *Mimosa*, durch andere Verhältnisse bewirkte Compressionen eine Rolle spielen. Aber freilich wird es mit Rücksicht auf die Mechanik der Nachwirkungsbewegungen nicht unwahrscheinlich, dass die durch Verdunklung über die entsprechende Gleichgewichtslage hinausgetriebene Expansionsintensität, in Folge dieses Vorganges Oscillationen um die Gleichgewichtslage erfährt, analog etwa den fortdauernden Längsschwingungen eines gedehnt gewesenen Kautschukstreifens, und dass sich auch dem entsprechende Wachsthumsschwankungen bei nutirenden Blattorganen geltend machen. Unter sorgfältiger Beachtung aller Nebenumstände würde die Frage an einseitig operirten Gelenken wohl definitiv zu entscheiden sein, mir aber fehlen Versuche die in dieser Richtung zu verwenden sind.

Es erübrigt nun noch einige Belege dafür beizubringen, dass die Biegungsfestigkeit während der rückgängigen Bewegung einer Recep-

tionsbewegung nicht mehr wächst. In der folgenden Tabelle sind 2 Versuche mit verschiedenen Pflanzen von *Trifolium pratense* und ein Experiment mit einem ersten einfachen Blatte von *Phaseolus vulgaris* verzeichnet. Nachdem die Winkeldifferenz nach Brücke'scher Methode in den Morgenstunden an hellem diffusem Licht festgestellt war, wurden die Pflanzen verdunkelt und während des Hin- und Hergangs der Receptionsbewegung einige Bestimmungen der Biegungsfestigkeit vorgenommen. Bei jedem Versuche ist in der ersten Columnne die bei aufrechter Stellung der Pflanze an dem Gradbogen abgelesene Lage des Blattes, in der zweiten die fragliche Winkeldifferenz angeführt.

Tabelle X.

<i>Trifolium pratense.</i>				<i>Phaseolus vulgaris.</i>	
Versuch 1. (15/6. 1873.)		Versuch 2. (17/7. 1873.)		Versuch 3. (20/6. 1873.)	
Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.	Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.	Stellung des Blattes.	Winkeldifferenz.
Am Licht.					
9 Vorm. 85°	18°	11 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Vorm. 61°	21°	9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm. 94°	17°
Nun verdunkelt.					
10 „ 110°	9°	11 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> „ 107°	12°	10 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> „ 143°	10°
10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ 117°	9°	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nchm. 122°	11°	10 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> „ 151°	9°
11 „ 90°	9°	1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ 97°	11°	11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ 111°	10°
12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ 67°	9°	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ 49°	12°	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nchm. 85°	10°

Vor der Verdunklung befanden sich die Versuchsblätter in voller Tagstellung und stets wird durch Zunahme der Grade Annäherung an die Nachtstellung angezeigt. Noch ehe die rückgängige Bewegung begann, jedenfalls aber wenn diese begonnen, war, wie die Versuche ergaben, die volle Biegungsfestigkeit erreicht, welche auch bei weiterem Aufenthalt der Pflanzen im Dunklen nicht überschritten wurde.

Als eine Ursache der durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Bewegungen kommt jedenfalls in Betracht, dass Expansion und Wachstum im Dunklen ausgiebiger als am Licht sind und dass der Uebergang in die constanten Beleuchtungsverhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage mit ungleicher Schnelligkeit in den antagonistischen Gewebecomplexen ausgeführt wird. Diese Bewegungsursache ist bei Abnahme, wie bei Zunahme der Beleuchtung thätig, ob aber ausserdem

durch den Act der Erhellung, in analoger Weise wie es **thatsächlich** durch den Act der Verdunklung geschieht, Expansion und Wachsthum vorübergehend über das der specifischen Gleichgewichtslage entsprechende Maass hinausgetrieben werden, darf man jedenfalls nicht von vornherein behaupten, da sehr wohl innere Vorgänge als **treibende Kraft** thätig sein könnten, welche die fragliche Wirkung allein durch den Act der Verdunklung zu Stande kommen lassen. Diese erst durch meine Untersuchungen entstandene Frage warf sich mir zu spät auf, um noch eine experimentelle Prüfung vornehmen zu können, und so muss ich auch hier auf eine Entscheidung verzichten.

Dass auf Blätter, zunächst auf Nutationsbewegungen ausführende, Erhellung nicht in gerade umgekehrter Weise wie Verdunklung wirkt, ergibt das Verhalten der Blätter von *Impatiens noli tangere*, welche aus Dunkelheit ans Licht gebracht sich innerhalb 5 bis 15 Minuten nur wenig erheben, bei nun folgender Verdunklung aber sich sehr erheblich senken. [Siehe p. 57.] Spricht nun auch dieses Resultat zu Gunsten der ungleich-ausgiebigen Wirkung des Actes der Erhellung und der Verdunklung auf die Wachsthumbschleunigung, so kann demselben doch aus verschiedenen Gründen, deren Erörterung zu weitläufig sein würde, keine vollkommene Beweiskraft beigelegt werden. Unsere Frage wird wohl, sowohl für nutirende als variirende Bewegungsorgane zu entscheiden sein, jedoch nur bei sorgfältiger Beachtung verschiedener Verhältnisse, welche ich bei zu anderen Zwecken vorgenommenen Versuchen theilweise nicht zu beachten hatte und eben deshalb auch nicht wage, entsprechende Notizen zu massgebenden Schlussfolgerungen in unserem Sinne zu verwenden. Freilich scheint es nach meinen Beobachtungen, dass auch an mit Gelenken versehenen Blättern, in gleicher Weise wie bei *Impatiens*, Erhellung eine nur geringere Bewegung bewirkt, während darauf folgende Verdunklung eine ansehnliche Amplitude hervorruft und wenn dieses Verhalten nicht durch andere Ursachen bedingt, sondern der ungetrübte Ausdruck des Effectes der Helligkeitsschwankungen ist, so dürfte es kaum fraglich sein, dass der Act der Verdunklung, nicht aber der Erhellung, vorübergehend Expansion (resp. Wachsthum) über die dem Helligkeitsgrade entsprechende Gleichgewichtslage treibt. Eine Analogie bezüglich der Wirkung von Temperaturschwankungen werden wir übrigens für die Blüthen von *Crocus* kennen lernen, an denen Abfall der Temperatur eine vorübergehende wirkliche Beschleunigung des Wachsthums zu Stande bringt, während Zunahme der Wärme nicht umgekehrt eine Wachsthumshemmung bewirkt.

Kann es nun auch nicht als festgestellt angesehen werden, dass bei der durch Erhellung hervorgerufenen Bewegung eine ähnliche, aber umgekehrte Wirkung wie bei Verdunklung im Spiele ist, so wird doch in jedem Falle, mag die Entscheidung ausfallen wie sie will, das über paratonische Wirkung und über Entstehung der Tagesperiode Mitgetheilte keine Correctur dieserhalb zu erfahren haben.

## V. Intensität der Bewegungen.

Die Amplitude einer Bewegung sagt natürlich nichts aus über die Arbeitsgrösse, die zur Dehnung von Membranen und zur Ueberwindung von Widerständen verwandt wurde, welche antagonistische Gewebecomplexe entgegensetzen<sup>1)</sup>. Ein annäherndes Maass für die Kraft, welche bei Ausführung von Bewegungen in Gelenken entwickelt wird, ist aber mit Hülfe des Hebedynamometers zu erreichen, dessen Einrichtung bereits früher beschrieben wurde (Fig 2, p. 9). Auch die Anwendung zu unseren Zwecken geschah in der a. a. O. mitgetheilten Weise, indem ein an dem Blatt befestigter Draht je nach Umständen auf die Ober- oder Unterseite des kurzen Hebelarmes ( $h'$ ) gelegt wurde.

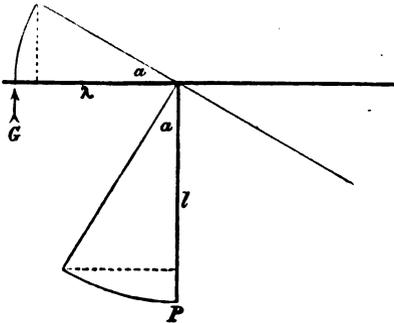
Die einer, am kurzen Hebelarm unseres Apparates wirkenden Kraft entsprechende Ausbiegung lässt sich leicht auf empirischem Wege, durch Anhängen einer Wagschale und Belastung dieser mit Gewichten bestimmen, wobei darauf zu achten, dass der Drahtaken mit dem die Wagschale angehängt wird, aus demselben Material, wie der auf dem Blatt befestigte Draht besteht und in gleicher Weise wie dieser gegen die Häkchen des kurzen Hebelarmes gelegt wird. Soll der Werth einer nach entgegengesetzter Richtung gehenden Ausbiegung des Dynamometers bestimmt werden, so ist dieses mit Hülfe eines Wagebalkens, oder eines über eine Rolle geführten Fadens leicht auszuführen, jedoch begreiflicherweise nur zur Controle des Apparates nöthig. Ueberschreiten die Ausbiegungen aus horizontaler Lage nicht 10 Grad, so findet man empirisch mit unserem Apparate Proportionalität zwischen Ausbiegung und ziehendem Gewicht und erst weiterhin wird bemerklich, dass die Ausbiegung in geringerem Grade als die senkrecht am kurzen Hebelarm wirkende Kraft zunimmt.

---

1) Die einfache Hebung eines Gewichtes bei den periodischen Bewegungen erlaubt deshalb keinen Schluss auf die thatsächlich entwickelte Expansionskraft. Solche Versuche sind von **Dasson** angestellt. **Wiegmann's Archiv** 1838, IV. Bd. I. p. 219.

Die zu gleicher Ausbiegung nöthige Kraft wächst nämlich mit der Tangente des Ausbiegungswinkels, denn sei  $G$  die senkrecht am horizontalen Hebelarm  $\lambda$  (Fig. 6) wirkende Kraft,  $P$  das am Ende des mathematischen

Figur 6.



Pendels  $l$  angebrachte Gewicht, so ist für den Zustand des Gleichgewichts, wenn  $a$  der Ausbiegungswinkel,  $G \lambda \cos a = Pl \sin a$ , und demnach  $G = \frac{Pl}{\lambda} \operatorname{tg} a$ . Nach obiger

Gleichung ist  $Pl = G \lambda \cot. a$  und hiernach  $Pl$ , d. h. das statische Moment unseres physischen Pendels bestimmt, wenn die am kurzen Hebelarm (der bei uns 20 Millim. lang ist) wirkende Kraft und der

Ausbiegungswinkel bekannt sind. Bewirken z. B. 0,5 Grm. eine Ausbiegung um 5 Grad, so ist  $Pl = 114,3$  Grm. und um den Index 10 Grad aus horizontaler Lage zu heben oder zu senken, müssten an dem kurzen Hebelarm nicht 1 Grm. sondern 1,0077 Grm. und für eine Hebung von 15 Grad 1,5313 Grm. angebracht werden, also 0,007 resp. 0,0313 Grm. mehr, als wenn die Ausbiegung proportional dem ziehenden Gewichte zunähme. Dass letzteres bei empirischer Bestimmung für Ausbiegung bis 10 Grad gefunden wurde ist klar, wenn man beachtet, dass diese Mehrgewichte Hebung oder Senkung des Index um  $\frac{7}{100}$  resp.  $\frac{3}{10}$  Grad bewirken und unser Apparat nur die genaue Ablesung von  $\frac{1}{5}$  Graden gestattet. Deshalb durfte ich aber auch in allen Versuchen, bei denen der Hebel nur um 10 Grad oder wenig mehr aus horizontaler Lage entfernt wurde, Proportionalität zwischen Ausbiegung und wirkender Kraft annehmen.

Bei Bestimmung der Kraft mit welcher das Blatt seine aufwärts oder abwärts gerichteten Bewegungen anstrebt, muss natürlich der auf den kurzen Hebelarm des Dynamometers aufgelegte Draht sehr sorgfältig auf dem Blatte, und zwar bis an das Gelenk dieses, befestigt sein und solche Stärke besitzen, dass er keine Biegung erfährt. Durch eine solche würde die im Gelenk entwickelte Kraft zu gering gefunden werden und gleiches veranlasst auch die mit Ausbiegung des Hebels vor sich gehende Verschiebung der Blätter aus der ursprünglichen horizontalen Lage<sup>1)</sup>. Diese Lagenänderung ist übrigens bei nicht zu geringer

1) Unser Apparat ist direct nur für horizontale Lage von Blättern anwendbar, man würde aber leicht auch Apparate construiren können, welche für andere Blattlagen brauchbar sind.

Entfernung zwischen Gelenk und Auflagepunkt des Drahtes gering, würde z. B., wenn diese Entfernung 60 Millim. und die am Apparat abgelesene Ausbiegung 15 Grad beträgt,  $4^{\circ} 57'$  ausmachen (der kurze Hebelarm  $h' = 20$  Millim.). Ich hatte keine Veranlassung diesen Verhältnissen Rechnung zu tragen, weil dadurch die bei den Blattbewegungen thätige Kraft jedenfalls um etwas zu gering gefunden wurde und es mir allein auf Bestimmung der mindestens entwickelten Kraft ankam.

Der Mechanismus der Gelenke <sup>1)</sup> besteht bekanntlich im wesentlichen darin, dass positiv gespannte Gewebecomplexe unter sich und mit dem Gefässbündel verbunden sind und an beiden Gelenkenden eine Widerlage durch das angrenzende Gewebe finden, gleichsam als ob hier parallele Kräfte senkrecht gegen eine Platte drückten, welche bezüglich jeder Gelenkhälfte den einen Arm eines Hebels repräsentirt, dessen anderer Arm das Blatt, resp. der Blattstiel ist. Gleiches gilt nun auch für jede Querschnittsfläche einer Gelenkhälfte, welche somit den einen Arm eines Winkelhebels vorstellt, dessen Drehachse in der neutralen, d. h. bei der Einkrümmung des Gelenkes gleiche Länge behaltenden Ebene zu suchen sein wird. Die Wirkung dieser Hebelfläche ist natürlich in der antagonistischen Hälfte eine gleiche, aber entgegengesetzte. Die Kraft, welche bei einer Blattbewegung gemessen wird, zeigt also nur die Differenz der antagonistischen Wirkungen an.

Wird vermittelt des Hebel dynamometers, unter Beachtung der Länge des jenem aufliegenden Blatthebelarmes, der in einer Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck bestimmt, so ist damit immer nur ein Maass für die gesammte Wirkung der in den Gelenkquerschnitten thätigen Kräfte gewonnen. Diese Kräfte sind aber in nicht zu bestimmender Weise auf dem Querschnitt vertheilt und unter sich ungleich, weshalb es auch unmöglich ist, zu bestimmen, welche Zellschicht das Maximum der Expansion hervorbringt und wie gross dieser maximale Werth ist. Unter solchen Umständen ist es geboten, um wenigstens eine Vorstellung der Kraftleistung zu gewinnen, das empirisch festgestellte statische Moment der parallelen Kräfte so auf die Fläche des Gelenkquerschnittes zu vertheilen, dass die Summe der thatsächlich vorhandenen Expansionskräfte jedenfalls grösser ist, als sie die Berechnung ergibt.

Der Mittelpunkt der parallelen Kräfte liegt, bei symmetrischer Gestalt der Gelenkhälften, jedenfalls für jeden Querschnitt annähernd in der zur neutralen Ebene senkrechten und die Gelenkhälfte halbirenden

1) Siehe auch diese Abhandlung p. 3 und ebenda Fig. 1.

Ebene. Nehmen wir z. B. an, dass in einer Hälfte eines Bohnengelenkes, welche für den Querschnitt einen Radius von 1,5 Millim. besitzt, das Kraftcentrum in der fraglichen Ebene und 1,4 Millim. von der neutralen Ebene entfernt liege, so haben wir jedenfalls volle Gewissheit, dass der wirkliche Mittelpunkt der Expansionskräfte tiefer zu liegen kommt und in Folge dessen die Summe der Expansionskräfte grösser sein muss, als wir sie finden, weil ja diese vereint gedachten Kräfte an einem kürzeren Hebelarm, als wir voraussetzten, angreifen. Dass das Kräftecentrum weiter als 0,1 Millim. von der Aussenfläche entfernt liegen muss, wird man sofort einsehen, wenn man nur bedenkt, dass das ganze Parenchymgewebe der Gelenkhälfte sich expandirt, wobei freilich zu beachten, dass das Gefässbündel inactives Gewebe ist. Würden alle Gelenkquerschnitte gleiche Expansion entwickeln, so wäre die gemessene Kraft, wie bei homogenen elastischen Körpern, zugleich ein Maass für die in jeder Elementarschicht thätige Ausdehnungskraft. Thatsächlich wird diese wohl nicht in jedem Querschnitt genau dieselbe sein und als Expansionskraft der ganzen Gelenkhälfte ein zwischen den Extremen liegender Werth zum Ausdruck kommen.

Für jeden von dem oberen Ende des Gelenkes ferneren Querschnitt wird der Drehpunkt etwas weiter von dem Dynamometer gerückt und hiermit nimmt natürlich die Länge des Blatthebelarmes zu, zugleich aber, anderes gleich angenommen, die Kraft ab, welche am Dynamometer wirksam sein muss, um das Gleichgewicht zu erhalten. Da ich stets die Entfernung zwischen dem oberen Ende des Gelenkes und dem Auflegepunkt am Dynamometer der Berechnung des statischen Momentes zu Grunde legte, so fiel dieses etwas zu klein aus. Gross ist übrigens der begangene Fehler nicht, da die Gelenke nur geringe Länge besitzen, und diese zudem nicht ganz in Rechnung kommt, wenn die Gelenke nicht horizontal stehen, da ja das statische Moment stets durch die auf der Richtung der Kraft (hier den vertical gerichteten Druck des Dynamometers) Senkrechte bestimmt wird. An schief gestellten Gelenken ist der Winkel, unter welchem die beiden Hebelarme im Gelenk zusammenstossen ein anderer, doch bleiben dabei die Expansionskräfte gegen die im Gelenk liegende Hebelfläche senkrecht gerichtet und somit influirt die Lagenänderung dieser nicht auf die am Dynamometer zur Geltung kommende Druckkraft.

Kämen Drehpunkt und neutrale Ebene nicht, wie wir annahmen, in die durch die Mitte des Gefässbündels gehende Ebene zu liegen, so würde in einer Gelenkhälfte allerdings der Hebelarm verlängert und damit der bei gleicher Ausdehnungskraft auf das Dynamometer ausge-

übte Druck gesteigert werden können. Einige Ueberlegung wird aber sogleich ergeben, dass an Gelenken, deren Querschnitt der Kreisform genähert ist und deren Mitte vom Gefässbündel occupirt wird, der Drehpunkt nicht viel anders, als angenommen wurde, liegen kann und wenn dieser auch in dem angegebenen Sinne etwas verschoben sein sollte, so ist doch in jedem Falle allein schon die von uns supponirte Lage des Kraftcentrums derartig, dass dennoch die Expansionskraft im Gelenk grösser sein muss, als sie sich nach unserer Berechnung ergibt. Andere Möglichkeiten, wie die, dass der Ansatzpunkt des Blatthebels nicht mit dem Drehpunkt des Gelenkquerschnittes zusammenfiel, würden innerhalb der im Gelenk möglichen Grenzen dahin führen, dass dieselben Expansionskräfte nur geringere Wirkung am Dynamometer zu Stande brächten. Dem thatsächlich sich ergebenden statischen Momente würde also unter diesen Umständen eine grössere Expansionskraft in den Gelenken entsprechen, welche somit unter Zugrundelegung unserer ersten Annahme am geringsten ausfällt.

Ausser den schon namhaft gemachten, bewirken auch noch andere Ursachen, dass sich die in den Gelenken entwickelte Expansionsintensität nach unserer Methode zu gering ergibt. So erfährt bei jeder Vermehrung des auf das Dynamometer ausgeübten Druckes, eine Gelenkhälfte eine gewisse Verlängerung und dabei wird eine mit der Bewegung wachsende Kraft zur Dehnung von Membranen und zur Ueberwindung antagonistischer Widerstände verbraucht. Ob an demselben Gelenke ein bestimmtes gerades Verhältniss zwischen Einkrümmung und Arbeitsgrösse eingehalten wird, kann ich nach meinen Versuchen nicht direct beurtheilen, doch ist solches selbst für eine von ihrem Gegenpart befreite Gelenkhälfte von vornherein nicht wahrscheinlich, da sich bei der Ausdehnung von Gewebecomplexen verschiedene Umstände geltend machen, für welche homogene elastische Körper nicht entfernt einen Maassstab abgeben können.

Nach den vorausgegangenen Betrachtungen wenden wir uns nun speciellen Versuchen zu, welche ich namentlich mit Topfpflanzen von *Phaseolus vulgaris* ausführte und zwar wurden stets die ersten einfachen Blätter dieser Pflanze, deren Blattstiel natürlich bis zum Gelenk durchaus festgehalten war, zu den Experimenten verwandt. Der von dem Gelenk an auf der Mittelrippe befestigte Draht wog in den meisten Versuchen 0,13 bis 0,22 Grm. und nur in ganz wenigen Experimenten 0,5 Grm. Die Distanz zwischen Auflagepunkt dieses Drahtes und dem oberen Ende des Gelenkes schwankte zwischen 60 und 82 Millim. Da die Blätter sehr gewöhnlich am Morgen über die horizontale Lage hin-

ausgehen und sich hierbei von dem kurzen Hebelarme des Dynamometers abheben würden, so muss der aufliegende Draht mit Hilfe von feinem Draht oder Zwirn befestigt werden. In den angestellten Versuchen war das am Dynamometer angebrachte Pendel (s. Fig. 2 p. 9) ein 60 Millim. langer Stift, welcher in den verschiedenen Fällen derartig an seinem Ende mit Wackskugeln beschwert war, dass die Ausbiegung von 1 Grad einem auf den kurzen Hebelarm ( $h' = 20$  Millim.) ausgeübten Druck von 0,29, 0,196 oder 0,1 Grm. entsprach. Das Produkt aus dem, der abgelesenen Ausbiegung entsprechenden Gewichte und der Länge des auf dem Dynamometer aufliegenden Blatthebelarmes ergibt das statische Moment, welches die Grösse des in einer Gelenkhälfte entwickelten Ueberdruckes anzeigt.

Der durch Verdunklung zwischen 5 und 7 Abends in der oberen Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck wurde in 7 Versuchen einem statischen Momente von 61 bis 242 Grm. entsprechend gefunden. So stand z. B. in einem Falle der Zeiger des Dynamometers um 5 Uhr Nachmittags auf 43 Grad (d. h. 3 Grad über Horizontalstellung) und stieg dann in Folge von Verdunklung bis 8 Uhr Abends allmählich auf 51,2 Grad um weiterhin seine rückgängige Bewegung zu beginnen. Da hierbei 1 Grad Ausbiegung einem auf den kurzen Hebelarm des Dynamometers ausgeübten Druck von 0,29 Grm. entsprach und der Blatthebelarm 75 Millim. lang war, so berechnet sich für den Ausschlag von 8,2 Grad ein statisches Moment von 178,3 Grm.

Es ist ohne weiteres klar, dass der Ueberdruck in Gelenken mit der Bewegungsamplitude der Blätter steigt und fällt, dass also jener am grössten des Abends ausfallen wird, weil dann Verdunklung und Nachwirkung in demselben Sinne thätig sind und dass jener Ueberdruck mit der Grösse der Helligkeitsschwankungen zu- und abnimmt. Uebrigens ergaben auch einige an hellen Tagen in den Mittagsstunden vorgenommene Verdunklungen Ausbiegungen am Dynamometer, für welche sich das mechanische Moment zwischen 51 und 210 Grm. berechnet (5 Versuche).

Auf die Bewegungsamplitude und ebenso auf den Expansionszuwachs in der oberen Gelenkhälfte der Bohnenblätter influirt auch die Stellung dieser gegen das Licht. Ist die Spitze des Blattes vom Fenster abgewandt, so wird die diesem zugewandte obere Gelenkhälfte relativ stärker beleuchtet und weil sie hierdurch in höherem Maasse an Expansionskraft verliert, ist der Zuwachs an dieser in Folge von Lichtentziehung grösser, als wenn umgekehrt die Blattspitze gegen das Fenster gerichtet war und die obere Gelenkhälfte ein höheres Maass von Expansionsinten-

sität bewahrte. Meine Versuche sind in beiden Stellungen der Blätter ausgeführt, doch sind die grossen Differenzen des gefundenen statischen Momentes nicht allein hierdurch und überhaupt die Grösse der Lichtabnahme, sondern auch durch individuelle Eigenthümlichkeiten bedingt.

Wie die Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen durchschnittlich grösser ist, als die Schwingungsweite einer Receptionsbewegung, so ergibt sich auch für jene Amplitude im Allgemeinen ein höheres statisches Moment, das in 6 angestellten Versuchen zwischen 95 und 267,5 Grm. gefunden wurde. In einem Falle hatte z. B. das Blatt seine grösste Erhebung zwischen 8 und 9 Uhr Vormittags angestrebt, als der Zeiger des Dynamometers auf 36 Grad (4 Grad unter horizontal) stand, der nun allmählich, der Senkung des Blattes entsprechend, bis 1 Uhr Mittags auf 40,3 Grad ging und als höchste Stellung 48,7 Grad 9 Uhr Abends erreichte. Da hierbei der Blatthebel 61 Millim. lang war und 1 Grad Ausbiegung 0,29 Grm. entsprach, so berechnet sich das der vollen Amplitude von 12,7 Grad entsprechende statische Moment zu 224,7 Grm.

Für die von Bohnenblättern mit nur mässiger Amplitude und mit einer Schwingungszeit von  $1\frac{1}{2}$  bis  $2\frac{1}{2}$  Stunden ausgeführten autonomen Bewegungen, berechnet sich aus meinen Beobachtungen ein zwischen 9,6 und 25 Grm. liegendes mechanisches Moment. Je nachdem diese autonomen Bewegungen den paratonischen und täglichen periodischen Bewegungen gleichsinnig oder entgegengesetzt sind, wird das mechanische Moment dieser vergrössert oder verringert werden.

Bei den in angegebener Weise angestellten Versuchen wurde nur die Zunahme der Expansionskraft in der oberen Hälfte des Bohnenblattgelenkes und diese Zunahme nicht einmal vollkommen gemessen. Denn abgesehen von in der Methode liegenden Ursachen gewinnt ja die antagonistische untere Gelenkhälfte am Abend und überhaupt bei Lichtabnahme, an Expansionskraft und hierdurch wird einem entsprechenden Theil der Expansionszunahme in der oberen Hälfte das Gleichgewicht gehalten. Dieses gilt für die täglichen periodischen Bewegungen wenigstens dann, wenn die Pflanzen, wie in meinen Versuchen, während des Tages an hellem Lichte gehalten werden, da in diesem Falle nachweislich die abendliche paratonische Wirkung die vermöge der Nachwirkung von der unteren Gelenkhälfte angestrebte Verminderung der Expansionskraft überwiegt. Auch wenn die Zunahme der Expansionskraft am Licht rückgängig gemacht wird, so bleiben doch hierbei die antagonistischen Gelenkhälften positiv gespannt und um ein Maass für die Intensität dieser restirenden Spannung zu gewinnen, wurde in den Morgen-

oder Mittagstunden die obere oder untere Gelenkhälfte mit möglichster Vermeidung von Erschütterung weggeschnitten, während der auf dem Blatt angebrachte Draht dem Dynamometer auflag. Die sogleich und wohl auch noch kurze Zeit, steigende Ausbiegung gibt ein Maass für die in der weggeschnittenen Gelenkhälfte mindestens vorhandene Expansionsintensität. Der volle Werth dieser wird wohl kaum bestimmt, da die mit der Operation verbundenen Eingriffe die Expansionskraft beeinflussen dürften und ausserdem diese zu gering ausfällt, sowohl wenn die eine Gelenkhälfte nicht vollständig, als wenn von der stehenbleibenden Hälfte zu viel weggeschnitten wird. In Folge der einseitigen Operation vermindern sich auch die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vor sich gehenden Schwankungen der Expansionskraft in der von ihrem Gegenpart befreiten Gelenkhälfte, welche Schwankungen in einem Versuche höchstens den Werth eines statischen Momentes von 83 Grm. erreichten.

Bei Entfernung der oberen Gelenkhälfte an Pflanzen, welche am hellen Tageslicht standen, ergab sich als Aequivalent der in jener unter diesen Umständen noch vorhandenen Expansionskraft ein mechanisches Moment von 78,2 bis 158 Grm. und dieses vergrössert sich also im Dunklen mindestens um die vorhin angegebenen, die Zunahme der Expansionsintensität ausdrückenden Werthe. Die untere Gelenkhälfte hat natürlich nicht nur der Ausdehnungskraft der oberen Hälfte, sondern auch dem durch das Blatt ausgeübten Druck das Gleichgewicht zu halten, die Summe dieser beiden gibt also die Expansionsintensität an, welche man bei Entfernung der unteren Hälfte finden würde.

Das empirisch gefundene statische Moment entspricht dem in der Gelenkhälfte, resp. in jedem Querschnitt dieser, entwickelten Expansionskraft und kann selbstverständlich nur unter Beachtung der Grösse dieses Querschnittes ein vergleichbares Maass abgeben. War nun auch der Querschnitt der zu meinen Versuchen benutzten Gelenke nicht vollkommen gleich, so differirte er doch in den verschiedenen Objekten nur in geringem Grade und ich will deshalb auch bei der Reduction der Expansionskraft auf die Flächeneinheit nicht die Dimensionen des bei dem Versuche benutzten Gelenkes, sondern allgemein ein Gelenk von solcher Form zu Grunde legen, dass der fragliche Expansionswerth jedenfalls etwas zu gering ausfallen muss. Der kreisförmige Querschnitt dieses Gelenkes soll einen Radius von 1,5 Millim. haben und durch die neutrale Ebene in die gleich grosse obere und untere Hälfte getrennt werden. Thatsächlich ist freilich der Querdurchmesser der Gelenke etwas ansehnlicher als deren Höhe und diese fällt für die obere Hälfte,

von der Mitte des Gefässbündel ab gerechnet, etwas geringer aus, als für die untere Hälfte. Aber selbst für letztere berechnet sich aus den Dimensionen des angenommenen Gelenkes in wohl allen Fällen eine etwas grössere Fläche, als sie den benutzten Gelenken zukommt und in noch höherem Maasse ist dieses für die obere Gelenkhälfte der Fall, bei welcher in Wirklichkeit die Oberseite noch dazu etwas abgeflacht ist (Vgl. Fig. 1 p. 3).

Die vorerwähnten Umstände, sowie der aus verschiedenen Gründen zu kleine Befund des statischen Momentes, sind es nun nicht allein, welche die auf die Flächeneinheit berechnete Expansionskraft zu gering ausfallen machen, als sie sich bei gleichmässiger Vertheilung der in der Gelenkhälfte entwickelten gesammten Expansionskraft auf den Querschnitt herausstellen würde, sondern es wirkt in gleichem Sinne auch die angenommene Lage des Mittelpunktes der Kräfte, der, wie schon früher bemerkt, auf dem die neutrale Ebene senkrecht treffenden Radius und zwar 1,4 Millim. von jener entfernt (also nur 0,1 Millim. unter der Aussenfläche) liegen soll. Ferner ist, bei dem ungleichen Verhalten der verschiedenen Gewebeschichten, die in einzelnen Zellen oder Zellcomplexen thatsächlich entwickelte Expansionskraft, in Bezug auf die Flächeneinheit wesentlich grösser als die gleichförmige Vertheilung dieser Kraft ergibt, wobei ich zudem die Inactivität der Intercellularräume, des Gefässbündels und eventuell auch anderer Partien unberücksichtigt gelassen habe. Uebrigens ist der durch Vernachlässigung der Intercellularräume und des Gefässbündels begangene Fehler nicht sehr gross, da jene im Bohnengelenk ein nur geringes Areal in Anspruch nehmen und die Querschnittsfläche des halben Gefässbündels etwa 0,25 Millim., die der ganzen Gelenkhälfte aber 3,53 Millim. beträgt.

In einem, mit einem Bohnenblatt unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels vorgenommenen Versuche (2/7. 1874), entsprach die grösste Differenz der während eines Tages am Dynamometer abgelesenen Grade einem mechanischen Moment von 267,5 Grm. Hieraus berechnet sich, wenn Kraftcentrum und Fläche des Gelenkquerschnittes wie angegeben angenommen werden, die einem Quadratcentimeter Querschnittsfläche entsprechende Expansionsänderung in der oberen Gelenkhälfte zu  $\left(\frac{267,5}{1,4 \cdot 3,53}\right) = 54,1$  Grm. oder 5,2 Atmosphären. An demselben Gelenke wurde des anderen Morgens, durch Entfernung der oberen Gelenkhälfte, als Aequivalent der in dieser noch vorhandenen Expansionskraft, ein statisches Moment von 126,9 Grm. gefunden, was für 1 Quadr.-Millim. einen Druck von 25,7 Grm. oder 2,5 Atmosphären ergibt. Da wir

nun den Zuwachs, welchen die Expansionskraft der oberen Hälfte vom Morgen bis spät Abends erfährt, zu 5,2 Atmosphären bestimmten, so entspricht die auf ihrem Maximum angekommene Expansionskraft einem Druck von  $2,5 + 5,2 = 7,7$  Atmosphären.

Die geringste unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels<sup>1)</sup> beobachtete Expansionsänderung der oberen Gelenkhälfte entsprach einem mechanischen Momente von 95 Grm. und hieraus berechnet sich für das Quadratmillimeter ein Druck von 19,2 Grm. oder 1,9 Atmosphären. In diesem Falle ergab die Entfernung der oberen Gelenkhälfte am nächsten Morgen einen dem statischen Moment von 142,4 Grm. entsprechenden Druck, woraus sich für das Quadr.-Millim. eine Expansionskraft von 28,8 Grm. oder 2,8 Atmosphären berechnet. Die gesammte Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte beträgt also in diesem Falle am Abend 4,7 Atmosphären.

Bei Verdunklungen, welche in den Morgen- und Mittagsstunden an Pflanzen vorgenommen wurden, die zuvor am hellen Tageslicht gehalten worden waren, ergaben sich Expansionsänderungen der oberen Gelenkhälfte, welche einem zwischen 51 und 210 Grm. liegenden statischen Moment entsprechen und für diese Extreme berechnet sich unter unseren Voraussetzungen die Expansionskraft von 1 Quadr.-Millim. Fläche zu 10,3 und 42,5 Grm., entsprechend einem Drucke von 1 und 4,1 Atmosphären. An anderen ähnlichen Blättern wurde in bekannter Weise die in der oberen Gelenkhälfte während der Tagesbeleuchtung schon vorhandene Expansionskraft bestimmt und diese für 1 Quadr.-Millim. zwischen 15,8 und 32 Grm., resp. 1,5 und 3,1 Atmosphärendruck gefunden. In drei Fällen nahm ich auch eine Bestimmung der gesammten Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte an Pflanzen vor, welche seit Abends zuvor dunkel standen und während des Versuches dunkel blieben. Bei diesen Versuchen ergab sich eine 3,8 bis 5,9 Atmosphären entsprechende Druckkraft.

Aus schon angeführten, auf dem Verhalten der unteren Gelenkhälfte beruhenden Gründen, ist die Expansionszunahme, welche die obere Gelenkhälfte Abends oder überhaupt durch Verdunklung erfährt, grösser als unsere Bestimmung ergibt, doch wird die Expansion nur vorübergehend über das dem Gleichgewichtszustand im Dunklen entsprechende Maass getrieben, wie sich daraus ergibt, dass die Biegungsfestigkeit, welche wesentlich durch die gesammte Expansionsintensität der Schwell-

<sup>1)</sup> Bei meinen Versuchen standen die Pflanzen während des Tages stets in allem diffusem Licht.

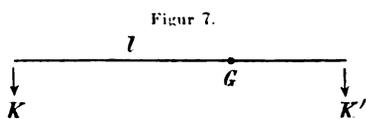
gewebe bedingt ist, bei der rückgängigen Bewegung des Blattes unverändert bleibt (p. 93). Dieses beachtet, lässt sich soviel mit Gewissheit sagen, dass die Expansionskraft in der oberen Gelenkhälfte nach Erreichung ihres Maximums sehr ansehnlich abgenommen haben muss, wenn sich die positiven Spannungen der antagonistischen Hälften wieder in einer der angenäherten Horizontallage des Blattes entsprechenden Relation befinden. Die mit der Einkrümmung des Gelenkes in Betracht kommenden Verhältnisse sind derartig, dass Analogie mit elastischen Körpern nicht ohne weiteres herbeigezogen werden kann; bei vollkommen elastischen Körpern würde, wenn beide Gelenkhälften gleich wären und anderweitige Verwicklungen ausgeschlossen blieben, die bei der Senkung des Blattes gewonnene Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte, wie leicht einzusehen, während der Hebung des Blattes auf die Hälfte der gemessenen Expansionsintensität zurückgehen. Mit Hülfe anderer Methoden würde man wohl die in der oberen Gelenkhälfte tatsächlich vor sich gehende Expansionsänderung ihrer Grösse nach etwas genauer bestimmen können, was indess augenblicklich kaum einen besonderen Werth hätte.

Nach dem Vorausgegangenen ist klar, dass das für die obere Gelenkhälfte gemessene Maximum der Expansionsänderung auch kein Maass für die endliche Ausdehnungskraft ist, welche der unteren Gelenkhälfte nach Wiederhebung des Blattes zukommt. Hingegen hat dann diese Gelenkhälfte nicht nur der antagonistischen Hälfte, sondern auch noch dem nicht unbedeutenden Druck das Gleichgewicht zu halten, welcher durch das Gewicht des Blattes bedingt und mit der Stellung dieses variabel ist. Andere bezüglich der täglichen und paratonisch hervorgerufenen Expansionsänderungen zu beachtende Umstände ergeben sich ohne weiteres, wenn das beachtet wird, was über den Antagonismus der Gelenkhälften bei periodischen Bewegungen mitgetheilt wurde.

Der so ansehnlichen Expansionskraft der Schwellgewebe müssen das Gefässbündel, resp. die passiv gedehnten Gewebecomplexe, das Gleichgewicht halten und in der That dürfte allein schon das Gefässbündel genügenden Widerstand leisten können. An dem, vom umgebenden Parenchym befreiten Gefässbündel eines Gelenkes bewirkte nämlich eine bis 420 Grm. getriebene Belastung, gegenüber geringerem in der Längsrichtung wirksamen Zuge, ein kaum nachweisbares Auseinanderweichen der Marken, welche mikrometrisch bei 40facher Vergrösserung gemessen wurden und jedenfalls war, wie die Entfernung des Uebergewichtes ergab, die Elasticitätsgrenze nicht überschritten. Den Erfolg grösserer Belastung habe ich nicht versucht, doch würde

auch schon bei der von mir angewandten stärksten Belastung jedes Quadr.-Millim. des Parenchyms, wenn der Querschnitt dieses im Gelenke 6,6 Quadr.-Millim. beträgt, einen Druck von 63,6 Grm. ausüben dürfen, ohne das Gefässbündel über die Elasticitätsgrenze zu dehnen.

Der Druck, welchen die untere Gelenkhälfte durch das Gewicht des Blattes erfährt, ergibt sich aus der Stellung dieses und dem mechanischen Moment des Blattes in Beziehung auf den im Gelenk liegenden Drehpunkt. Dieses statische Moment ist leicht zu finden, indem man das Blatt am Gelenk abschneidet und mit dieser Schnittfläche auf eine feststehende Unterlage, mit der Blattspitze aber auf den kurzen Arm ( $K'$ ) des Hebelndynamometers legt. Sei  $K$  (Fig. 7) das der hierbei beobachteten



Ausbiegung entsprechende Gewicht und  $l$  die Entfernung der beiden Auflagepunkte, so ist  $K'l$  das fragliche statische Moment. Damit ist denn auch der Schwerpunkt des Blattes be-

stimmt, denn wenn  $G$  das in demselben vereint gedachte Blattgewicht und  $x$  die Entfernung des Schwerpunktes von dem einen Drehpunkt ( $K'$ )

ist, so ergibt sich aus  $Gx = Kl$  dass  $x = \frac{Kl}{G}$ . Indem man die beiden Auflagepunkte des Blattes miteinander verwechselt, ist auch die Entfernung des Schwerpunktes von  $K$  direct festzustellen und somit eine Controle für die andere Bestimmung gewonnen. Bei der Ausführung befestigte ich längs der Mittelrippe einen 0,06 bis 0,09 Grm. wiegenden Draht, der an den der Spitze und der Basis des Blattes entsprechenden Stellen aufgelegt wurde. Da der Schwerpunkt des Drahtes in der Mitte seiner Länge liegt, so muss von dem gefundenen  $K$  das halbe Drahtgewicht subtrahirt werden. Sind die Beobachtungsobjekte nicht horizontal, sondern gegen die Verticale in einem Winkel  $\alpha$  geneigt, so ist natürlich  $Kl \sin \alpha$  das statische Moment, welches den gegen die Gelenkhälfte ausgeübten Druck angibt.

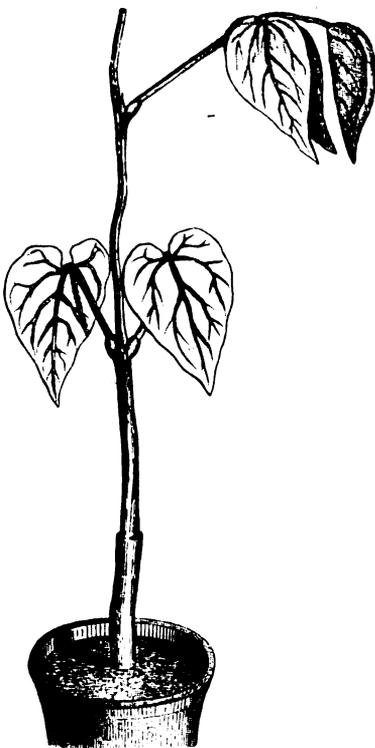
Ich beschränke mich hier darauf das Resultat einiger Bestimmungen des statischen Momentes bezüglich des Gelenkes zu geben, welches natürlich nach Grösse und Gewicht der Blätter sehr variabel ist. Für ein ziemlich kleines einfaches Bohnenblatt (vgl. Fig. 8) ergab sich das statische Moment zu 28,4 Grm. <sup>1)</sup>, für ein kräftiges Blatt hingegen zu 101,5 Grm. und diesen vollen Druck hat also die untere Ge-

1) Dieses Blatt wog 0,92 Grm. und der Schwerpunkt kommt demnach, bei einer gesammten Länge des Blattes von 86 Millim., 30,8 Millim. vom Gelenke entfernt zu liegen.

lenkhälfte bei horizontaler Lage des Blattes auszuhalten, während derselbe bei verticaler Stellung Null und bei noch weiter gehender Nachtstellung bezüglich der unteren Gelenkhälfte negativ wird. Für das, freilich auch dickere Gelenk des Blattstieles eines einfachen oder gedrehten Blattes ist der gegen die untere Gelenkhälfte ausgeübte Druck meist noch wesentlich grösser. An einem kräftigen gedrehten Blatte wurde dieses statische Moment zu 282,3 Grm. bestimmt, wobei der Blattstiel mit der Verticalen einen Winkel von 45 Grad bildete und das Gewicht der drei Blätter in ihren respectiven Gelenken vereint angenommen worden war<sup>1)</sup>. Bei horizontaler Stellung des Endblattes würde das mechanische Moment noch um 46,3 Grm. gesteigert werden und diesem ganzen statischen Momente muss, neben der Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte, von der unteren Gelenkhälfte das Gleichgewicht gehalten werden, deren halbkreisförmige Fläche in unserem Falle 4,8 Quadr.-Millim. maass.

Ausserdem habe ich auch an dem sich Abends erhebenden Endblatt von *Trifolium pratense* den bei periodischen Bewegungen in der unteren Gelenkhälfte entwickelten Ueberdruck gemessen, indem das Endblatt, nach Entfernung der Seitenblättchen, in horizontaler Tagstellung am Dynamometer in bekannter Weise angelegt wurde. Der Blatthebelarm, d. h. die Entfernung zwischen Gelenk und Auflagepunkt des Drahtes, betrug in meinen Versuchen 40 bis 50 Millim. und um am Dynamometer einen Grad Ausbiegung hervorzurufen, war eine

Figur 8.

*Phaseolus vulgaris.*

1) Das Endblatt wog hier 1,2 Grm., die beiden Seitenblättchen zusammen 1,84 Grm. Die gerade Entfernung vom oberen Ende des Gelenkes bis zu den Gelenken der Seitenblätter betrug 110 Millim. und bis zum Gelenke des Endblattes 125 Millimeter. Das statische Moment des Blattstieles allein wurde zu 50 Grm. bestimmt.

Belastung des kurzen Hebelarmes mit 0,0118 Grm. nothwendig. Nach Verdunklung zwischen 5 $\frac{1}{2}$  und 6 Uhr Abends wurde der in der unteren Gelenkhälfte entwickelte Ueberdruck in 3 Versuchen gleich einem statischen Momente zwischen 3,6 und 7,9 Grm. gefunden. Da sich für die Fläche der unteren Gelenkhälfte (incl. Gefässbündel im Mittel 0,325 Quadr.-Millim. berechnen, so ergeben die angeführten Beobachtungen für 1 Quadr.-Millim. einen Druck von 11,1 bis 24,3 Grm. oder 1,1 bis 2,3 Atmosphären.

Die Blättchen von *Trifolium pratense* führen bekanntlich ansehnliche autonome Bewegungen aus. Um ein Maass für die Kraft, mit der diese angestrebt werden, zu erhalten, wurden Pflanzen Abends dunkel gestellt, am anderen Tage die im Dunklen vor sich gehenden Ausbiegungen am Dynamometer beobachtet, und nachdem dieses geschehen, das Endblatt vom Dynamometer entfernt und die Amplitude der autonomen Bewegungen bestimmt. Diese ergab sich zu 52 bis 102 Grad bei einer Schwingungszeit von 2 bis 2 $\frac{3}{4}$  Stunden und eben dieses Tempo wurde in den Hebungen und Senkungen des Dynamometerzeigers eingehalten. Den hierbei abgelesenen Ausbiegungen entspricht ein statisches Moment von 2,1 bis 6,7 Grm. Da nun die autonomen Bewegungen durch entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kommen, so muss das beobachtete statische Moment auf den ganzen Querschnitt des Gelenkes (eigentlich nur des activen Gewebes) vertheilt werden. Der Querschnitt ergab sich (incl. Gefässbündel) im Mittel zu 0,66 Quadr.-Millim. und hiernach berechnet sich für das Quadr.-Millim. ein Druck von 3,1 und 10,3 Grm. oder 0,3 und 1 Atmosphäre. Je nachdem diese autonomen Bewegungen einer Receptionsbewegung, oder der täglichen periodischen Bewegung gleichsinnig oder entgegengesetzt sind, wird sich die Kraft dieser steigern oder vermindern.

Hohe Expansionskräfte kommen nicht allein in den Blattgelenken, sondern auch in anderen Gewebecomplexen vor und vielleicht wird nähere Untersuchung jene Kräfte, etwa in Stengeln, von gleicher Intensität wie in den Gelenken kennen lernen. So fand Hofmeister<sup>1)</sup>, dass ein beim Isoliren verkürzter Holzstreif aus einem jungen Spross von *Vitis* zur Dehnung auf zuvorige Länge eines Gewichtes bedurfte, welches einem Druck von 2,37 Atmosphäre entsprach und hieraus ist auf ansehnliche, in den positiv gespannten Gewebeschichten entwickelte Ausdehnungskraft zu schliessen. Nicht nur aus solchen Versuchen,

1) Flora 1862, p. 151 und Pflanzenzelle p. 276.

sondern auch aus den ansehnlichen Gewichten, welche horizontal gelegte und sich negativ geotropisch krümmende Pflanzentheile zu heben vermögen, geht hervor, dass beim Wachstum sehr ansehnliche Expansionskräfte im Spiele sein können. Dieses ist nach Analogie mit Gelenken auch für die periodischen Bewegungen nitirender Blattorgane zu vermuthen, doch ist einleuchtend, dass für diese mit Hilfe des Hebelndynamometers ein einigermaßen brauchbares Resultat nicht wohl zu erhalten ist, weil eben die Expansionskraft zum Wachstum verwandt wird und dieses auch in Folge passiver Dehnung gefördert werden kann<sup>1)</sup>, weshalb ich auch von vornherein auf entsprechende Versuche mit diesen Objekten Verzicht leistete. Eine nähere Kenntniss der beim Wachstum thätigen Expansionskräfte ist erst von ferneren Untersuchungen, welche übrigens bei gehöriger Umsicht zu interessanten Aufschlüssen führen können, zu erwarten.

Eine ansehnliche, mindestens dem Druck von 1 Atmosphäre gleichkommende Expansionskraft, wird in den reizbaren Staubfäden von *Cynara Scolymus* entwickelt<sup>2)</sup>. Bei diesen führt sich, wie von mir nachgewiesen wurde, die Ausdehnungskraft auf hydrostatischen Druck des Zellinhaltes zurück, wie denn auch bei *Mimosa pudica* die Reizbewegung auf einer mit Wasseraustritt verbundenen Verminderung des Zellenturgors in der unteren Gelenkhälfte beruht. Um zu erfahren, wie viel hierbei diese Gelenkhälfte an Expansionsintensität verliert, resp. bei Ausgleichung des gereizten Zustandes wieder gewinnt<sup>3)</sup>, stellte ich einige Versuche mit dem Hebelndynamometer an, indem ich diesem den Hauptblattstiel auflegte und dessen Gelenk nach gehöriger Zwischenzeit derartig reizte, dass in den Gelenken der secundären Blattstiele und der Blättchen keine Reizauslösung hervorgerufen wurde. Neun solcher, mit 4 Pflanzen angestellter Versuche, ergaben Ausbiegungen zwischen 4,2 und 9,4 Grad (1 Grad = 0,125 Grm.), aus denen die Expansionsintensität der unteren Gelenkhälfte, unter Berücksichtigung der Fläche dieser und der Neigung des Blattstieles, berechnet werden kann. Die angegebenen Extreme wurden mit demselben Blatte gewonnen, dessen Stiel vom Gelenke bis zum Auflagepunkt 57 Millim. maass und in einem

1) Werden an ihrer Bewegung gehinderte Blätter verdunkelt, so tritt doch eine Beschleunigung des Wachsthums ein.

2) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen*, p. 124.

3) Ein annäherndes Maass der in den Gelenkhälften von *Mimosa* vorhandenen Expansionskraft gewann Bert, indem er die obere Gelenkhälfte wegschnitt und versuchte, wie viel Gewicht nöthig war, um den aufgerichteten Blattstiel in seine frühere Lage zurückzuführen. *Mémoire d. l'Académie d. Bordeaux 1866*, p. 23 d. Separatabdruckes.

Winkel von 45 Grad gegen die Verticale geneigt war. Aus diesen Angaben berechnet sich für die angeführten Ausbiegungen als statisches Moment, bezüglich des im Gelenk liegenden Drehpunktes, 47,4 resp. 21,2 Grm. Die Fläche der unteren Gelenkhälfte (incl. Gefäßbündel) ist bei einer Breite von 1,8 Millim. und einer Höhe von 0,9 Millim., 1,01 Quadr.-Millim. und wenn man den Mittelpunkt der Expansionskräfte sogar am Ende der kurzen Achse, also an der Aussenfläche annimmt, so ergibt sich für das Quadr.-Millim. immerhin ein Druck von 52 und 23,5 Grm. oder 5 und 2,3 Atmosphären.

Eine, wenn auch nur ungenaue Bestimmung der zunehmenden, sowie der totalen Expansionskraft eines Gelenkes würde bei Beachtung des Biegungspfeiles möglich sein. Die Formel der Biegungselasticität <sup>1)</sup>  $\alpha = \frac{4 P}{E} \cdot \frac{l^3}{b e^3}$  zeigt, dass wenn Länge ( $l$ ), Breite ( $b$ ) und Höhe ( $e$ ) unverändert bleiben, wie das bei Expansionsänderungen in Gelenken jedenfalls annähernd zutreffen wird, und das ziehende Gewicht ( $P$ ), sowie der Biegungspfeil ( $\alpha$ ) bekannt sind, der Elasticitätscoefficient ( $E$ ), oder was in unserem Falle dem entspricht, die Expansionskraft gegeben ist. Da indess das für elastische Körper geltende nicht ohne weiteres auf die Gelenke übertragen werden kann, so ist der Werth der auf diesem Wege gewonnenen Bestimmungen fraglich, und will ich es auch bei diesem kurzen Hinweis bewenden lassen.

## VI. Innere Ursachen der Bewegungen.

Die Mechanik der Variations- und Nutationsbewegungen lässt sich vollkommen aus Expansions- resp. Wachthumsänderungen antagonistischer Gewebecomplexe erklären, ohne dass die diesen Vorgängen zu Grunde liegenden inneren Ursachen bekannt sind. Ueber diese ein endgültiges Urtheil zu fällen, bin ich nicht in der Lage und soll in diesem Kapitel auch nur gezeigt werden, was sich auf Grund der vorliegenden Erfahrungen behaupten oder vermuthen lässt. Eine solche Sachlage forderte aber auch gebieterisch, dass ich mich bei der Darlegung der Bewegungserscheinungen streng an die nächste Ursache dieser, die Expansionsänderung von Gewebecomplexen hielt, deren Zurück-

1) Wüllner, Physik II. Aufl. Bd. I, p. 202. — Diese Formel gilt eigentlich nur für rechteckigen Querschnitt, doch ist der Biegungspfeil, wenigstens bei symmetrischem Querschnitt, nur in sehr geringem Grade von der Form des Querschnittes abhängig. Vgl. Clebsch, Theorie d. Elasticität fester Körper 1862, p. 106.

führung auf in der Zelle sich abwickelnde Vorgänge eben eine Frage für sich ist.

Hofmeister<sup>1)</sup>, welcher bekanntlich die periodischen Bewegungen, und die Spannungsverhältnisse überhaupt, durch Imbibitionszustände der Zellwand zu erklären versuchte, hat thatsächlich nur gezeigt, dass sich diese Zustände durch gewisse Eingriffe ändern, was aber auch an todtten Membranen geschieht. dafür aber, dass solche Aenderungen den Bewegungs- und allgemein den Spannungserscheinungen zu Grunde liegen, sind Beweise und Wahrscheinlichkeitsgründe nicht beigebracht<sup>2)</sup>. Letztere sprechen vielmehr eher dafür, dass, wie es z. B. Brücke<sup>3)</sup> und Sachs<sup>4)</sup> annehmen, Variation des Turgors Zunahme, resp. Abnahme der Expansionskraft bedingt, aber erwiesen ist auch diese Hypothese durchaus nicht. Nothwendig muss natürlich ein hoher Zellenturgor in zartwandigen Geweben vorhanden sein, wenn diese einen ansehnlichen Druck ausüben sollen<sup>5)</sup>, dessen Aenderung aber deshalb doch nicht von Variation des Turgors bedingt zu sein braucht, wie ja auch nicht aus der thatsächlich in den Membranen vorhandenen Spannung ein Schluss auf die Schwankungen der Ausdehnungskraft in Gewebecomplexen gemacht werden kann.

Aus Imbibitionsänderungen der Zellhaut suchte Hofmeister auch die Reizbarkeit gewisser Pflanzentheile zu erklären, während, wie von mir nachgewiesen, bei der Reizbewegung, ohne Elasticitätsänderung der Membran, Flüssigkeit in Folge verminderten Filtrationswiderstandes der Membran oder, was wahrscheinlicher, des Primordialschlauches aus den Zellen hervorgepresst wird, deren Turgor sich also ändert<sup>6)</sup>. Sofern es sich allein um die Expansionskraft handelt, ist hier der vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübte Druck als Ursache festgestellt, vollkommen entschieden sind nur nicht die Modalitäten, welche die Aenderungen des Turgors bedingen. Wie hier müssen auch bei den periodischen Bewegungen die der Expansionskraft, resp. deren Variation direct zu Grunde liegenden Ursachen, von den diese Ursachen bedingenden inneren Zustandsänderungen sorgfältig getrennt gehalten werden; letztere könnten verschieden sein, wenn auch erstere vollkommen übereinstimmen. So würde z. B. die rapide und vortber-

1) Pflanzenzelle §. 32 u. 38.

2) Die Bewegungen der Oscillarien fordern eine andere als passive Betheiligung der Membran nicht mit Nothwendigkeit.

3) Müller's Archiv 1848, p. 454.

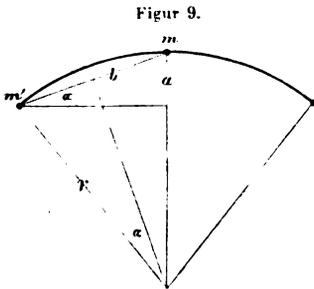
4) Lehrbuch IV. Aufl., p. 852.

5) Vergl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 757.

6) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 133 ff.

gehende Zunahme von Expansion und Wachstum, wie sie der Act der Verdunklung hervorruft<sup>1</sup>, in gleicher Weise auf Vermehrung des hydrostatischen Druckes in den Zellen beruhen können, wie die allmählichere Zunahme, welche Expansion und Wachstum bei Lichtabnahme deshalb erfahren, weil sie sich auf das dem neu hergestellten äusseren Verhältnisse entsprechende constante Maass begeben. Wenn dem aber so sein sollte, dann müssen die inneren Zustandsänderungen, welche die Variation der Turgors bedingen, in beiden Fällen andere sein. Der Act der Verdunklung würde dann wie eine auslösende Kraft aufzufassen sein, welche eine im Verhältniss zu dieser sehr grosse Kraftmenge schnell in Action setzt, wie solches z. B. geschieht, wenn ein Funke eine Pulvermasse entzündet, während es sich im anderen Falle um Herstellung bei gleicher äusserer Bedingung constant bleibender Veränderungen handelt. Es ist wohl zu beachten, dass für die eben behandelten Fragen die Möglichkeit der Beantwortung jedenfalls zugegeben werden muss, weil es sich ja einfach um Erkennung von Vorgängen handelt, welche sich bei historisch gegebener Eigenthümlichkeit des Mechanismus in Folge äusserer Beeinflussung abwickeln.

Die bis zu 7 Atmosphären gefundene Expansionskraft kann sehr wohl als hydrostatischer Druck in Zellen mit elastischen Membranen bestehen, indem die Widerstandsfähigkeit von Kugelflächen umgekehrt proportional dem Radius ist. Am leichtesten ist dieses zu erweisen, indem man beachtet, dass Zerreissung eintritt, wenn die zwischen aneinandergrenzenden Molekelen bestehende Cohäsionskraft durch in Flächenrichtung



thätigen Zug überwogen wird. Seien nun in Fig. 9  $m$  und  $m'$  zwei Molekelen; und stelle deren Sehne zugleich einen in der Flächenrichtung wirkenden Zug dar, so hat man für die radiale Componente dieser  $a = b \sin \alpha$  und da auch

$\sin \alpha = \frac{1}{2} \frac{b}{r}$ , so ist  $a = \frac{b^2}{2r}$ , d. h. die Kraft, welche dem von Innen

her wirkenden radial gerichteten Druck entgegensteht, wächst umgekehrt wie der Radius des Flächenstückes. Inflirt nun auch bei geringer Grösse der Zellen die Capillarität in einer nicht bestimmt anzugebenden Weise, so steht doch so viel jedenfalls fest, dass mit abnehmendem Radius die Widerstandsfähigkeit derselben Membran in hohem Grade

<sup>1</sup> Siehe diese Arbeit p. 93

wächst. Mässig starkes Pergamentpapier dem, wenn es von Wasser durchdrungen ist, verhältnissmässig geringe Widerstandsfähigkeit zukommt, zerriss in einem Versuche, während es allseitig von Wasser umgeben war, erst unter dem Druck einer Quecksilbersäule von 82 Centimeter und zwar hatte das Flächenstück unmittelbar vor der Zerrei- sung einen Krümmungsradius von 13 Millim. Hiernach wäre, von Capillarwirkung und anderen influirenden Verhältnissen abgesehen, zur Zerrei- sung einer aus diesem Material gebildeten Kugel von 0.04 Millim. Radius<sup>1)</sup> durch von Innen her wirkenden hydrostatischen Druck eine 350,6 Atmosphären entsprechende Druckkraft nöthig.

Nach Obigem wird man nun auch begrifflich finden, dass bei der geringen Grösse der Zellen elastische Membranen, wie sie sich in den Gelenken finden, ansehnliche Druckkräfte aushalten können, um so mehr, als diese Zellhäute augenscheinlich eine sehr grosse Cohäsionskraft besitzen<sup>2)</sup>. Wo aber Zellen einseitig starken Druck erfahren, z. B. an den Intercellularräumen und an den der Peripherie des Organes angrenzenden Partien, kommt den betreffenden Flächenstücken auch stets ein geringer Krümmungsradius zu. Die faktische Existenz von einem sehr hohen hydrostatischen Druck zeigen uns die Zellen des Gelenkes von *Mimosa pudica*, indem bei diesen die zur Ausgleichung des gereizten Zustandes nothwendige und bis zu 5 Atmosphären gehende Expansionskraft nachgewiesenermassen durch Zunahme des hydrostatischen Druckes zu Stande kommt. Dieser wird aber bei den reizbarsten Zellen noch wesentlich mehr als um 5 Atmosphären variiren und zudem ist ja bei der Reizung der Turgor nur vermindert, nicht aufgehoben<sup>3)</sup>.

Würden die hohen Expansionskräfte durch Imbibition in der Zellwandung entwickelt werden, so führt die Umrechnung der gemessenen Kräfte auf die Flächeneinheit der Membran natürlich zu ungleich

1) Eine solche Grösse kommt etwa im Mittel den Zellen eines Bohnengelenkes zu.

2) Mittheilbare Erfahrungen fehlen mir hierüber. Wenn ein Staubfaden von *Cynara Scolymus* bei 10 Grm. Belastung zerreisst, so berechnet sich unter der Annahme, dass die Querschnittsfläche 0,066 Quadr.-Millim. betrage und  $\frac{1}{20}$  dieser Zellhaut sei, der zur Zerrei- sung von 1 Quadr.-Millim. Zellhautsubstanz nöthige Zug zu 2424 Grm. (234 Atmosphären). — Bezüglich der dieser Rechnung zu Grunde liegenden Bestimmungen vgl. meine *Physiol. Untersuchungen* p. 116 u. 119. — Siehe auch die mittlerweile erschienene Abhandlung *Schwendener's*, *Das mechanische Princip im Bau der Monocotylen* u. s. w. (Leipzig, 1874.)

3) Der hohe hydrostatische Druck steigert die Absorptionsfähigkeit für Gase und kann somit auf chemische Prozesse, bei denen Gase im Spiele sind, wesentlich influiren. Aber auch sofern es sich um nicht gasförmige Körper handelt, wird möglicherweise der hohe hydrostatische Druck chemische Vorgänge bestimmen oder modifiziren können.

höheren Werthen. Nach einer annähernden Berechnung nimmt auf dem Querschnitt einer Gelenkhälfte von *Phaseolus*, bei Zugrundelegung der schon früher angenommenen Dimensionen des Gelenkes, die Wandungsfläche des Parenchyms (excl. Cuticula) 0,05 Quadr.-Millim. ein und wenn die für 1 Quadr.-Millim. Gelenkquerschnitt zu 70 Grm. bestimmte Expansionskraft ausschliesslich ihren Sitz in den Parenchymwandungen hätte, so müsste sie für die Flächeneinheit dieser 140 Grm. (nahezu 140 Atmosphären) betragen. Da eine solche Kraft durch Imbibition zu Stande kommen könnte, so ist klar, dass nach der Grösse der gemessenen Expansionskraft nicht beurtheilt werden kann, ob hydrostatischer Druck oder Imbibition der Wandungen die periodischen Bewegungen veranlasst. Die zarten Wandungen könnten freilich, ohne von einem gewissen Turgor unterstützt zu sein, gegen eine Widerlage keine starke Pressung ausüben, weil sie eben ihrer geringen Dicke halber Faltungen bilden würden.

Die vollkommene Elasticität der Wandungen bei der Dehnung, welche sie durch Krümmung des Gelenkes erfahren, folgt ohne Weiteres daraus, dass hierbei kein Wachsthum stattfindet. Uebrigens ist zu beachten, dass die Zellen der positiv gespannten Gewebe in der Längsrichtung mehr oder weniger zusammengepresst sein können und die Membran dann in geringerem Maasse wirklich gedehnt wird, als es die Krümmung des Gelenkes erfordert. Die durch Turgor bedingte ansehnliche Dehnung der elastischen Membranen kann man leicht durch Aufhebung jenes an Schnitten aus den Gelenken nachweisen, eine nähere Bestimmung der Grösse dieser Dehnung war aber unter den im Gelenk obwaltenden Verhältnissen für mich von keinem Werth.

Findet nun auch bei der unter normalen Verhältnissen zu Stande kommenden Dehnung kein Wachsthum der Membranen statt, so kann doch solches bei excessiver Dehnung, wenigstens in gewissen Gelenken, hervorgerufen werden. Dieses geschieht z. B. an den Blattstielgelenken von *Phaseolus vulgaris*, welche für gewöhnlich ziemlich gerade sind und bei ihren, mit kleinerer Amplitude vor sich gehenden periodischen Bewegungen nur geringe Incurvation erfahren, während sie in Folge von Umkehrung sich sehr stark negativ geotropisch krümmen<sup>1)</sup>. Zwar die Länge der neutralen Achse ist in Folge des Widerstandes des Gefässbündels unverändert geblieben, wenn die Blattstiele nach Wiederaufrichtung der Pflanze ihre frühere Lage annähernd wiedergewannen,

1) Vgl. die Abbildung Fig. 8 und Sachs Experimentalphysiologie p. 105, Fig. 126.

aber die jetzt hervortretenden ansehnlichen Faltungen auf der morphologischen Oberseite sind untrügliches Zeichen einer gewissen Verlängerung der Zellwandung, also eines Längenwachsthumis, das hier zweifellos die Folge excessiver Dehnung war. Beachtet man, dass diese Faltungen nur sehr schwach ausfallen, wenn die Gelenke während eines Tages in ihrer durch negativen Geotropismus erlangten Stellung verharren, dass dieselben aber bei mehrtägiger Dauer dieser Stellung ansehnlicher werden, so kann man weiter behaupten, dass zwar sogleich eine gewisse Verlängerung der Membranen durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze erzielt wurde, mit Anhalten dieser Dehnung aber und als Folge derselben, ein mit Substanzzunahme verbundenes Wachsthum stattfand, denn nur so finden die nanhaft gemachten Erscheinungen befriedigende Erklärung.

Die ersten periodischen Bewegungen jugendlicher Gelenke führen uns Wachsthumerscheinungen vor<sup>1</sup>, wie sie auch in der Bewegungszone nitirender Blattorgane zu Stande kommen würden, wenn, wie es nachweislich in den jungen Gelenken der Fall ist, das Gefässbündel einen erheblicheren Widerstand leistete und die Membranen eine gewisse Elasticität besässen. In der That ergibt die Bewegungszone mancher nitirender Blattorgane mit dem Alter eine gewisse Annäherung an das, was die Gelenke in ihrer Jugend zeigten, indem nun jedesmal die antagonistische Hälfte, nach welcher hin die periodische Bewegung gerichtet ist, eine gewisse Verkürzung erfährt.

Die Erfahrungen an negativ geotropisch sich krümmenden Blattstielgelenken von *Phaseolus* und an jugendlichen Gelenken zeigen völlig klar, wie Flächenwachsthum der Membran durch deren Dehnung über ein gewisses Maass hervorgerufen wird und dieses Maass dürfte, wie wir vermuthen können, mit Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze gegeben sein. Zu gleichem Schluss führt auch der Vergleich zwischen Variations- und Nutationsbewegungen. In diesen Fällen ist die Annahme von Sachs<sup>2</sup>, dass Flächenwachsthum der Membran, d. h. Einschlebung neuer Molekeln, durch Dehnung vorbereitet und bedingt werde, geradezu vollkommen erwiesen, mag auch die Expansionskraft, welche mit der Dehnung die Entfernung der Molekeln zu Stande bringt, sein welche sie wolle. Hiernach ist es eigentlich selbstverständlich, dass auch eine allein durch hydrostatischen Druck bedingte und unter den specifischen Verhältnissen ausreichende Dehnung Wachsthum hervorrufen kann, wie solches an *Spirogyra*-Fäden direct nachzuweisen ist.

<sup>1</sup> Diese Abhandlung p. 5.

<sup>2</sup> Lehrbuch 4. Aufl. p. 762.

Bei Verletzung einer Zelle wölbt sich die Querwand der anstossenden Zelle sogleich convex nach Aussen, und wie wohl Jedem der Algen beobachtete bekannt ist, kann durch Hervorwachsen der Querwand weiterhin eine in normaler Weise fungirende Scheitelzelle entstehen. Freilich könnte man hier noch glauben, die Ursache des hervorgerufenen Wachstums liege in der mit der Verletzung gegebenen einseitigen Berührung der Querwand mit reinem Wasser, allein eine solche Annahme wird dadurch widerlegt, dass an zwei aneinanderstossenden ungleich turgescirenden Zellen die Querwand sich nicht nur sofort nach der Seite des geringsten Druckes wölbt, sondern auch mit der Zeit ein gewisses Wachstum erfährt<sup>1)</sup>. Dass dieses geschieht, kann ich freilich nur, aber mit Gewissheit aus Beobachtungen schliessen, welche an unter normalen Verhältnissen gehaltenen Algenfäden gesammelt wurden, man würde aber das Gleiche auch an derselben Zelle verfolgen können, wenn man im Stande ist, den Turgor einer Zelle dauernd geringer als den der angrenzenden Zelle zu halten. Die Hervorwölbung der Querwand ist hier ausschliesslich Folge des hydrostatischen Druckes und da, wenn dieser auf beiden Seiten gleich stark ist, Wachstum der Querwand nicht zu Stande kommt, so ist eben das Wachstum durch die Dehnung bedingt<sup>2)</sup>. Es ist wohl kaum nöthig hervorzuheben, dass diese Dehnung immer nur eine Componente des ganzen Wachstumsvorganges darstellt, und dass z. B. beim Dickenwachstum der Zellhaut, diese, in anderen Fällen bedingende Componente, gar nicht, oder wenigstens nicht in dem Sinne wie bei passiver Dehnung der Membran im Spiele ist.

Mit der Thatsache, dass durch hydrostatischen Druck hervorgebrachte Dehnung Ursache des Wachstums sein kann, ist selbstverständlich nicht festgestellt, dass auch das durch vermehrte Expansion bei periodischen Nutationsbewegungen zu Stande kommende Wachstum Folge von Zunahme des Zellenturgors ist, da ja durch Imbibition der Membran gleichfalls eine Dehnung dieser bewirkt werden könnte.

1) Es ist dieses nach Aufhebung des Turgors leicht zu constatiren. Dabei ist aber zu beachten, dass in Folge geringer Abnahme des Querdurchmessers der Zellen alle Querwände sich ein wenig einseitig hervorwölben oder Falten schlagen. Die erste Hervorwölbung der Querwand bei Verletzung einer Zelle fällt zum allergeringsten Theil auf elastische Dehnung, sondern ist wesentlich dadurch bedingt, dass die durch Zusammenstossen von Seiten- und Querwand gebildete Kante, in Folge des allseitig gleich starken hydrostatischen Druckes, nach Innen gezogen, der Querdurchmesser an dieser Kante also verringert wird. — Siehe hierüber Nägeli und Schwendener, Mikroskop. p. 408.

2) Hierher gehört auch das Hervorwachsen der Zellen bei Callusbildung und bei Bildung der Tüllen.

Ob hierdurch oder durch den von dem Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druck die Aenderung von Wachsthum, resp. Expansionskraft hervorgerufen wird, lässt sich nach den mir zu Gebote stehenden Versuchen nicht entscheiden, doch scheint mir letzteres weit wahrscheinlicher. Ständen Objekte zur Verfügung an denen sich, wie bei der Reizbewegung der Staubfäden von Cynareen, die bei einer Variationsbewegung zu Stande kommende Volumenänderungen der Zellen und gleichzeitig die Elasticitätsverhältnisse der Membran controliren liessen, so dürfte die obige Alternative zu beantworten sein. Die Cynareenstaubfäden führen, wenn überhaupt, so geringe periodische Bewegungen aus, dass sie für besagten Zweck unbrauchbar sind, an Gelenken ist aber die Controlirung der Volumenänderung einer Wulsthälfte an und für sich schwierig und zudem zu einer maassgebenden Entscheidung unserer Fragen schon deshalb nicht zu verwenden, weil sich hier die Elasticität der Zellmembranen mit einiger Sicherheit nicht wohl feststellen lässt. Zunahme oder Abnahme des Rauminhaltes gestattet allein keine Schlussfolgerungen, da solche Schwankungen auch eintreten müssen, wenn der durch die Membran auf den Zellinhalt ausgeübte Druck sich vermindert. Hiernach allein schon ist klar, dass bezüglich der Betheiligung der Zellhaut oder des gegen diese von Innen heraus wirkenden Druckes, die Kenntniss von Eintritt, resp. Austritt von Flüssigkeit in eine Gelenkhälfte<sup>1)</sup> kein Urtheil gestattet und habe ich deshalb auch nicht versucht die Volumenänderung der Gelenkhälften bei periodischen Bewegungen zu bestimmen.

Die Möglichkeit, dass durch Beleuchtungswechsel Zustandsänderungen in den Membranen hervorgerufen werden, lässt sich unter Beachtung des Heliotropismus einzelliger Organe<sup>2)</sup> jedenfalls nicht leugnen und ebenso ist eine Beeinflussung der Membran durch Temperaturschwankungen möglich, weil sich ja auch die Elasticität und die Widerstandsfähigkeit tochter Körper mit der Temperatur ändert. Die eben genannten äusseren Eingriffe könnten offenbar in zweierlei Weise auf die Zellhaut influiren, nämlich diese entweder einfach dehnbarer resp. widerstandsfähiger machen oder die Expansionskraft selbst ändern, denn auch im ersteren Falle würde die gemessene Ausdehnungskraft

1) Ueberführung von Flüssigkeit aus der concav werdenden in die convex werdende Hälfte eines Gelenkes wird z. B. von Unger angenommen. Grundlinien d. Anat. u. Physiologie 1866, p. 162.

2) Vgl. diese Abhandlung p. 63. Die Ueberverlängerung etiolirender Internodien kann nur bedingungsweise hierher gezogen werden, sofern nämlich hauptsächlich kein Mangel an zum Wachsthum der Membran nöthigen Nährstoff liegt.

der Gewebecomplexe steigen, doch macht die mit den Receptionsbewegungen Hand in Hand gehende ansehnliche Schwankung der Biegefestigkeit in Gelenken die erstere Alternative wenigstens unwahrscheinlich. Wenn aber der bei periodischen Bewegungen massgebende Faktor der vom Zellinhalt gegen die Membran ausgeübte Druck ist<sup>1</sup>, so kann die Variation dieses durch Aenderung des Filtrationswiderstandes des Primordialschlauches. resp. der Zellhaut, oder durch Variation der wasseranziehenden Kraft des Zellinhaltes bedingt sein<sup>2</sup>. Bezüglich letzterer ist zu beachten, dass das Protoplasma, weil es allseitig die Zellhaut auskleidet und durch den umschlossenen Zellsaft eine Widerlage findet, durch Imbibition einen gegen die Wandung wirkenden Druck zu Stande bringen kann, sofern die Imbibitionsflüssigkeit nicht der Zellflüssigkeit entnommen wird und einige andere Bedingungen erfüllt sind. Wie gross die durch endosmotische Wirkung von Inhaltsstoffen mögliche Druckkraft unter den in der Pflanzenzelle gegebenen Verhältnissen ausfallen kann, hierüber lässt sich noch nichts Bestimmtes sagen, da die mit thierischen Membranen oder mit Pergamentpapier gewonnenen Erfahrungen durchaus keinen Maassstab abgeben können, doch hoffe ich in dieser Beziehung durch weitere Untersuchungen Klarheit zu gewinnen<sup>3</sup>). Wenn auch in den angedeuteten Verhältnissen, oder in Combinationen dieser, die Ursache der bei periodischen Bewegungen entwickelten Expansionskräfte wohl sicher zu suchen sein dürfte, so lässt sich doch augenblicklich keine bestimmte Entscheidung treffen und ob dieses, bei der ungemeinen Schwierigkeit des Gegenstandes, in allseitig aufklärender Weise sobald gelingen wird, muss man dahin gestellt sein lassen.

Ehe die bei periodischen Bewegungen in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge einigermaßen aufgeklärt sind, kann natürlich nicht entschieden werden, welche specifischen, durch Licht oder Wärme direct hervorgerufenen Vorgänge die Expansionsänderung in vielleicht nur sehr mittelbarer Weise bedingen. Man kann sich wohl Compli-

1) Wenn Batalin (Flora 1873, p. 152) glaubt Turgescenzänderungen spielten bei den periodischen Bewegungen keine Rolle, weil Einpressen von Wasser in die Gewebe keine entsprechende Bewegung hervorruft, so zeigt sich hierin ein vollständiges Verkennen der zu beachtenden Vorgänge. Denn in jedem Falle wird hier erst durch specifische Veränderungen in der Zelle deren Fähigkeit in höherem Grade zu turgesciren bedingt.

2) Beeinflussung der Protoplasmabewegungen durch Beleuchtungswechsel sind bei Zellen und bei Myxomyceten bekanntlich nachgewiesen. Vgl. Sachs Lehrbuch 4. Aufl., p. 720.

3) Nachträgliche Bemerkung. Mittlerweile ist es mir gelungen die hohen hydrostatischen Druckkräfte in Zellen erklären und nachmachen zu können.

cationen denken, welche es mit sich bringen, dass Erhellung nicht umgekehrt wie Verdunklung<sup>1</sup>, ebenso Zunahme der Temperatur nicht umgekehrt wie Abnahme wirken, jedoch ist eine Discussion solcher und ähnlicher Eventualitäten bei der derzeitigen Sachlage ohne Werth. Dass übrigens Assimilation, oder Bildung endosmotisch wirksamer Stoffe durch vom Licht abhängige Stoffmetamorphosen, nicht die Ursache sind, weshalb Blattorgane nach kurzer Beleuchtung wieder auf Verdunklung reagiren, wird unter Beachtung mitgetheilter Verhältnisse einiges Nachdenken leicht ergeben können.

Die im Inneren der Zellen sich abwickelnden Vorgänge sind nicht nur bei den paratonischen und täglichen periodischen, sondern auch bei den autonomen Bewegungen und Nachwirkungsbewegungen noch nicht aufzuklären. Die Nachwirkungsbewegungen resultiren offenbar aus zwei Componenten, dem constanten Streben nach Gleichgewichtslage und aus dem erhaltenen Anstoss, und dieses beachtet, verlieren die Nachwirkungsbewegungen wenigstens das Wunderbare was sie dem ersten Blick wohl darbieten mögen.

Nach dem am Eingang dieses Kapitels und dem bei fröherer Gelegenheit Gesagten<sup>2</sup>), habe ich kaum nöthig noch besonders hervorzuheben, dass die Expansionskräfte bei Reizbewegungen und täglichen periodischen Bewegungen eventuell auf gleiche Weise zu Stande kommen könnten, dann aber die inneren Vorgänge, welche die Expansionsänderung bedingen, verschieden sein müssen. Jedenfalls sind beide Bewegungen, weil mindestens in letzterer Instanz verschieden begründet, sorgfältig auseinanderzuhalten, wie sie ja auch unabhängig von einander ausgeführt werden. Die Fortdauer der periodischen Bewegungen nach Erlöschen der Reizbarkeit zeigt *Mimosa pudica* bei Aufenthalt im Dunklen, indem die Reizbarkeit fröher erlischt, ferner, wie aus Bert's<sup>3</sup>) Versuchen hervorgeht, bei mässiger Einwirkung von Aetherdämpfen und in schlagender Weise bei fortgesetzten Stössen

1) Vergl. diese Abhandlung p. 96.

2) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 152.

3) Mémoir. de l'Academ. de Bordeaux 1866, p. 30 d. Separatabdruckes. — Aehnliches Resultat erhielt auch Hockel (Compt. rend. 1874, Bd. 78 p. 556 u. 985) mit Staubfäden von *Berberis* und *Ruta*; letztere führten nämlich ihre Nutation aus, während bei gleicher Einwirkung von Aetherdämpfen oder ähnlich wirkenden Stoffen die Staubfäden von *Berberis* nicht reizbar waren. Beiläufig sei hier bemerkt, dass der eben genannte Autor eine active Contraction des Protoplasmas als Ursache der Reizbewegung ansieht und zwar weil er an in Glycerin gelegten Schnitten das Protoplasma contrahirt sah! Ansichten, welche auf so überaus grobe Fehler basirt sind, bedürfen einer Widerlegung natürlich nicht und ist es unter solchen Umständen auch gleichgiltig, wenn die Arbeiten Anderer falsch verstanden

gegen die reizbare Gelenkhälfte. Als ich nämlich in Intervallen von 5 bis 15 Secunden leichte Stösse gegen die untere Hälfte des Blattstiel und Stengel verbindenden Gelenkes wirken liess<sup>1</sup>, war die Reizbarkeit dieses dauernd aufgehoben, der Blattstiel aber führte die täglichen periodischen Bewegungen in gewöhnlicher Weise aus.

Den periodischen Bewegungen der Blattorgane liegen wohl fraglos dieselben inneren Vorgänge zu Grunde, wie der Periodicität der Gewebespannung und des Wachstums und voraussichtlich ist mit Kenntniss dieser auch die Periodicität des Saftausflusses erklärt: umgekehrt wird aber auch ein Zurückführen dieser letzteren auf die in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge, die Ursachen der periodischen Spannungs- und Wachstumserscheinungen erhellen können. Ein vergleichendes Studium aller dieser periodischen Erscheinungen dürfte überhaupt geeignet sein über die Vorgänge in den Zellen einiges Licht zu verbreiten.

## VII. Einfluss von Temperaturschwankungen.

Die meisten der sich periodisch bewegenden Blattorgane reagiren überhaupt schwach oder doch nur unter bestimmten Bedingungen ansehnlicher auf Temperaturschwankungen, während manche Blüten, wie die von *Crocus* und *Tulipa*, zu allen Tageszeiten auf Temperaturabfall eine erhebliche Schliessungsbewegung<sup>1</sup>, auf Temperatursteigerung eine ansehnliche Oeffnungsbewegung ausführen<sup>2</sup>). Wie ich nachwies, kommen diese Bewegungen, in analoger Weise wie die durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen, durch beschleunigtes Wachstum je einer antagonistischen Hälfte zu Stande, während gleichzeitig das Wachstum der anderen Hälfte retardirt wird. Thatsächlich wird also stets das Wachstum der Zellen eines Gewebecomplexes gehemmt, während das Wachstum des antagonistischen Complexes gleichzeitig gefördert wird<sup>3</sup>), aber dieses Verhalten ist nur Resultirende

werden. (Siehe I c. und ebenda, Bd. 79, p. 922.) — Wenn ich früher (Physiol. Unters. p. 135) unentschieden lassen musste, ob sich der Primordialschlauch bei einer Reizung von der Zellwand abhebe, wenn diese an ihrer elastischen Contraction gehindert wird, so haben mir später angestellte Versuche die Gewissheit ergeben, dass eine derartige Contraction des Protoplasmas nicht stattfindet.

1) In der in meinen Physiolog. Untersuchungen p. 57 angegebenen Weise.

2) Untersuchungen über Oeffnen und Schliessen der Blüten in meinen Physiolog. Untersuchungen p. 181 ff.

3) Pfeffer, l. c., p. 212. Meiner früher ausgesprochenen Ansicht, dass die Temperaturschwankungen das Wachstum der Zellen in den antagonistischen Ge-

aus ungleichsinnigen Componenten und die Temperaturschwankungen für sich wirken, so wie ich es für Helligkeitsschwankungen nachwies, gleichsinnig auf das Zellenwachstum der antagonistischen Gewebe. Die ungleich schneller eintretende Beschleunigung des Wachstums in einer Hälfte, die hierdurch und durch den Widerstand passiver Gewebe bei der Incurvation der Bewegungszone zu Stande kommende Compression sind, wie auch bei den durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Receptionsbewegungen<sup>1)</sup>, Ursache des namhaft gemachten Verhaltens: die Compression und das angestrebte Wachstum sind eben die entgegengesetzt wirkenden Componenten.

Die Vorgänge, durch welche die Bewegung unserer Blüten bedingt werden, sind nun im Wesentlichen folgende. Bei einer Erhöhung der Temperatur (unterhalb des Optimums) nimmt die innere Hälfte der Bewegungszone schneller als die äussere Hälfte die Wachstums-schnelligkeit an, welche der constanten höheren Temperatur entspricht und deshalb erfolgt Oeffnungsbewegung. Dahingegen bewirkt Temperaturabfall eine plötzliche, vorübergehende Wachstumsbeschleunigung, welche auf der Aussenseite der Bewegungszone schneller und ausgiebiger ist und demgemäss Schliessungsbewegung hervorruft. Im letzteren Falle erfährt die in der Mitte zwischen Aussen- und Innenseite der Bewegungszone liegende Fläche, die Mittelzone, ein beschleunigtes Wachstum, im ersten Falle ist aber die Wachstumsgeschwindigkeit der Mittelzone während des Oeffnens nicht anscheinlicher, als fernerhin bei constant gehaltener höherer Temperatur.

Um das Wachstum der Mittelzone zu finden, wurden, wie schon bei früheren Versuchen<sup>2)</sup>, auf beiden Seiten der Bewegungszone und zwar auf möglichst gleichen Querschnitten, Marken angebracht, die Zuwachswerthe procentisch auf eine Stunde berechnet und durch 2 dividirt. So ergab sich z. B. in einem Falle im Laufe von 3 Stunden für die Aussenseite eine Verlängerung von 173 auf 176,5 Striche des Mikrometers, für die Innenseite von 184 auf 188 Strich und diese Zuwachse von 3,5, resp. 4 Strich entsprechen pro Stunde einem procentischen Wachstum der Mittelzone von  $\frac{2,02 + 2,17}{2 \cdot 3} = 0,7$  Procent. Durch dieses

Verfahren wird freilich nur das Wachstum der wirklichen Mittellamelle

webecomplexen in entgegengesetzter Weise beeinflussen dürften, lag die Anschauung zu Grunde, es möchte dieser Effect vermöge spezifischer Organisation als Resultirende der in den Zellen selbst sich abwickelnden Vorgänge zu Stande kommen.

1) Siehe diese Abhandlung p. 21.

2) Diese Abhandlung p. 21.

gefunden, nicht das der der neutralen Ebene in Gelenken entsprechenden Fläche, deren Wachstum eigentlich zu einer genauen Vergleichung bekant sein müsste. Die Lage dieser fraglichen Ebene lässt sich nicht genau bestimmen und wenn in der Bewegungszone des Perigons von Crocus die Gefässbündel etwas nach der Aussenseite gertickt sind<sup>1)</sup>, so braucht deshalb jene Ebene nicht in derselben Weise verschoben zu sein. Wenn dieses aber der Fall, dann wird, in Bezug auf die der neutralen Gelenkebene entsprechende Fläche, das Wachstum der Mittelschicht der Bewegungszone bei einer Oeffnungsbewegung natürlich beschleunigt werden.

Die in den folgenden Tabellen mitgetheilten Versuche sind sämtlich mit abgeschnittenen Blüten ausgeführt, deren Perigonröhre in mit Wasser gefüllte kurze Reagensröhrchen gestellt und an denen alle Perigonzipfel bis auf einen entfernt waren. An diesem Perigonzipfel wurde in den meisten Fällen festgestellt: die Wachstumsgeschwindigkeit bei constanter Temperatur, das durch eine Temperaturschwankung hervorgerufene Wachstum und, nachdem dieses vollendet, die Wachstumsgeschwindigkeit für die neue, sei es nun niedere oder höhere constante Temperatur. Um die Blüten während der Nacht in höherer Temperatur zu erhalten, wurden sie in einen Heizapparat gestellt, und dann, wenn nöthig, des Morgens in einem Zimmer gemessen, das zuvor auf die Temperatur des Heizapparates erwärmt war. In anderen Fällen brachte ich die Temperaturschwankungen durch Uebertragen aus einem warmen in ein kaltes Zimmer, oder umgekehrt hervor und maass in demselben Raume, in welchem die Blüten bis dahin gestanden hatten. Alle Versuche sind im Dunklen angestellt und nur während der möglichst abgekürzten Messungszeit kamen die Blüten ans Licht.

Sämmtliche nachfolgende Versuche sind mit weissblühendem Crocus Ende Januar und Anfang Februar 1874 ausgeführt. In Tabelle XI a bis XIV a sind die in Theilstrichen ( $\frac{1}{100000}$  Millim.) gemessenen Werthe verzeichnet, während die sich hieraus berechnenden procentischen, stündlichen Zuwachswerthe in den zugehörigen Tabellen XI b bis XIV b aufgeführt sind. Jede Horizontalreihe dieser Tabellen entspricht einem in Tabelle a gleiche Nummer tragenden Versuch.

1) Meine Physiol. Untersuchungen p. 166 Anmerkung.

Tabelle XI a.

Die Crocusblüthen wurden vom 7/2. 12 Vorm. bis 8/2. 11<sup>3</sup>/<sub>4</sub> resp. 12 Uhr 5' Mittags in einer zwischen 17 u. 18° C. schwankenden Temp. gehalten, dann in niedrigere Temperatur gebracht (7—7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>° C.)

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
7/2. 4 U. Nchm.	157,5	165	7/2. 4 U. 10' Nchm.	149	156
8/2. 8 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> " Vorm.	173	184	8 " 50' Vorm.	163	176,5
11 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> " "	176,5	188	11 " 50' "	167	180
In Temperatur von 7° C. — 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> ° C.					
12 U. 5' Nchm.	181,5	188,5	12 U. 10' Nchm.	173	181
12 " 35' "	182,5	188	12 " 40' "	176	181
3 " 35' "	187	188	4 " "	179	182

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
7/2. 4 U. 15' Nchm.	162	156	7/2. 4 U. 20' Nchm.	160	162
8/2. 9 " Vorm.	186	181,5	8/2. 9 " 5' Vorm.	177	179
12 " "	192	188	12 " 5' Nchm.	180	183
In Temperatur von 7° C. — 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> ° C.					
12 U. 15' Nchm.	195	188	12 U. 25' Nchm.	187	183
12 " 45' "	197	188,5	12 " 50' "	188	183
4 " 5' "	200,5	190	4 " 10' "	190,5	184

Tabelle XI b.

Wachsthum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet. Die Nummern entsprechen den oben mitgetheilten Versuchen. Für Nr. 5 und 6 sind die Belege weggelassen.

Nr.	Temp. 17—18° C.		Temp. 7—7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> ° C.		
	4 resp. 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Nchm. bis 8 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> resp. 9 Vorm.	8 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> resp. 9 Vorm. bis 11 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> resp. 12 Vorm.	11 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> resp. 12 Vorm. bis 12 resp. 12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Vorm.	11 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> resp. 12 Vorm. bis 12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> resp. 12 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Nchm.	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> resp. 12 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Nchm. bis 3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> resp. 4 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> Nchm.
Nr. 1	0,64 0/0	0,70 0/0	4,65 0/0	1,87 0/0	0,41 0/0
" 2	0,67 0/0	0,74 0/0	6,21 0/0	3,27 0/0	0,34 0/0
" 3	0,93 0/0	1,13 0/0	3,12 0/0	1,79 0/0	0,23 0/0
" 4	0,63 0/0	0,65 0/0	5,83 0/0	2,96 0/0	0,24 0/0
" 5	0,70 0/0	0,84 0/0	5,20 0/0	1,91 0/0	0,19 0/0
" 6	0,94 0/0	1,16 0/0	6,42 0/0	2,87 0/0	0,31 0/0

Tabelle XII a.

Die Crocusblüthen wurden seit 7 Morgens (5/2. 74) in einer zwischen 22,5 und 22,9° C. schwankenden Temperatur gehalten, dann Nachmittags zwischen 4 Uhr 20' und 4 Uhr 40' in Temp. von 14,5—15° C. gebracht.

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
2 U. 20' Nchm.	175	168	2 U. 30' Nchm.	176,5	181,5
4 " 20' "	178	189	4 " 30' "	179	185
In Temperatur von 14,5—15° C.					
4 " 50' "	183	189,5	5 " " "	185	185

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
2 U. 35' Nchm.	194	188	2 U. 40' Nchm.	178	182
4 " 35' "	198	191	4 " 40' "	180,5	186
In Temperatur von 14,5—15° C.					
5 " 5' "	203	191	5 " 10' "	187,5	186

Tabelle XII b.

Wachstum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Temp. 22,5—22,8° C.	Temp. 14,5—15° C.
	2 U. 20' resp. 2 U. 40' N. bis 4 U. 20' resp. 4 U. 40' N.	4 U. 20' resp. 4 U. 40' N. bis 4 U. 50' resp. 5 U. 10' N.
Nr. 1	0,56 %	3,07 %
" 2	0,97 %	3,35 %
" 3	0,91 %	2,52 %
" 4	0,89 %	3,88 %

Tabelle XIIIa.

Die Crocusblüthen befanden sich seit 2/2. 74 Abends in einer Temperatur von 8 bis 9° C. und wurden theilweise Vormittags (Vers. 1 u. 2), theilweise Nachmittags (Vers. 3 u. 4) in eine Temperatur von 21 bis 22° C. gebracht.

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
8 U. 35' Vorm.	182	177	9 U. Vorm.	178	161,5
11 " 35' "	183	178	12 " "	179	162,5
In Temperatur von 19° C.					
12 U. 20' Nchm.	183	182,5	12 U. 30' Nchm.	178,5	166
2 " 40' "	183	191,5	2 " 50' "	180	171
4 " 40' "	186,5	194	4 " 50' "	183	173

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. 15' Vorm.	205,5	189	9 U. 20' Vorm.	184,5	176,5
2 " 45' Nchm.	209	192,5	3 " 20' Nchm.	185	180,5
In Temperatur von 21—22° C.					
3 U. 5' Nchm.	207,5	196	4 U. 5' Nchm.	186	185
3 " 45' "	207,5	198,5	5 " 5' "	186	187,5
4 " 30' "	207	201	6 " 5' "	187,5	188,5

Tabelle XIIIb.

Wachstum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet. Die Nummern entsprechen den oben mitgetheilten Versuchen. Nr. 5 und 6 geben das Resultat von Versuchen, für welche die Belege hier nicht mitgetheilt sind, welche indess, was die Zeit der Messungen betrifft, mit Nr. 3 u. 4 gleichzeitig angestellt wurden.

	Temp. 8—9° C.		Temp. 20—21° C.			
	Nr. 1 u. 2. 8 U. 35' V. bis 12 V. Nr. 3 u. 4. 9 U. 15' V. bis 3 U. 20' N.	Nr. 1 u. 2. 11 U. 35' V. bis 12½ N. Nr. 3 u. 4. 2 U. 45' N. bis 4 U. 5' N.	Nr. 1 u. 2. 12 U. 20' N. bis 2 U. 50' N. Nr. 3 u. 4. 3 U. 5' N. bis 5 U. 5' N.	Nr. 1 u. 2. 2 U. 40' N. bis 4 U. 50' N. Nr. 3 u. 4. 3 U. 45' N. bis 6 U. 5' N.		
Nr. 1	0,19 0/0	2,33 0/0	1,62 0/0	0,93 0/0		
" 2	0,31 0/0	1,87 0/0	0,95 0/0	0,70 0/0		
" 3	0,32 0/0	1,65 0/0	2,04 0/0	1,04 0/0		
" 4	0,35 0/0	0,95 0/0	1,32 0/0	1,34 0/0		
" 5	0,15 0/0	1,21 0/0	0,81 0/0	1,05 0/0		
" 6	0,14 0/0	1,04 0/0	0,82 0/0	1,13 0/0		

Tabelle XIV a.

In Versuch 1 bis 4 wurden die Crocusblüthen seit Abend (5/2. 74) bis Nachm. 2 $\frac{1}{2}$  resp. 2 U. 40' (6/2. 74) in Temp. von 13,5 bis 14,5° C. gehalten und dann in 23 bis 24° C. gebracht.

1.			2.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. Vorm.	172,5	169	9 U. 5' Vorm.	175	182,5
2 $\frac{1}{2}$ " Nchm.	182,5	175,5	2 " 35' Nchm.	181,5	190
In Temperatur von 23—24° C.					
3 " Nchm.	182,5	178	3 U. 5' Nchm.	180,5	192,5
4 " "	183,5	181	4 " 5' "	182	195,5

3.			4.		
	Aussen.	Innen.		Aussen.	Innen.
9 U. 8' Vorm.	177,5	170	9 U. 10' Vorm.	172	164
2 " 38' Nchm.	185	178	2 " 40' Nchm.	182	172,5
In Temperatur von 23—24° C.					
3 U. 8' Nchm.	184	179,5	3 U. 10' Nchm.	181	174
4 " 8' "	184	182	4 " 10' "	181	177

Tabelle XIV b.

Wachstum der Mittelzone auf 1 Stunde und in Procenten berechnet.

	Temp. 13,5—14,5° C.	Temp. 23—24° C.	
	9 U. resp. 9 U. 10' V. bis 2 $\frac{1}{2}$ resp. 2 U. 40' N.	2 $\frac{1}{2}$ U. resp. 2 U. 40' N. bis 3 U. resp. 3 U. 10' N.	3 U. resp. 3 U. 10' N. bis 4 U. resp. 4 U. 10' N.
Nr. 1	0,88 %	1,43 %	1,12 %
" 2	0,71 %	1,87 %	1,19 %
" 3	0,71 %	0,60 %	0,69 %
" 4	1,00 %	0,32 %	0,86 %

Aus Tab. XI b und XII b ist klar zu ersehen, wie sowohl durch eine Erniedrigung der Temperatur von 18° auf 7° C., als auch von 22 $\frac{1}{2}$  auf 15° C. eine vorübergehende Beschleunigung des Wachstums in der Mittelzone hervorgerufen wird. Denn Tab. XI b zeigt bei einem Vergleich der beiden ersten mit der letzten Columnne, dass in der Bewegungszone der Crocusblüthen, wie bei anderen Pflanzen, das Längen-

wachsthum bei niederer Temperatur geringer als bei höherer Temperatur ist, was übrigens in der ersten und letzten Columne der Tab. XIII b in noch auffallenderer Weise hervortritt. Da nämlich die erste der Messungen, welche der letzten Columne in Tab. XI b zu Grunde liegen, schon 45 bis 50 Minuten nach der Temperaturerniedrigung angestellt wurde, so dürfte zu Anfang dieses Messungsintervalles, weil die Beschleunigung noch im Gange war, das Wachstum noch nicht auf das der niederen Temperatur entsprechende Maass angekommen gewesen sein. Dass dieses sicher nicht nach 15 bis 20 Minuten der Fall war, ergibt die vorletzte Columne (Tab. XI b), indem die erste der für diese geltenden Messungen in der eben angegebenen Zeit nach der Temperaturerniedrigung angestellt wurde.

Nach einer Temperatursteigerung von 8 auf 20 C. ist, wie Tab. XIII b zeigt, das Wachstum sogleich in den ersten 20 bis 45 Minuten erheblich gesteigert, aber bei fernerhin constant bleibender Temperatur ist es wesentlich gleich (Nr. 3 bis 6) oder differirt doch nicht in höherem Maasse, als es Versuchsfehler mit sich bringen können (Nr. 1 u. 2), welche in den in kurzen Intervallen vorgenommenen Messungen besonders hervortreten müssen. Würde z. B. bei einer Markendistanz von 170 Strich nur 1 Strich zuviel als Längenzunahme gefunden, so ergibt dieses für die Mittelzone einen Zuwachs von 0,3 Procent und der Versuchsfehler steigt auf 1,2 Procent, wenn die Messungszeit  $\frac{1}{4}$  Stunde war. Ein solcher Fehler kann aber bei unseren Versuchen zu Stande kommen, weil man auch bei grösster Vorsicht nicht im Stande ist, kleine Temperaturschwankungen, welche ja durch Temperaturerniedrigung Wachsthumbeschleunigung hervorrufen können, vollkommen auszuschliessen und ferner der Ablesungsfehler  $\frac{1}{2}$  Theilstrich betragen kann. Ausserdem könnte, wie vorhin bemerkt, das Wachstum der Mittelzone etwas ansehnlicher, als das der eigentlich zur genauen Vergleichung zu nehmenden, der neutralen Gelenkebene entsprechenden Fläche sein.

Die Innenseite der Bewegungszone erfährt natürlich bei der Oeffnungsbewegung der Perigonblätter eine ansehnliche Beschleunigung, während die Länge der Aussenseite unverändert bleibt, oder geringe Zunahme, resp. Verkürzung zeigt. Dieses Verhalten der Aussenseite hängt, wie schon früher auseinandergesetzt wurde <sup>1)</sup>, mit der Intensität des Wachsthum, der relativen Wachsthumbeschleunigung in den antagonistischen Gewebecomplexen und dem Widerstand passiver Gewebe zusammen, Factoren, welche natürlich auch individuell ungleich sein

1) Diese Abhandlung. p. 17.

können. Die in einer anderen Arbeit<sup>1)</sup> mitgetheilten Messungen sind sämmtlich mit Blüten angestellt, deren Bewegungszone im intensivsten Wachtsthum begriffen war und wesentlich aus diesem Grunde wurde bei diesen Messungen, sowie auch in den unter Nr. 1 u. 2 in Tab. XIII *a* mitgetheilten Versuchen keine, oder wenigstens keine vollkommen sichere Verkürzung der Aussenseite erkannt. Eine solche ergab sich aber mit Sicherheit für ein wenig ältere und ausserdem sehr kräftige Crocusblüthen, an denen die Verkürzung bis zu 2 Theilstrichen gefunden wurde (Tab. XIII *a* Nr. 3 u. 4).

Bei einer Steigerung der Temperatur von 13,5 auf 23 C. dürfte bei Crocus, analog wie bei anderen Pflanzen, die den constanten Temperaturgraden entsprechende Wachsthumdifferenz nicht so gross sein, als etwa für 7 und 17 C. Eine, durch eine solche Temperatursteigerung hervorgerufene Oeffnungsbewegung der Crocusblüthen scheint, soweit ich beurtheilen kann, ansehnlicher, als bei der ungefähr gleichen Wärmeerhöhung von 13,5 auf 23 C. und dem entsprechend ist die durch diese Temperaturdifferenz bewirkte Wachsthumbeschleunigung nach Tab. XIV *b* anscheinend nicht so gross, als wenn die Blüten zuvor in niederer Temperatur verweilt hatten. Diese Versuche, welche wie die in Tab. XIII *a* Nr. 3 und 4 angeführten, mit Crocusblüthen angestellt sind, deren Bewegungszone nicht mehr im intensivsten Wachtsthum begriffen war, zeigen, dass die Aussenseite, mit Ausnahme von Nr. 1, eine sicher messbare Verkürzung erfuhr, obgleich der Zuwachs der Innenseite verhältnissmässig gering war. Dagegen habe ich bei den durch Temperaturabfall bewirkten Schliessungsbewegungen, unter Verwendung gleichartiger Blüten, keine Verkürzung der Innenseite gemessen (Tab. XI *a* Nr. 3 u. 4; Tab. XII *a* Nr. 3 u. 4), was wohl mit der unter diesen Umständen zu Stande kommenden Wachsthumbeschleunigung der Mittelzone zusammenhängen dürfte.

Während durch Temperaturabfall das Wachtsthum sehr beschleunigt wird, ergaben die angeführten Versuche, dass bei Temperatursteigerung nicht umgekehrt eine vorübergehende Hemmung eintritt, denn wenn eine solche irgend erheblich wäre, würde sie jedenfalls in den Messungsergebnissen hervortreten. Diese lassen, mit Beachtung der Fehlerquellen, gleich nach Erhöhung der Temperatur kein ansehnlicheres Wachtsthum der Mittelzone erkennen, als diese fernerhin bei constant bleibender Temperatur zeigt, und hiernach muss die Bewegungszone entweder schnell das dem neuen Wärmemaass entsprechende

1) Meine Physiol. Untersuchungen p. 167.

Wachsthum annehmen oder es muss, wenn dieses langsamer geschieht, vorübergehend eine compensirende geringe Wachsthumbschleunigung im Spiele sein. An letztere wäre nur dann zu denken, wenn die antagonistischen Hälften sich ungleich verhielten und die innere auf Steigerung der Temperatur eine Wachsthumbschleunigung erführe. Solches ist schon nach Analogie der durch Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Nutationsbewegungen unwahrscheinlich und damit widerlegt, dass durch Temperaturabfall nachweislich auch das Wachsthum der inneren Hälfte der Bewegungszone gefördert wird, diese Beschleunigung aber aus bekannten Gründen erst weiterhin hervortreten kann. Wie auf eine durch Verdunklung hervorgerufene, folgt nämlich auch auf eine durch Temperaturabfall erzeugte Bewegung eine rückgängige Bewegung, als Folge des sich späterhin geltend machenden beschleunigten Wachsthums der inneren antagonistischen Hälfte.

Der erwähnte Gang einer durch Temperaturabfall hervorgebrachten Receptionsbewegung ist namentlich an den Blüten von *Tulipa Gesneriana* sehr schön zu beobachten. Um eine, über die Anpressung der Perigonblätter hinaus angestrebte Bewegung nicht zu hindern, entfernte ich alle Perigonzipfel bis auf einen, hielt dann die Blüten während der Nacht in einer Temperatur von 26 C. und brachte sie am anderen Tage, während sie fortwährend dunkel gehalten wurden, um 8 Uhr Morgens in einen Raum dessen Wärme sich weiterhin zwischen 15,7 und 16 C. hielt. Nachdem von den 4 Versuchsobjekten Schliessungsbewegungen von 32 bis 54 Grad ausgeführt worden waren, begann zwischen 10 und 11 Uhr Morgens die rückgängige Bewegung, welche durch beschleunigtes Wachsthum der Innenseite bis 1 oder 2 Uhr Nachmittags die Perigonzipfel so ziemlich in die anfängliche Stellung zurückgebracht hatte. Hier kann eine eventuelle Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen nicht im Spiel sein, da eine solche in den Nachmittagsstunden nur Schliessungsbewegung hätte anstreben können. Bei *Crocus*blüthen ergibt sich im wesentlichen gleiches Verhalten, nur kehren die Perigonzipfel nicht wieder vollkommen in ihre frühere Stellung zurück, weil sich mit Erniedrigung der Temperatur das Wachsthum zu Gunsten der Aussenseite gestaltet <sup>1)</sup>, so wie ja auch die Blätter

1) Der in seiner Bewegung nicht gehemmte Perigonzipfel geht deshalb bis zu 45 Grad über die Verticale hinaus. Meine Beobachtungen (*Physiol. Unters.* p. 189), dass die Blüthen sich bei Temperaturschwankungen unter 8 Grad nicht öffnen, beziehen sich, wie angegeben, nur auf unverletzte Blüthen, an denen solche angestrebte Bewegungen, welche kein Auseinanderweichen der bei niedriger Temperatur fest aneinander gepressten Perigonzipfel bedingen, natürlich nicht beobachtet werden können.

von Impatiens aus analogem Grunde bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Receptionsbewegung nicht in die frühere Lage zurückkehren, wenn sie im Dunklen gehalten werden. Dieser Umstand spielt natürlich bei der Schliessungsbewegung auch eine Rolle, doch kann ausserdem auch schon die paratonisch hervorgerufene Wachstumsbeschleunigung in der einen Hälfte ausgiebiger sein.

In jedem Falle beweisen die vorliegenden Thatsachen vollkommen, dass der Act des Temperaturabfalles in gleichsinniger Weise das Wachstum beider antagonistischer Hälften beschleunigt und hiernach, sowie nach den Messungsergebnissen und dem normalen Gang einer durch Erwärmung hervorgerufenen Receptionsbewegung, ist es auch vollkommen sicher, dass beide Hälften der Bewegungszone durch Temperatursteigerung in demselben Sinne, nur quantitativ verschieden afficirt werden. Unsere Versuche liefern demnach das sehr bemerkenswerthe Faktum, dass durch den Act des Temperaturabfalles vortibergehend eine sehr anschnliche Beschleunigung, nicht aber umgekehrt durch Temperaturerhöhung eine entsprechende Hemmung des Wachstums hervorgerufen wird. Früher <sup>1)</sup> habe ich schon darauf hingewiesen, dass analog der Act der Verdunklung vortibergehend excessives Wachstum, resp. Expansionsänderung, nicht aber der Act der Erhellung eine entsprechende excessive Hemmung zu Stande bringen dürfte und dieses kann mit Rücksicht auf die paratonische Wirkung der Temperaturschwankungen nur wahrscheinlicher werden. Diese letzteren sind für die Beobachtung insofern günstiger, als hier die Wirkung des Actes des Temperaturabfalles eine entgegengesetzte ist von der Wirkung, welche Temperaturerniedrigung, unter alleiniger Beachtung des Einflusses constanter Wärmegrade mit sich bringt, während bei Verdunklung beide, der Act der Lichtabnahme und die constante Dunkelheit, das Wachstum beschleunigen. Jedenfalls ist es Thatsache, dass Zunahme der Temperatur nicht entgegengesetzt auf das Wachstum influirt, wie Abnahme der Temperatur und dass dem nicht so sein könne, kann auch keineswegs als logische Consequenz behauptet werden, wenn man beachtet, dass das wahrnehmbare Wachstum jedenfalls nur Resultirende aus inneren Vorgängen ist, deren specielle Functionen allerdings mit der Temperatur steigen und fallen werden, die sich aber denkbarer Weise derartig combiniren oder andere von ihnen abhängige Processe so beeinflussen können, dass das als Resultat hervorgehende Wachstum unserer Beobachtung entspricht. Solches sich klar zu machen,

1) Diese Abhandlung p. 96.

ist durchaus nothwendig, wenn auch über die thatsächlich im Inneren der Zelle sich abwickelnden Vorgänge noch so vollkommenes Dunkel herrscht, dass das Aufstellen irgend einer Hypothese nicht gerechtfertigt werden kann.

Da, wie ich nachwies, die Nachwirkungsbewegungen allein durch die thatsächlich ausgeführten Bewegungen bedingt sind, so darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass auch die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen Nachwirkungen im Gefolge haben werden, doch stehen mir keine Untersuchungen in dieser Richtung zu Gebote. Die täglichen periodischen Bewegungen dürften bei *Crocus* jedenfalls in geringem Grade fortgesetzt werden <sup>1)</sup>, doch sind jene bei diesen Blüten auch weniger regelmässig, weil die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen die in Folge von Beleuchtungswechsel angestrebten leicht eliminiren können <sup>2)</sup>. Uebrigens bewirkt bei *Crocus* und anderen Blüten Verdunklung, wie Temperaturabfall, eine Schliessungsbewegung, umgekehrt Erhellung eine Oeffnungsbewegung und in analoger Weise sind bei allen darauf untersuchten Blüten die durch Temperatur- und Helligkeitsschwankungen hervorgerufenen Bewegungen gleichsinnig, sowohl bei den Blüten, welche wie die der Compositen in nur geringem Grade auf Wärmedifferenzen reagieren, als auch bei anderen, welche eine etwas grössere Empfindlichkeit als diese zeigen und die verbindende Brücke zu den von Temperaturschwankungen am ansehnlichsten beeinflussten Blüten bilden <sup>3)</sup>.

Die Beschleunigung der Oeffnungsbewegung, welche an Compositenblüthen des Morgens in Folge von Temperatursteigerung beobachtet wird <sup>4)</sup>, resultirt aus dem Einfluss dieser und der ohnehin gleichsinnig angestrebten Oeffnungsbewegung. Hier ist zu beachten, dass die Temperaturerhöhung in demselben Sinne paratonisch wirken kann wie bei *Crocus*, dass aber auch die beobachtete Beschleunigung einfach daher kommen könnte, dass die ohnehin angestrebten Bewegungen bei dem hergestellten höheren Wärmegrade sich schneller und ausgiebiger abwickeln als bei niedriger Temperatur, was ja innerhalb gewisser Temperaturgrenzen Faktum ist. Ebenso könnte die Beschleunigung der abendlichen Schliessungsbewegung durch Erniedrigung der Temperatur entweder Folge eines ähnlichen paratonischen Actes wie bei

1) Siehe meine *Physiol. Untersuchungen* p. 200.

2) Ebenda p. 206.

3) Ebenda p. 196.

4) Ebenda p. 195.

Crocus, oder darin begründet sein, dass die Blüten einfach bestrebt sind die dem niederen Wärmegrade entsprechende, dem Schliessungszustand ähnlichere Gleichgewichtslage anzunehmen, was ja auch bei Crocus neben der paratonischen Beschleunigung der Fall ist. Ich habe nicht versucht diese Fragen zu beantworten und lasse es auch unentschieden, in welcher Weise verschiedene Faktoren im Spiele sind, wenn Compositenblüthen, welche am Tage bei niederer Temperatur geschlossen gehalten wurden, sich des Abends durch Erhöhung der Wärme weit öffnen<sup>1)</sup>. Hier könnte die durch Nachwirkung oder andere Ursachen angestrebte Oeffnungsbewegung sistirt oder aufgehalten gewesen sein, oder die Blütenköpfchen blieben geschlossen, weil die der niederen Temperatur entsprechende Relation des Wachsthum in den antagonistischen Hälften die gegenseitige Anpressung der Blüten bedingte und die auf Temperaturerhöhung ausgeführte Oeffnungsbewegung kommt in gleicher Weise wie bei Crocusblüthen zu Stande. Auch hier wird es von vornherein am wahrscheinlichsten scheinen, dass beide Faktoren im Spiele sind.

Als massgebend für die durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen der Blüten sind also zu beachten 1) die vorübergehende excessive Beschleunigung durch den Act des Temperaturabfalles, 2) die ungleiche Zeit, in welcher die einer constanten Temperatur entsprechende Wachsthumsgeschwindigkeit in den antagonistischen Gewebecomplexen erreicht wird, 3) die bei verschiedener Temperatur ungleiche Relation des Wachsthum in den antagonistischen Hälften und 4) die schnellere und ausgiebigere Abwicklung von angestrebten Bewegungsvorgängen bei höherer Temperatur. Die tatsächlich ausgeführten Bewegungen können natürlich durch Zusammengreifen einiger der genannten Faktoren oder eventuell durch Combination mit Bewegungsvorgängen zu Stande kommen, welche von Temperaturschwankungen unabhängig sind.

Die namhaft gemachten Verhältnisse müssen auch bei einem Studium der durch Temperaturschwankungen an Laubblättern hervorgerufenen Bewegungen im Auge behalten werden, auch für die Variationsbewegungen, wenn man nur beachtet, dass bei diesen rückgängig zu machende Expansion, was bei den Nutationsbewegungen Wachsthum ist. An den Laubblättern rufen Temperaturschwankungen nur geringere paratonische Wirkungen hervor und bei denselben sind, wie auch bei den Compositenblüthen, die täglichen periodischen Bewegun-

1) Siehe meine Physiol. Untersuchungen p. 197.

gen von den Wärmedifferenzen unabhängig und werden durch die Temperaturschwankungen selbst nur in geringem Grade beeinflusst <sup>1)</sup>. Ein Ausmaass der Wärme, welches den bewegungsfähigen Zustand unterhält, ist natürlich immer vorausgesetzt und nach jenem wird natürlich auch die Bewegungsamplitude mit der Höhe des Temperaturgrades in einer specifischen Weise sich ändern. Diesen bekannten Thatsachen habe ich nichts Neues hinzuzufügen, eine nähere Untersuchung der durch Temperaturschwankungen an Laubblättern hervorgerufenen Bewegungen unterliess ich aber, weil diese an sich im Allgemeinen gering sind und die täglichen periodischen Bewegungen nicht bedingen, höchstens in sehr untergeordneter Weise etwas modifizieren.

Am empfindlichsten gegen Wärmedifferenzen erwiesen sich unter den von mir untersuchten Laubblättern die Blättchen von *Oxalis Acetosella*, welche sich, sowohl auf plötzliche, wie auf allmähliche Erhöhung der Temperatur (in gewissen Grenzen) senken und denen, wie auch dem Endblatt von *Hedysarum gyrans*, so weit ich beurtheilen kann, bei höherer Temperatur eine gesenkte Stellung als Gleichgewichtslage zukommt <sup>2)</sup>. Hiernach muss sich die Relation der Expansionskraft mit steigender Temperatur zu Gunsten der oberen Gelenkhälfte ändern, während übrigens gleichzeitig die untere Gelenkhälfte, nach den Versuchen mit *Oxalis*, etwas an Ausdehnungskraft gewinnt. Denn nach Entfernung der oberen Wulsthälfte erhoben sich die Blättchen bei Erhöhung der Temperatur ein wenig und hierbei scheint auch die Biegungsfestigkeit der Gelenke etwas zuzunehmen. Bei *Trifolium pratense* konnte ich übrigens bei Temperaturschwankungen zwischen 12 und 23 C. eine Aenderung der nach Brücke'scher Methode gemessenen Winkeldifferenz nicht sicher erkennen, wie denn auch Kraus <sup>3)</sup> an den von ihm untersuchten Stengeln innerhalb solcher Temperaturgrenzen keine messbare Variation der Gewebespannung fand.

Nach den oben mitgetheilten Versuchen gestaltet sich die Relation der Expansionskraft mit steigender Temperatur zu Gunsten derjenigen Gelenkhälfte, welche am schnellsten auf Verdunklung reagirt <sup>4)</sup>, wäh-

1) Die Wirkung des Actes des Temperaturabfalles ist an manchen Blattorganen jedenfalls bis zum Verschwinden gering. An Wurzeln haben nach Pedersen (Arbeit. d. Würzburger Instituts 1874, Heft IV, p. 578) die Temperaturschwankungen als solche keinen Einfluss auf die Wachsthumsgeschwindigkeit.

2) Das hier über *Oxalis* Gesagte bezieht sich wesentlich auf frühere, bereits in meinen Physiolog. Untersuchungen (p. 78) mitgetheilte Versuche.

3) Botan. Zeitung 1867, p. 124.

4) Hiermit stimmt auch nach Millardet's Angaben (l. c. p. 72) *Mimosa pudica* überein, indem sich der Hauptblattstiel auf Erwärmung hebt und auf Temperaturabnahme senkt.

rend die entsprechende antagonistische Hälfte bei den Blüten von Compositen und Crocus gerade umgekehrt mit abnehmender Temperatur verhältnissmässig schneller wächst und deshalb eine dem Schliessungszustand genäherte Lage der betreffenden Blüthentheile bewirkt. Es handelt sich hier natürlich nur um Relation des Wachsthum, resp. der Expansion, denn die Wachsthumsschnelligkeit selbst ist bei niederer Temperatur geringer. Wie sich nun diese Verhältnisse bei anderen Blattorganen gestalten und in welcher Weise auf Temperaturschwankungen paratonische Bewegungen ausgeführt werden, muss ich dahin gestellt sein lassen. Jedenfalls sind aber die paratonischen Temperaturwirkungen bei den untersuchten Pflanzen, bei Phaseolus, Trifolium, Acacia, Siegesbekia, Impatiens und Chenopodium, sehr gering.

Wenn Blätter von Impatiens noli tangere auf eine um 3 Uhr Nachts vorgenommene Erhöhung der Temperatur von 15 auf 23 C. schneller die Tagstellung erreichen, als wenn sie in constanter Temperatur von 15 C. und gleichfalls dunkel gehalten werden, so dürfte dieses wohl wesentlich darin begründet sein, dass die aus bekannten Gründen angestrebte Bewegung schneller bei höherer Temperatur vor sich geht. Bei einer in den späteren Nachmittagsstunden vorgenommenen Senkung der Temperatur von 24 auf 12 C. konnte ich hingegen bei Impatiens keinen Unterschied der abendlichen Blattbewegung, gegenüber den bei constanter Temperatur und unter sonst gleichen Verhältnissen gehaltenen Pflanzen bemerken und ein solches Resultat ergaben auch die Blätter von Chenopodium hierbei und bei Erhöhung der Temperatur am Morgen. Während hier die Wirkung von Wärmedifferenz jedenfalls nur sehr gering sein kann, vermag eine Temperatursteigerung eine Senkung der Blättchen von Oxalis Acetosella, entgegen der im Dunklen in den frühen Morgenstunden angestrebten Tagstellung hervorzurufen, während Hebung der Blättchen erfolgt, wenn gleichzeitig eine durch Helligkeitszunahme bedingte paratonische Wirkung ins Spiel kommt. Dieser paratonischen Wirkungen und der ohnehin schon im Dunklen angestrebten Bewegung zusammengenommen, ist also der Einfluss der Temperatursteigerung nicht gewachsen.

Nach Royer's<sup>1)</sup> Annahme sollen die periodischen Bewegungen der Blüten durch Temperatureinfluss bedingt und aus diesem Grunde von den Bewegungen der Laubblätter verschieden sein, welche nach

---

1) *Annal. d. scienc. naturelles* 1868 V. ser., Bd. IX, p. 367 u. 377. — Hoffmann (*Annal. d. sc. natur.* 1849, III ser., Bd. IV, p. 322) kommt zu dem unrichtigen Schlusse, dass die periodischen Bewegungen von Blüten und Laubblättern durch Temperaturverhältnisse bedingt seien.

unserem Autor wesentlich durch das Licht, neben gewissem Wärmeeinfluss zu Stande kommen, eine Ansicht, welche, sofern es sich um nur in geringem Grade auf Temperaturschwankungen reagirende Blüten handelt, durchaus unrichtig ist, da bei diesen, wie bei den Laubblättern, allein der Beleuchtungswechsel die täglichen periodischen Bewegungen zu Stande bringt. Nicht so ist es bei den gegen Temperaturschwankungen empfindlichen Blüten, wie denen von *Crocus* und *Tulipa*, deren tägliche periodische Bewegungen nicht allein durch Beleuchtungswechsel, sondern auch durch den gewöhnlich gleichsinnig wirkenden täglichen Gang der Temperatur bedingt, aber auch minder regelmässig sind, weil in dem täglichen Temperaturwechsel grössere Abweichungen vorkommen können. Die Compositenblüten zum Vergleiche gewählt, bietet aber die Temperaturwirkung auf diese und auf Laubblätter keine anderen Verschiedenheiten, als sie quantitativ ungleiche Empfindlichkeit mit sich bringt.

---

Abgesehen von den autonomen Bewegungen sind also Beleuchtungswechsel, und in gewissen Fällen auch Temperaturschwankungen, die Ursachen der periodischen Bewegungen, mit deren Ausführung die Stellung der Bewegungszone und damit der Einfluss der Schwerkraft verändert wird, wie wir dieses noch im nächsten Kapitel kennen lernen werden. Andere äussere Einflüsse kommen bei den periodischen Bewegungen nur insofern in Betracht, als durch sie die Bewegungsfähigkeit vermindert oder gesteigert wird, oder es bringen jene Wirkungen hervor, welche keine Beziehung zu den normalen periodischen Bewegungen haben. So kann, bei nicht vollkommener Turgescenz<sup>1)</sup> der Gewebe Wasserzufuhr eine Bewegung hervorrufen, indem ein antagonistischer Gewebecomplex relativ schneller Wasser aufnimmt und seine Expansionskraft in höherem Grade als sein Gegenpart vermehrt.

Wird in den Blütenstiel einer etwas gewelkten und geöffneten Tulpe Wasser gepresst, so erfolgt stets eine Schliessungsbewegung, welche eventuell einen an seiner Bewegung nicht gehemmten Perigonzipfel weit über die Verticale hinaustreiben kann. Dahingegen hat bei einer schon vollkommenen turgescenzen Tulpe Einpressen von Wasser, selbst wenn dieses unter dem Druck einer Quecksilbersäule von 300

---

1) Die Fortdauer der Bewegungen in Wasser eingesenkter Blüten und Blätter ist von vielen Forschern beobachtet worden. Vgl. z. B. meine *Physiol. Untersuchungen* p. 189.

Millim. Höhe geschieht, höchstens eine sehr geringe Bewegung zur Folge, wohl aber reagieren Blüthen, welche unter normalen Verhältnissen im Zimmer gehaltenen Pflanzen entnommen werden, gewöhnlich schon in merklicher Weise. Solche Bewegungen kommen des Morgens (zwischen 8 und 12 Uhr) wie des Abends (4 bis 5 Uhr) und zwar sowohl im Dunklen, als am Licht zu Stande, wenn die Temperatur möglichst gleich gehalten wird und überhaupt andere Bewegungsursachen nicht im Spiele sind. Letzteres muss aber wohl bei Batalin's <sup>1)</sup> Versuchen der Fall gewesen sein, welche bei einer am Morgen vorgenommenen Wassereinpressung Oeffnungsbewegung der Tulpenblüthen ergaben.

Ausdehnung von in luftführenden Räumen enthaltenen Gasen spielen, wie schon bei anderer Gelegenheit bemerkt wurde <sup>2)</sup>, keine Rolle bei den periodischen Bewegungen und ebenso kommen Electricität und Magnetismus, wenigstens als von Aussen einwirkende Kräfte, bei den normalen periodischen Bewegungen nicht in Betracht.

### VIII. Einfluss der Schwerkraft.

Bekanntlich führen die Bewegungsgelenke negativ geotropische Krümmungen aus, welche, soweit mir bekannt, alle Autoren <sup>3)</sup> durch wirkliches Wachstum zu Stande kommen lassen. Thatsächlich beruht aber die Krümmung auf rückgängig zu machender Expansion und wenn als Folge dieser in manchen Fällen Wachstum des Parenchyms in geringem Grade auftritt, so kann doch hierbei die neutrale Achse des Gelenkes vollkommen gleiche Länge behalten.

Nach der Umkehrung einer Bohnenpflanze trifft man ein zuvor horizontal stehendes Blatt schon in wenigen Stunden in Nachtstellung und wenn der Blattstiel auch langsamer durch die geotropische Krümmung im Gelenke bewegt wird, so kann derselbe doch im Verlauf von 12 bis 16 Stunden eine nach seiner morphologischen Unterseite gerichtete Bewegung von 120 Grad ausgeführt haben <sup>4)</sup>. Wird dann die Pflanze wieder in normale Verticalstellung gebracht, so sind nach 24 Stunden Blattstiel und Blätter in ihrer gewöhnlichen Stellung zu finden. Mikrometrische Messungen, welche unter Beachtung schon namhaft ge-

1) Flora 1873, p. 452.

2) Meine Physiol. Untersuchungen p. 206.

3) Z. B. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 823. — H. de Vries, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Heft II, p. 258.

4) Vergl. Fig. 8 für aufrechte Stellung, und Sachs, Experimentalphysiol. p. 105 für umgekehrte Stellung.

machter Vorsichtsmassregeln<sup>1)</sup>, zu Beginn und zu Ende des Versuches an Marken angestellt wurden, welche an den beiden Flanken des Gelenkes (an der Schnittlinie der neutralen Ebene) angebracht waren, ergaben, dass die Länge des Gelenkes während der Krümmung unverändert geblieben war. Dabei war aber die Verlängerung in der oberen Gelenkhälfte eine sehr ansehnliche und würde z. B. bei einem 4 Millim. dicken Blattstielgelenk, dessen neutrale Achse in der Mitte liegt und das sich aus gerader Lage zu 4 Millim. Radius krümmt, für die Mittellinie der Aussenseite jener Gelenkhälfte 50 Procent betragen.

Geschieht die Wiederaufrichtung der Bohnenpflanze erst, nachdem diese längere Zeit, etwa 4 bis 12 Tage, in umgekehrter Stellung zugebracht hatte, so erheben sich die Blattstiele nur allmählich und erreichen wohl auch die frühere Stellung überhaupt nicht wieder. In diesem Falle schneiden dann verschieden gestaltete Furchen in die obere Gelenkhälfte ein, welche zu Beginn des Versuches fehlten und auch dann nicht, oder nur sehr schwach auftreten, wenn die Umkehrung kurze Zeit gedauert hatte. Jene Furchen beweisen, dass zunächst die Membranen wesentlich nur gedehnt, weiterhin aber auch Wachstum derselben hervorgerufen wurde<sup>2)</sup>, welches indess nicht im Stande war, den Widerstand des Gefässbündels zu überwinden und damit die neutrale Achse des Gelenkes zu verlängern<sup>3)</sup>. An den Blattstielgelenken kommt bei der Umkehrung eine viel weitergehende Verlängerung der morphologischen Oberseite, als bei den periodischen Bewegungen zu Stande und mit dieser excessiven und ungewohnten Dehnung hängt es offenbar zusammen, dass hier Wachstum der Membranen bewirkt wird, während solches an den Blattgelenken, deren geotropische Krümmung aber auch nicht weiter geht, als ohnehin der Nachtstellung entspricht, nicht eintritt, auch wenn die Umkehrung mehrere Wochen lang dauert und durch Festhalten des Blattstieles<sup>4)</sup> dafür gesorgt ist, dass die Oberseite des Blattgelenkes fortwährend erdwärts gerichtet bleibt.

1) Siehe p. 4. So maass ich z. B. bei den ersten Messungen auf einer Flanke (a) 179 Strich auf der anderen (b) 183 Strich und am Ende des Versuches fand ich  $a = 177$ ;  $b = 185$  Strich, d. h.  $b$  hatte so viel zugenommen, als  $a$  abgenommen, eine Folge geringer, nach der einen Flanke gerichteten Krümmung im Gelenke.

2) Vergl. p. 116.

3) Eine Messung hatte zu Anfang des Versuches die Distanz der Marken auf der einen Flanke (a) zu 196, auf der anderen zu 205 Strich des Mikrometers ergeben; am Ende des Versuches wurde einmal  $a = 200$ ,  $b = 200,5$  Strich und bei einer am folgenden Tag vorgenommenen Messung  $a = 193$ ,  $b = 207$  Strich gefunden.

4) Kann sich das Gelenk des Hauptblattstieles, weil dieser festgehalten ist, nicht geotropisch krümmen, so findet auch kein Wachstum in dessen morphologischer Oberseite statt.

In derselben Weise wie bei *Phaseolus*, stellte ich auch an Gelenken des Hauptblattes von *Hedysarum gyrans* durch Messungen fest, dass die geotropische Krümmung ohne Wachstum vor sich geht und solches wird, wie bei den genannten Pflanzen, so auch an anderen Gelenken, schon der Augenschein mit einiger Gewissheit lehren können. Es muss also, wie es für Heliotropismus schon geschah, auch Geotropismus mit und ohne Wachstum unterschieden werden. Das Verhalten der Blattstielgelenke von *Phaseolus* zeigt aber evident, dass auch hier Wachstum Folge der Dehnung über ein spezifisches Maass ist, welches in unserem Falle die Elasticitätsgrenze zu sein scheint, jedoch nicht nothwendig sein muss, weil auch ohne Ueberschreitung dieser schon Einlegung neuer Molekeln, also Wachstum vor sich gehen könnte. Unter Beachtung des Gesagten und nach sonstiger Uebereinstimmung zu urtheilen, ist auch das beschleunigte Wachstum, welches bei der negativ geotropischen Krümmung in der Bewegungszone nutirender Blattorgane zu Stande kommt, Folge der auf der erdwärts gewandten morphologischen Oberseite vermehrten Expansionskraft. Der negative Geotropismus in der Bewegungszone nutirender Laubblätter, aber auch der Blüten, ist meist recht ansehnlich. So kann nach einer Umkehrung die Spitze eines jüngeren Blattes von *Impatiens noli tangere* im Laufe von 2 Stunden um 50 Grad gehoben werden und selbst ältere Blätter, deren periodische Bewegungen bereits sehr reducirt sind, krümmen sich noch stark negativ geotropisch.

Bei Umkehrung der Pflanzen gewinnt die nun erdwärts gewandte Gelenkhälfte an Expansionskraft, während sich diese in der antagonistischen Gelenkhälfte vermindert. Dieses ist mit dem durch Horizontalstellung der Pflanzen leicht zu liefernden Nachweis, dass alle Gelenkpartien negativ geotropisch sind, sogleich sicher gestellt und folgt auch aus der Gleichheit der Biegungsfestigkeit vor und einige Stunden nach der Umkehrung <sup>1)</sup>, indem, wie noch gezeigt werden soll, die geotropische Bewegung durch die Entwicklung einer sehr ansehnlichen Expansionskraft zu Stande kommt, welche, wenn sie allein durch Expansionsänderung in einer Gelenkhälfte bedingt wäre, nothwendig die nach

---

1) Bei Versuchen mit dem Blattgelenk von *Phaseolus vulgaris*, welche im Dunklen angestellt wurden, fand ich einmal die Winkeldifferenz vor und einige Stunden nach der Umkehrung zwischen 10 und 11 Grad, ein andermal zwischen 9 und 10 Grad. Ich habe die Winkeldifferenz nach Brücke'scher Methode immer erst nach vollendeter geotropischer Bewegung gemessen, während dieser könnte aber eine Variation dieser Differenz eintreten, wenn die Expansionskraft in den beiden Gelenkhälften sich zunächst in einem auffallend ungleichen Verhältniss ändern sollte.

**Brücke'scher Methode** gemessene Winkeldifferenz vermindern müsste. Weil die Gelenke allseitig negativ geotropisch sind, bewegt sich ein Blattstiel von *Phaseolus*, nachdem dieser und die Pflanze horizontal gestellt wurde, rückwärts in einer schief aufsteigenden Ebene, deren beide Componenten der negative Geotropismus der seitlichen Gelenkhälften und die durch die Horizontalstellung herbeigeführte Aenderung der Relation der Expansionskraft in der morphologischen oberen und unteren Gelenkhälfte sind <sup>1)</sup>.

Nach dem was über den Geotropismus der Gelenke bekannt ist, darf man mit Sicherheit annehmen, dass, wie an negativ geotropischen Stengeltheilen in Folge der Horizontalstellung im Allgemeinen das Wachstum jeder nun tiefer liegenden Gewebeschicht, gegenüber einer höher liegenden Schicht gesteigert wird <sup>2)</sup>, so auch die Expansionskraft jeder bezüglich der Verticalen tieferen Parenchymlage relativ ansehnlicher als in einer höheren Parenchymlage wird. Es würde dieses in derselben Weise wie an wachsenden Stengeltheilen leicht zu prüfen sein, doch hatte ich ja die speciell den Geotropismus betreffenden Fragen mir nicht zur Beantwortung vorgelegt.

Haben sich die Bohnenblätter, in Folge einer am Licht vorgenommenen Umkehrung der Pflanze, aus der Tagstellung in eine der Nachtstellung entsprechende Lage begeben, so führen sie nun am ersten, wie an allen folgenden Tagen, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels periodische Bewegungen in gerade umgekehrter Weise wie früher aus, die Blätter sind nämlich am Tage, entsprechend der normalen Nachtstellung, dem Stengel angepresst und entfernen sich Abends von diesem, um sich (entsprechend der normalen Tagstellung) einer gegen den Stengel senkrecht gerichteten horizontalen Lage zu nähern oder diese selbst zu erreichen. Der Wendepunkt dieser, wie der entgegengesetzten Bewegung, fällt ungefähr auf dieselben Stunden, wie die beiden Wendepunkte der Blattbewegungen, welche bei aufrechter Stellung der Pflanze ausgeführt werden. Eine gleichsinnige Bewegung, wie sie des Abends von den in umgekehrter Stellung gehaltenen Pflanze ausgeführt wird, ruft Verdunklung am Tage hervor, indem diese also als Receptionsbewegung eine Abhebung der dem Stengel angepressten Blätter bewirkt, welche natürlich nach Grösse der Helligkeitsdifferenz und nach individuellen Eigentümlichkeiten ver-

1) Näheres bei de Vries (Arbeiten des Würzburger Instituts Heft II, p. 253), welcher die entsprechenden Verhältnisse an wachsenden Organen behandelt.

2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 822.

schieden ausfällt. Meine Versuche wurden, bei Festhaltung des Blattstieles, an den ersten einfachen Bohnenblättern angestellt, an denen aber nur solche zur Beobachtung gewählt werden konnten, bei denen eine noch später zu betrachtende Torsion im Gelenke nicht oder nur in geringem Grade eintrat und eben deshalb die Blattmediane nur wenig aus der Verticalebene verschoben wurden. Uebrigens erhalten sich die Blättchen der gedrehten Bohnenblätter in gleicher Weise wie die einfachen Blätter.

Nach der Umkehrung wirkt Verdunklung, wie ja auch zuvor, gleichsinnig auf die antagonistischen Gewebecomplexe, was damit erwiesen, dass nach Entfernung der morphologisch unteren Gelenkhälfte die morphologisch obere, jetzt erdwärts gerichtete Gelenkhälfte durch Verdunklung und am Abend erheblich an Expansionskraft gewinnt, so dass bei einem frei an einem Gradbogen spielenden operirten Blatte des Abends eine Steigung bis zu 20 Grad beobachtet wurde. Mit der Umkehrung ist also gerade die morphologische untere Gelenkhälfte, welche zuvor bei Verdunklung relativ am langsamsten an Expansionskraft gewann, diejenige, deren Ausdehnungskraft am schnellsten fortschreitet, an endlicher Intensität aber die Expansion der antagonistischen Gelenkhälfte nicht übertrifft, da, wie auch bei anderen Receptionsbewegungen, das Blatt annähernd in seine Ausgangslage zurückkehrt. Hiernach ist aber klar, dass mit der Umkehrung eine wirkliche Aenderung in der zeitlichen Entwicklung der durch Verdunklung bewirkten Expansionszunahme in den beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorgerufen wurde, wofür der Grund nicht in der in der Ausgangslage schon grösseren Dehnung der morphologisch oberen Gelenkhälfte, resp. deren Wandungen liegen kann, da ja die endliche Expansionskraft in beiden Gelenkhälften wieder gleiche Relation zeigt und nicht die in Rubelage schon vorhandene Ausdehnungskraft, sondern nur die Expansionszuwächse entscheidend für die Bewegung sind. Durch welche Verhältnisse aber die Aenderung in der zeitlichen Abwicklung der Expansionszuwächse bedingt wird, muss ich dahin gestellt sein lassen. Bemerkenswerth ist auch, dass mit der Umkehrung gleich am ersten Tage die Blätter sich Abends der horizontalen Stellung nähern, die Nachwirkung der inducirten Tagesperiode also sogleich überwunden wird.

Gleiches Verhalten wie Bohnenblätter ergab auch das Endblatt von *Hedysarum gyrans*, welches nach der Umkehrung während des Tages dem Stengel oder dem Blattstiel angepresst ist und sich Abends abhebt, jedoch kaum die halbe Tagstellung aufrecht stehender Pflanzen erreicht.

wie denn auch die abendliche Bewegung umgekehrter Bohnenblätter öfters nicht bis zur Horizontalstellung fortschreitet. Aus diesen Beobachtungen allein folgt aber, da ja die Blätter bei Anpressung an ihrer Bewegung gehindert sind, noch nicht, dass sich die angestrebte Amplitude der täglichen Bewegung mit Umkehrung der Pflanze verringerte. Möglich ist solches allerdings und weitere Untersuchungen haben auch zu beachten, dass vielleicht nicht bei allen Pflanzen die täglichen Bewegungen mit Umkehrung der Pflanzen in die entgegengesetzten Bewegungen verwandelt werden.

Werden Blätter, welche sich Abends erheben, in umgekehrte Lage gebracht, so wird deren Tagstellung, wie leicht ersichtlich, noch vermehrt. Unter diesen Umständen nähern sich die Blättchen von *Acacia lophantha* mit ihren Rückenflächen bis zu 45 Grad und das Endblättchen von *Trifolium pratense* kann sich mit seiner Unterseite dem Blattstiel anlegen. Die täglichen Bewegungen sind dieselben wie zuvor, scheinen aber bei *Trifolium pratense* ihrer Amplitude nach vermehrt zu sein.

Die Wirkung der Gravitation ist von der Lage des Gelenkes gegen die Verticale abhängig, ändert sich demgemäss mit Einkrümmung der Gelenke und zwar für verschiedene Querschnitte in ungleichem Maasse. Wenn sich z. B. ein horizontal stehendes Blatt senkt, so vermindert sich die durch Schwerkraft bedingte gesammte Expansionskraft in der unteren Gelenkhälfte und hierdurch wird die Senkungsbewegung gefördert. Gerade umgekehrt ist es natürlich bei Hebung des Blattes, und wenn das Blatt über die Verticale hinaus geht, die vorderen Partien der gekrümmten Gelenkoberseite also nun durch die Schwerkraft an Expansionskraft gewinnen, so erfährt auch hierdurch die Bewegung eine Hemmung. Diese Andeutungen genügen, da man sich in jedem anderen Falle leicht klar machen kann, ob die Schwerkraft fördernd oder hemmend auf die periodischen Bewegungen wirkt; so ist z. B., wenn die Blattstiele Bewegungen ausführen, auch die hierdurch bedingte Lagenänderung des Blattgelenkes in Betracht zu ziehen. Nur in Folge von anderweitig hervorgerufenen Lagenänderungen des Gelenkes kommt die Schwerkraft, als ein die Amplitude der periodischen Bewegung beeinflussender, nicht diese Bewegungen hervorrufender Faktor in Betracht. In diesem Sinne wirken ja auch passive Dehnung und Compression elastischer Membranen und der durch das Blattgewicht bedingte, mit der Lage des Blattes sich ändernde Druck gegen die eine Gelenkhälfte.

Ob bei denjenigen nutirenden Blattorganen welche sich Abends senken, bezüglich der täglichen Bewegungen mit der Umkehrung der

Pflanze etwas Analoges wie bei *Phaseolus* eintritt, habe ich nicht untersucht. Wenn dem so ist, so muss natürlich durch Verklüftung, während eine negative geotropische Krümmung im Fortschreiten begriffen ist, diese Bewegung nicht gerade umgekehrt werden, sondern kann auch bloß eine Hemmung erfahren. Bei den mit der periodischen Bewegung gegebenen Lagenänderung der Blätter, kommt die Gravitation als hemmender oder fördernder Faktor in gleicher Weise wie für Gelenke in Betracht.

Bei einem zwischen verticaler und horizontaler Stellung befindlichen Blatte hat die untere Gelenkhälfte, ausser der Expansionskraft der antagonistischen Hälfte, dem durch das Blattgewicht bedingten Druck das Gleichgewicht zu halten, welcher letzterer nach der Umkehrung gegen die morphologisch obere Gelenkhälfte wirkt und natürlich doppelt in Rechnung zu ziehen ist. Durch das Blattgewicht wird nach einer Umkehrung der Pflanze eine Senkung der Blätterbewirkt, welche, bei annähernd horizontaler Stellung, für Bohnenblätter in einigen Beobachtungen zwischen 10 und 32 Grad betrug, dann erst begann nach 10 bis 25 Minuten die Hebung des Blattes durch negativ geotropische Krümmung im Gelenke. Um nun die bei dieser Hebung thätige Kraft kennen zu lernen, benutzte ich das Hebeldynamometer. Gleich nach Umkehrung der Pflanze wurde der auf der Oberseite eines möglichst horizontal stehenden Blattes befestigte Draht an den kurzen Hebelarm des Apparates gelegt und mit der Ablesung begonnen, sobald eine Vermehrung der Expansionskraft sich bemerklich machte. Dabei wurde Sorge getragen, dass bei der Umkehrung jedenfalls keine durch Beleuchtungswechsel hervorgerufene Zunahme der Ausdehnungskraft ins Spiel kam.

Bei 3 Versuchen wurden die Pflanzen Morgens 8 $\frac{1}{2}$  Uhr (Juli 1874) umgekehrt und war dann die am Dynamometer abgelesene Expansionskraft schon bis 10 Uhr sehr anschnlich gestiegen. In den Mittagsstunden erreichte die fragliche Expansionskraft ihr Maximum, um sich weiterhin, entsprechend der abendlichen Bewegung der Blätter an umgekehrten Pflanzen, wieder zu vermindern. Da die Expansion sich in den Gelenken umgekehrter Pflanzen so ändert, dass die relativ grösste (nach Aussen wirkende) Expansionskraft der nach Umkehrung erdwärts gewandten Gelenkhälfte zwischen 9 und 10 Morgens erreicht ist, so kann in unseren Experimenten keine vermehrte Expansionskraft als Folge der an sich geringen Senkung gefunden werden, welche Blätter aufrecht stehender Pflanzen während der Versuchszeit erfahren, weil nach der Umkehrung die entsprechende Bewegung nicht mehr ausgeführt wird.

Die stärkste Expansionskraft, welche in meinen Versuchen sich als Folge der Umkehrung nach den Ablesungen am Dynamometer berechnet, entspricht einem statischen Momente von 116 Grm. <sup>1)</sup>. Zu diesem das Doppelte mechanische Moment des horizontal stehenden Blattes, das zu 57 Grm. gefunden wurde, addirt, ergibt sich ein statisches Moment von 203 Grm., welches auf den ganzen Gelenkquerschnitt (eigentlich nur den activen Theil) vertheilt werden muss, da ja bei der Umkehrung die morphologisch untere Hälfte ungefähr so viel an Expansionskraft verlor, als die morphologisch obere Hälfte gewann. Legen wir nun, wie früher, ein Gelenk von kreisförmigem Querschnitt und 1,5 Millim. Radius zu Grunde und setzen den Mittelpunkt der Kräfte wieder 1,4 Millim. von der Gelenkmitte entfernt, so berechnet sich die Druckkraft für 1 Quadr.-Millim.  $\left(\frac{203,0}{1,4 \cdot 7,07}\right)$  zu 20,5 Grm., also nahezu 2 Atmosphären.

Der kleinste gefundene Werth ergibt für 1 Quadr.-Millim. eine Expansionskraft, welche einem Drucke von 11,9 Grm. oder 1,1 Atmosphären entspricht <sup>2)</sup>.

Die bei umgekehrter Stellung der Pflanze weiterhin fortgesetzten täglichen periodischen Bewegungen sind, wie bei aufrecht stehenden Pflanzen, eine Function des Beleuchtungswechsels und für dieselben gilt gleiches, wie für entsprechende periodische Bewegungen überhaupt. Ich hatte keine Veranlassung die Arbeitsgrösse näher zu bestimmen, welche den in den Gelenken umgekehrter Pflanzen ausgeführten täglichen oder paratonischen Bewegungen entspricht, doch zeigen die wenigen Beobachtungen, dass jene auch hier eine ansehnliche ist. So ergab sich in einem Falle im Verlaufe eines Tages eine Stellungsdifferenz des Zeigers am Dynamometer von 9,7 Grad (à 0,196 Grm.) und hieraus berechnet sich bei einer Länge des Blatthebelarmes von 74 Millim. ein statisches Moment von 140 Grm., welches bei Vertheilung auf den Querschnitt einer Gelenkhälfte <sup>3)</sup>  $\left(\frac{140}{1,4 \cdot 3,53}\right)$  28,3 Grm. (2,7 Atmosphären) als Druck auf das Quadr.-Millim. ergeben würde.

1) Ausbiegung am Dynamometer = 8 Grad à 0,196 Grm.; Länge des aufliegenden Blatthebelarmes 74 Millimeter.

2) Beobachtete Ausbiegung am Dynamometer = 4,6° à 0,196 Grm., Länge des aufliegenden Blatthebelarmes 65 Millim., also hieraus statisches Moment = 58,5 Grm., dazu das doppelte statische Moment des Blattes mit 60 Grm. ergeben sich 118,5 Grm. als die auf den Gelenkquerschnitt zu vertheilende Kraft, die folglich

$\frac{118,5}{7,07 \cdot 1,4} = 11,9$  Grm. ist.

3) Siehe p. 104.

Durch die nach Umkehrung für Blattgelenke von *Phaseolus* gefundene Druckkraft haben wir ein, wenigstens annäherndes Maass für die ansehnliche, durch Einfluss der Gravitation entwickelte Expansionskraft gewonnen, welche freilich ungefähr nur halb so gross sein, aber immer noch  $\frac{1}{2}$  bis 1 Atmosphärendruck entsprechen würde, wenn in den Versuchen ein zuvor vertical stehendes, oder bis dahin dem Einfluss der Schwerkraft entzogenes Gelenk horizontal aufgestellt worden wäre. Mit dem Nachweis einer so bedeutenden Kraftentwicklung ist mit vollkommener Sicherheit festgestellt, dass die negativ geotropische Krümmung nicht direct dadurch zu Stande kommt, dass auf jedem erdwärts gewandten Zellwandstück ein um die Zellhöhe grösserer hydrostatischer Druck, als auf einem zenithwärts gerichteten Membranstück ruht. Sieht man selbst die in Geweben enthaltene Flüssigkeit als continuirliche Wassermasse an, welche einen ihrer Höhe proportionalen Druck ausübt, so würde, wenn der Durchmesser des Querschnittes eines Bohnengelenkes 3 Millim. beträgt, nach der Umkehrung auf der erdwärts gewandten Zellwand der Mehrdruck einer Wassersäule von 6 Millim. Höhe lasten. Eine solche Wassersäule übt aber nur einen Druck von  $\frac{6}{10250}$  Atmosphäre aus, ein gegen die bei der Umkehrung gemessene Druckkraft verschwindend kleiner Werth.

In wachsenden Pflanzentheilen könnte ein solcher, durch die Höhe der Wassersäule bedingter Mehrdruck, so gering dieser auch ist, doch möglicherweise ausreichen, um in tiefer liegenden Membranen die Einlagerung neuer Molekeln, und damit das Wachsthum, etwas zu fördern und als Summe solcher kleiner, continuirlich fortdauernder Wirkungen könnte dann allerdings mit der Zeit der Zuwachs in den tiefer liegenden Partien eines Gewebes, also auch die geotropische Krümmung, recht ansehnlich werden <sup>1)</sup>. Eine solche Möglichkeit fällt aber für die Gelenke weg, da in diesen kein Wachsthum stattfindet und demgemäss ist die gemessene Expansionskraft der unmittelbare Ausdruck der durch veränderte Einwirkung der Gravitation entwickelten Kraft. Da nun Wachsthum Folge der Dehnung ist, wie die Gelenke der Bohnenblattstiele direct zeigen und die Analogie für die Nutationszonen ergibt, wie es ausserdem auch für Längenwachsthum überhaupt im höchsten Grade wahrscheinlich ist, so werden wir die Ursache des Wachsthums bei negativem Geotropismus in der mächtigen Vermehrung der Expansions-

---

1) Diese Ansicht wurde von Sachs als Hypothese aufgestellt. Dessen Experimentalphysiologie p. 101 u. 509.

kraft, wie sie ja in den Gelenken thatsächlich zu Stande kommt, suchen müssen<sup>1)</sup>. Ebenso ist für die Gelenke die von Knight und in ähnlicher Weise von Hofmeister<sup>2)</sup> vertretene Ansicht unhaltbar, dass ansehnlichere Zufuhr von Nährstoffen das Wachsthum der erdwärts gewandten Wandflächen einer Zelle fördere und mit Rücksicht auf die Beziehungen zwischen Expansion und Wachsthum, muss eine solche Annahme auch für wachsende Pflanzentheile als nächste Ursache des Geotropismus fallen gelassen werden, wenn auch bei dem auf andere Weise hervorgerufenen Wachsthum die grössere oder geringere Zufuhr von solchen assimilirten Stoffen, welche beim Zellhautwachsthum Verwendung finden, nicht ohne Bedeutung sein mag.

Mag nun die Wirkung der Gravitation sein, welcher Art sie will, soviel steht nach den Erfahrungen an Gelenken fest, dass hier nur von einer auslösenden Kraft die Rede sein kann, welche gegenüber der ansehnlichen ausgelösten Kraft eine geringe Arbeitsgrösse vorstellt. Wie es ja auch bei Beleuchtungswechsel nicht anders der Fall sein kann, werden irgend welche Veränderungen in der Zelle hervorgerufen werden, welche die Entwicklung der ansehnlichen Expansionskraft als weitere Folge nach sich ziehen, etwa analog wie das mit geringem Kraftaufwand mögliche Verschieben des Dampfsperriers, eine Dampfmaschine in Bewegung setzen, oder deren Leistungen in unverhältniss mässig hohem Grade modificiren kann. Es sind also die nächste Wirkung der Schwerkraft auf den Zellmechanismus und die in Folge der Auslösung zu Stande kommende Expansionskraft zwei besondere, wenn auch in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältniss stehende Vorgänge und erst als Folge der Expansionskraft kommt elastische Dehnung oder Wachsthum der Membran zu Stande.

Die obige Darlegung ist einfach logische Folgerung aus beobachteten Thatsachen und präcisirt nur die Fragen, welche noch zu ent-

---

1) Mit nitirenden Blattorganen habe ich keine Versuche mit Hilfe des Hebel-dynamometers angestellt, da, sobald Wachsthum im Spiele, die Grösse der gemessenen Druckkraft nicht ohne Weiteres einen Beweis gegen die Summirung kleiner Wirkungen abgeben kann und ausserdem auch gewisse Umstände die Messung der in der Bewegungszone nitirender Objekte entwickelten Expansionskraft mit einiger Genauigkeit nicht gestatten. Auch bezüglich des Johnson'schen Versuches (Vgl. Sachs, in Arbeit. d. Würzburger Instituts III, p. 450) mit positiv geotropischen Wurzeln ist das eben Gesagte zu beachten. Für das Studium des Einflusses der Schwerkraft würde es von hohem Belang sein, wenn auch positiver Geotropismus ohne Wachsthum zu finden wäre und noch bedeutungsvoller würde das Auffinden einzelliger, sich positiv oder negativ geotropisch krümmender Organe sein.

2) Allgemeine Morphologie 1868, p. 629.

scheiden sind, nämlich in welcher Weise die Gravitation als auslösende Kraft wirkt und welcher Art die ausgelöste Kraft ist. Die Lösung dieser Fragen muss als möglich jedenfalls zugegeben werden, weil es sich ja nur um Vorgänge handelt, welche sich in dem historisch gegebenen Zellmechanismus als Functionen von Aussen einwirkender Kräfte abwickeln; wie dieser Mechanismus mit seinen specifischen Eigenthümlichkeiten und seiner receptiven Empfindlichkeit entstand, das berührt unsere, der empirischen Forschung zugängliche Probleme nicht.

Die gerade entgegengesetzte Wirkung der Schwerkraft, welche ja auch an einzelligen Objekten beobachtet wird, beruht in jedem Falle auf specifischen, ererbten Eigenthümlichkeiten des Organismus, mag es sich nun um qualitative, oder nur um quantitative Verschiedenheiten bezüglich der Wirkungen handeln, welche durch den Einfluss der Gravitation direct oder indirect zu Stande kommen, oder mögen auch andere, von der Schwerkraft selbst unabhängige specifische Eigenthümlichkeiten bedingen, dass die Resultirende der verschiedenen Componenten in entgegengesetztem Sinne ausfällt; nur die Wirkung dieser Resultirenden aber tritt uns in den Wachstums- oder Expansionsvorgängen entgegen <sup>1)</sup>. Wenn ein Vaucheria-Schlauch an einem Ende positiv, am anderen Ende negativ geotropische Krümmung ausführt <sup>2)</sup>, so möchte man hier doch glauben, dass es sich nicht um qualitative, sondern um quantitative Verschiedenheiten der Componenten handelt und an sich muss es auch am wahrscheinlichsten scheinen, dass eine von Aussen einwirkende Kraft überhaupt an verschiedenen Zellen dieselbe Wirkung, jedoch in specifisch ungleichem und eventuell bis zum Verschwinden geringem Maasse hervorbringt, wofür z. B. der Einfluss der Temperatur auf periodisch sich bewegende Blattorgane Beispiele liefert. Dabei könnte ja dieselbe von Aussen einwirkende Kraft zwei, möglicherweise in entgegengesetztem Sinne thätige Wirkungen, und jede dieser in specifisch ungleichem Maasse hervorrufen <sup>3)</sup>, was ja nichts anderes sagen will, als dass dieselbe auslösende Kraft gleichzeitig verschiedene Spannkkräfte in Action zu setzen vermag, deren Leistung nicht allein durch die Eigenthümlichkeit des Mechanismus, sondern

---

1) Dieses beachtet ist es auch nicht nothwendig, dass die Schwerkraft eine bis zur Verticalstellung gehende Krümmung herbeiführt, indem eine gegen die Verticale geneigte Lage der Resultirenden entsprechen kann.

2) Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 813.

3) Die Relation solcher conträrer Wirkungen könnte auch mit dem Alter, und damit der Geotropismus und ebenso der Heliotropismus geändert und eventuell umgekehrt werden.

auch durch die Grösse und Eigenthümlichkeit des auslösenden Vorganges bedingt sein kann. Diese Erörterungen sollten nur im Allgemeinen zeigen, wie die beiden Arten des Geotropismus aufzufassen sind und welche Gesichtspunkte beim Studium der zu Grunde liegenden Ursachen leitend sein müssen. Mit entsprechenden Modificationen gelten obige Auseinandersetzungen aber auch für andere Fälle, in denen, wie z. B. beim Heliotropismus, dieselbe von Aussen einwirkende Kraft entgegengesetzte sichtbare Wirkungen hervorruft. Wie solche als Componenten von verschiedenen Faktoren zu Stande kommen, hierfür haben uns die periodischen Bewegungen mehrfache Beispiele geliefert.

Weil die auslösende Kraft gegenüber der ausgelösten Kraft sehr gering sein kann, so wäre es allerdings möglich, dass jene in Beziehung zu dem in tieferen Horizontalschichten der Zelle oder der Zellcomplexe etwas höheren hydrostatischen Drucke stände, der ja mit der Lage der Organe gegen die Verticale variabel ist. Ob dem so ist, oder ob andere Ursachen der durch Schwerkraft bewirkten Auslösung zu Grunde liegen, darüber lässt sich zur Zeit kein Urtheil fällen und ebenso herrscht noch Dunkel darüber, welche ausgelösten Kräfte Expansion, resp. Wachstum bedingen. So lange man nur Gelenke, und mehrzellige Gewebecomplexe überhaupt, im Auge hat, könnte man wohl an einfache Veränderung des in den Zellen bestehenden hydrostatischen Druckes denken, dass dieser aber allein nicht ausreicht, zeigt der Geotropismus einzelliger Organe. Eine directe Beeinflussung der Zellhaut durch die Schwerkraft ist möglich, aber nicht absolut nothwendig, da z. B. Imbibitionsverhältnisse des Protoplasmas unter gewissen Bedingungen in ungleichem Maasse Expansion der oberen und unteren Zellwand bewirken könnten<sup>1)</sup>. Ein unsichtiges Studium des Heliotropismus und Geotropismus würde wohl schon jetzt manche Aufklärung schaffen können und die Fragen einzulegen gestatten, bis dahin ist aber überhaupt noch kein ernstlicher Versuch gemacht, an der Hand experimenteller Forschung die in den Zellen sich abwickelnden Vorgänge aufzuhellen.

Dass Wachstum Folge der unter dem Einfluss der Gravitation vermehrten, die Zellwandungen dehnenden Expansionskraft ist, muss auch für andere als geotropische, aber wie diese durch die Stellung zur Verticalen bedingte Wachstumsvorgänge beachtet werden. Hierher ge-

---

1) Da die Schwerkraft auf die Bewegungen der Plasmodien von Myxomyceten influirt, so dürfte jene wohl auch die Vertheilung des Protoplasma in den Pflanzenzellen überhaupt beeinflussen. Bekannt ist hierüber noch nichts, wenn dem aber so ist, so fragt es sich, ob die Protoplasmaabewegungen überhaupt und wenn, in welcher directen oder indirecten Beziehung sie zum Geotropismus stehen.

hört das Auswachsen bestimmter Zellen der Brutknospen von *Marchantia* zu Wurzelhaaren, welches unter alleinigem Einfluss der Gravitation nur auf der erdwärts gewandten Seite stattfindet<sup>1)</sup>, was voraussichtlich darin begründet ist, dass auf dieser Seite die Expansionskraft durch Einwirkung der Schwerkraft vermehrt und Wachstum erst nach Ueberschreitung eines specifischen Maasses von Dehnung der Membranen in Scene gesetzt wird. Aus gleichen Ursachen könnte nun, sowohl durch Schwerkraft, als durch Beleuchtungsverhältnisse, nicht nur das Auswachsen schon vorhandener Anlagen bewirkt, sondern auch Neubildung von Organen gefördert, oder an solchen Stellen hervorgerufen werden, an denen solches ohne bestimmten Einfluss der genannten Agentien nicht geschieht<sup>2)</sup>. Die Bedeutung von Schwerkraft und Beleuchtung für solche Vorgänge wird in dieser Weise auf gleiche Zustandsänderungen in den Zellen zurückgeführt, wie sie dem Geotropismus und Heliotropismus zu Grunde liegen.

---

Die in Gelenken in Folge von Umkehrung oder Horizontalstellung der Pflanze vor sich gehenden Torsionen sind immer, wie die geotropischen Krümmungen jener überhaupt, als wirkliche Wachstumsvorgänge angesehen worden<sup>3)</sup>. Da es sich aber hier thatsächlich um rückgängig zu machende Dehnungen handelt, kann gerade für die Gelenke in schlagendster Weise gezeigt werden, dass ihnen Transversalgeotropismus und Transversalheliotropismus im Sinne Frank's<sup>4)</sup> nicht zukommt, indem mit Aufhebung der Ursache die Drehung wieder ausgeglichen wird.

Wir wollen hier die Drehung betrachten, welche im Gelenk eines einfachen Bohnenblattes vor sich geht, wenn die Pflanze und die Blattmedianen horizontal gestellt, der Blattstiel aber festgehalten wird (Vgl. hierzu Fig. 8 p. 109). Dann kommt durch den Einfluss der Schwerkraft, indem die Expansion in der morphologisch unteren Gelenkhälfte sich vermindert, in der erdwärts gewandten Flanke sich aber vermehrt, als Resultirende eine in schief und rückwärts aufsteigender Ebene vor sich

---

1) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg Hft. I, p. 77 ff.

2) Im Finstern erscheinen nach Sachs (Experimentalphysiol. p. 31) Adventivwurzeln an Stengeltheilen verschiedener Pflanzen, an denen sie am Licht nicht auftreten. Analoges ist mir für veränderte Schwerkraftwirkung nicht unwahrscheinlich.

3) Vgl. Frank, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 52. — De Vries, Arbeiten d. Würzburger Instituts Hft. II, p. 258.

4) L. c., p. 77.

gehende Krümmung im Gelenke zu Stande, wodurch im Wesentlichen der Winkel zwischen Blattstiel und Lamina sich verkleinert und die zuvor mit der Verticalebene zusammenfallende Blattebene gegen jene in einem grösseren oder kleineren Winkel geneigt wird. Mit der Horizontalstellung wirkt aber auch das Gewicht des Blattes als abwärts ziehendes Torsionsmoment und zwar in ungleichem Grade in verschiedenen Querschnitten des gekrümmten Gelenkes, indem ja das Drehungsmoment in jedem Querschnitt von der Neigung des Blattes gegen diesen abhängt und natürlich bei Horizontalstellung der Blattmediane am grössten ist. Durch dieses Torsionsmoment bewegt sich die Blattspitze in einem erdwärts gerichteten Bogen und diese durch das Gelenk vermittelte, an diesem auch leicht wahrzunehmende Drehung, kann günstigstenfalls so weit gehen, dass die Blattmediane mit der Verticalen nur noch einen Winkel von 30 Grad bildet. Mit dieser Senkung wird die morphologische Unterseite des Gelenkes um so mehr ihrer normalen erdwärts gewandten Lage genähert, je näher der zu betrachtende Gelenkquerschnitt an der Blattlamina liegt und hiermit gewinnt auch die Unterseite wieder an Expansionsintensität, welche gleichzeitig in der Flanke des Gelenkes abnimmt. Nothwendige Folge hiervon ist eine gewisse Hebung des Blattes, so dass dieses, wenn es auch noch schief geneigt ist, eine der Tagstellung sich annähernde Lage einnimmt.

Entfernt man nach solcher Senkung die Lamina bis auf ein kurzes, als Index dienendes Stück der Mittelrippe, so vergrössert sich sogleich der Winkel zwischen der Blattmediane und der Verticalen und in Folge fortgesetzter Hebung ist nach längerer Zeit (1 bis einige Stunden) die Blattmediane der Horizontalen genähert, d. h. in die Lage gebracht, welche das Blatt, ohne das durch sein Gewicht bedingte Torsionsmoment, bei Horizontalstellung seiner Medianebene, angenommen haben würde. Wird nun an dem stehengebliebenen Index ein aus Papier geschnittenes Blatt angebracht, dessen statisches Moment ungefähr dem des Laubblattes gleichkommt, so beginnt die Torsion wieder und wie zuvor ist in einigen Stunden das Papierblatt in die Lage gekommen, welche das tordirte Laubblatt einnahm, mit Entfernung des Papierblattes wird aber die Torsion von Neuem rückgängig gemacht. Hiernach kann nicht der geringste Zweifel sein, dass die Drehung ausschliesslich durch das Torsionsmoment des Blattes bedingt ist, in den Gelenken aber ein Bestreben, einen bestimmten transversalen Durchmesser senkrecht gegen die Verticale zu stellen, also ein Transversalgeotropismus nicht existirt. Dass der in Gelenken und nicht gelenkartigen Blatttheilen vollzogenen Torsion gleiche Ursachen zu Grunde liegen, hat

Frank selbst angenommen und kann auch nach den Erfahrungen bezüglich des Zusammenhanges zwischen Dehnung und Wachstum nicht zweifelhaft sein. Hiermit würde auch für die mit Wachstum verbundene Torsion der Blätter der Transversalgeotropismus widerlegt sein, was ausserdem auch schon in directer Weise von de Vries<sup>1)</sup> gesehen ist.

Da es nur meine Absicht war zu zeigen, wie gerade durch die Dehnung in Gelenken der schlagendste Beweis gegen einen Transversalgeotropismus geliefert wird, so habe ich keine Veranlassung Details der Torsionsvorgänge zu beleuchten und begnüge ich mich auch damit, kurz die Mitwirkung der Torsion im Blattstielgelenke bei der Lagenänderung eines Bohnenblattes anzudeuten. Bei Horizontalstellung der Pflanze und des Blattstieles erfährt das Blattstielgelenk, wie das Blattgelenk, eine Einkrümmung in einer rückwärts und schief aufsteigenden Ebene und zwar, wenn das Blatt entfernt ist, ohne eine andere Drehung, als sie durch die Krümmung im Gelenke ohnedies gegeben sein kann. Ist aber das Blatt vorhanden, dann wirkt dieses als Torsionsmoment und die hierdurch im Blattstielgelenk hervorgerufene Drehung kann unter Umständen 40 Grad erreichen. Diese Drehung ist, im Vereine mit der gleichsinnigen Torsion im Blattgelenke, im Stande, die Blattlamina in manchen Fällen so ziemlich in ihre normale Lage zurückzuführen. Wie hierbei im Nähern die Schwerkraft in Folge der Lagenänderung der Gelenke ihren Einfluss auf diese zur Geltung bringt und wie sich das Torsionsmoment mit der Stellung des Blattes ändert, unterlasse ich auseinanderzusetzen, da sich ein Jeder diese Verhältnisse leicht zurechtlegen kann. Ebenso verzichte ich darauf, die Lagenänderung anzugeben, welche bei Horizontalstellung der Pflanze und des Blattstieles die Seitenblättchen eines gedrehten Bohnenblattes erfahren und zu zeigen, wie jene, im Vereine mit der Stellungsänderung des Endblattes, als Torsionsmoment des Blattstielgelenkes thätig ist. Doch sei hervorgehoben, dass man durch Entfernung der Blättchen die Torsion im Blattstielgelenke rückgängig machen und durch Papierblätter wieder hervorrufen kann. Wenn freilich die Blattstiele längere Zeit in dem tordirten Zustand verharren, so wird durch die mit der Drehung verbundene excessive Dehnung gewisses Wachstum in dem Gelenkparenchym hervorgerufen<sup>2)</sup> und dann wird nach Entfernung der Blätter die Torsion nur theilweise ausgeglichen. Dieses ist bei Versuchen zu

1) L. c. und Flora 1873, p. 305 ff.

2) Vgl. p. 139.

beachten und ebenso, dass sich nach Entfernung der Lamina in dem zugehörigen Gelenke die Bewegungsfähigkeit mindert und endlich erlischt, wie ja solches auch bei längerem Aufenthalt im Dunklen der Fall ist. Uebrigens wurden die dem Mitgetheilten zu Grunde liegenden Versuche im Dunklen angestellt.

Der von Frank angenommene Transversalheliotropismus lässt sich für die Gelenke ebenso schlagend widerlegen, doch kann nach dem über den Transversalgeotropismus Gesagten darauf verzichtet werden, dieses auszuführen. Die bei einseitig stärkerer Beleuchtung hervorgerufenen Gelenkbewegungen resultiren aus dem negativen Heliotropismus, dem hiermit eventuell veränderten Einfluss der Schwerkraft und dem in Action kommenden Torsionsmoment des Blattes. War letzteres im Spiele, so kann durch Wegnahme des Blattes die entsprechende Drehung aufgehoben, durch ein gleiches Torsionsmoment aber wieder hervorgerufen werden.

Was oben für Horizontalstellung der Pflanze bezüglich der Torsion mitgetheilt wurde, gilt dem Princip nach auch bei verticaler Umkehrung der Pflanzen. Wie nun schon in beiden Fällen manche Bohnenblattgelenke geringe Torsion erfahren, so wird dieses bei anderen Pflanzen zur Regel, indem offenbar das Torsionsmoment, gegenüber dem Widerstand in den Gelenken zu gering ist. So führen z. B. die Blättchen von *Acacia* und *Mimosa* bei Umkehrung negativ geotropische Bewegungen aus, ohne dass im Gelenk eine Torsion zu Stande kommt. Wohl zu unterscheiden von den beschriebenen Torsionen sind die mit dem Tageswechsel vor sich gehenden, durch die Expansionsänderung bestimmten Drehungen im Gelenke, welche auf historisch gegebener Eigenthümlichkeit des Gelenkaufbaues beruhen. Solche Drehungen, deren in einem späteren Kapitel noch Erwähnung geschehen wird, zeigen z. B. die Blättchen von *Acacia lophantha* und in noch höherem Maasse die Blätter von *Phyllanthus Niruri* L.

## IX. Autonome Bewegungen.

Autonome oder spontane Bewegungen sind, wie schon mehrfach bemerkt wurde, unter den Blättern welche Variationsbewegungen ausführen verbreitet, wenn sie auch, weil langsamer oder mit geringerer Amplitude ausgeführt, nicht in dem Maasse auffallen, wie an den Seitenblättchen von *Hedysarum gyrans*. Auch dem Endblatt dieser Pflanze

kommen autonome Bewegungen zu, deren Amplitude an den beobachteten Objekten 6 bis 20 Grad, bei einer Schwingungszeit von 10 Sekunden bis 2 Minuten betrug (Temp. 22—25 C.). Sehr gross zu 40 bis 150 Grad fand ich die, 1 $\frac{1}{2}$  bis 4 Stunden in Anspruch nehmende, autonome Amplitude der Endblättchen von *Trifolium pratense* und auch bei *Oxalis Acetosella* sind die spontanen Bewegungen sehr ansehnlich <sup>1)</sup>. Von geringerer Ausgiebigkeit sind die mit einer Schwingungszeit von 1 bis 2 Stunden vor sich gehenden autonomen Bewegungen der Bohnenblätter und des Endblattes von *Lourea (Hedysarum) vespertilionis* <sup>2)</sup>. An den Blättchen von *Acacia lophantha* konnte ich hingegen, obgleich die Versuchsanstellung kleine Lagenänderungen zu erkennen erlaubte, autonome Bewegungen nicht mit Sicherheit erkennen und gleiches negatives Resultat erhielt ich auch mit den Blättern von *Siegesbekia flexuosa* und *Impatiens noli tangere*, sowie mit den Blüten von *Leontodon hastilis*. Es ist indess kaum daran zu zweifeln, dass auch an nutirenden Blattorganen autonome Bewegungen vorkommen, welche den stossweisen Aenderungen des Wachsthum<sup>s</sup> <sup>3)</sup> entsprechen würden, die, theilweise wenigstens, spontan und nicht durch äussere Verhältnisse bedingt sein dürften. Vielleicht sind die von Lecoq <sup>4)</sup> angegebenen schnellen und ansehnlichen Bewegungen der Blätter von *Colocasia esculenta* autonomen Ursprungs <sup>5)</sup>.

Die vollkommene Unabhängigkeit der autonomen und der täglichen periodischen Bewegungen ist bereits im Verlaufe dieser Abhandlung hervorgehoben worden. Wo jene nicht zu ausgiebig sind, da sind sie neben den Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode, wie am Endblatt von *Hedysarum gyrans*, deutlich zu erkennen, bei zu grosser Amplitude der spontanen Bewegungen kann aber, wie bei *Trifolium* und

1) Siehe p. 53.

2) An den Seitenblättchen dieser Pflanze sind die autonomen Bewegungen ziemlich langsam, wie schon Mirbel bemerkte (*Éléments d. physiol. veget. et d. bot.* 1815, Bd. I, p. 168). Nach den Bemerkungen dieses Autors dürften aber *Hedysarum cuspidatum* W. und *H. laevigatum* Nutt. ähnliche Blattbewegungen wie *Hedysarum gyrans* zeigen. — Autonome Bewegungen (*oscillations de troisième ordre*) fand Millardet (l. c. p. 29) am Hauptblattstiel von *Mimosa pudica* und Planchon (*Bull. d. l. soc. bot. de France* 1858, p. 470) an den Blättchen von *Medicago sativa*.

3) Vergl. Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. p. 794.

4) *Bullet. d. l. soc. botan. de France* 1867, p. 153.

5) Ob die von Morren (siehe Sachs, *Experimentalphysiol.* p. 490) mit Zwischenpausen von 2—7 Minuten sich wiederholenden Bewegungen des Labellum's von *Megaclinium falcatum* mit oder ohne Wachstum stattfinden, lasse ich dahin gestellt.

**Oxalis**, die Nachwirkung der täglichen periodischen Bewegungen ganz verdeckt werden.

Die autonomen Bewegungen sind, weil sie unter constanten äusseren Verhältnissen fortdauern, von solchen direct unabhängig und müssen eben als historisch gegeben hingenommen werden; zudem ist ja auch das Tempo der spontanen Bewegungen bei verschiedenen Pflanzen ungleich und derartig, dass es mit keinen sich täglich wiederholenden äusseren Verhältnissen in Beziehung gebracht werden kann. Die autonomen Bewegungen sind aber nicht durch Vorgänge bedingt, welche sich gleichzeitig in der ganzen Pflanze geltend machen, denn einmal fallen die spontanen Bewegungen verschiedener Blätter nicht zusammen und an den gedrehten Blättern von *Oxalis* kann die Bewegung der Blättchen eine gerade entgegengesetzte sein.

Die autonomen Bewegungen sind an Blattorganen verschiedener Pflanzen specifisch verschieden und werden bis zum Verschwinden gering. Die Ausgiebigkeit jener vermindert sich mit dem Alter der Blätter und ist natürlich auch von allen äusseren Agentien abhängig, welche den bewegungsfähigen Zustand verändern. Mit Verringerung der Amplitude scheint übrigens deren Zeitdauer vermehrt zu werden. So nimmt die Schwingungszeit der Seitenblättchen von *Hedysarum gyrans* nach *Kabsch*<sup>1)</sup> mit sinkender Temperatur zu und an den Blättchen von *Oxalis Acetosella* fand ich nach Verdunklung am ersten Tage die Zeitdauer einer Amplitude zu 1 bis 1½ Stunden, am fünften Tage aber zu 3 bis 4¾ Stunden. Gleich nach Verdunklung geht nach *Kabsch* die Bewegung der Blättchen von *Hedysarum gyrans* in demselben Tempo wie zuvor weiter und nach meinen Beobachtungen sind am ersten Tage des Aufenthaltes im Dunklen die autonomen Bewegungen der Blättchen von *Oxalis Acetosella* und *Trifolium pratense*, wenn überhaupt, jedenfalls nur in geringem Grade schneller als am Licht<sup>2)</sup>.

Die autonomen Bewegungen kommen zu Stande, indem gleichzeitig die Expansionsintensität in einer antagonistischen Hälfte zunimmt, während dieselbe in der anderen Gelenkhälfte abnimmt. Es folgt dieses daraus, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke während der autonomen Bewegungen, sofern die äusseren Verhältnisse constant

1) *Botan. Zeitung* 1861, p. 355.

2) Auch *Millardet's* Beobachtungen (l. c. p. 29) ergeben keine Beschleunigung der autonomen Bewegungen im Dunklen. — Wenn *Humboldt* (vergl. *Dassen*, *Wiegmann's Archiv* 1838, p. 346) an den Blättchen von *Hedysarum gyrans* Beschleunigung der Bewegungen im Dunklen fand, so dürfte dieses Resultat durch gleichzeitige Variation anderer äusserer Verhältnisse hervorgebracht worden sein.

sind, unverändert bleibt, was nicht der Fall sein könnte, wenn nicht in jeder antagonistischen Hälfte die bei einer Bewegung gewonnene Ausdehnungskraft wieder rückgängig gemacht würde. Nach früher mitgetheilten Versuchen <sup>1)</sup> entspräche die Kraft, mit welcher die autonomen Bewegungen der Endblättchen von *Trifolium pratense* ausgeführt werden, wenn jedesmal nur eine Gelenkhälfte an Expansionskraft gewänne, einem Druck von 0,6 bis 2 Atmosphären und da ein solches Blatt in einem Tage etwa 10 Amplituden durchläuft, so müsste die Biegefestigkeit jedenfalls in erheblicher Weise wachsen, wenn die spontanen Bewegungen nicht durch entgegengesetzte Expansionsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande kämen; thatsächlich blieb aber die nach Brücke'scher Methode gemessene Winkeldifferenz bei mehrtägigem Aufenthalt im Dunklen dieselbe. Dass faktisch die Expansionskraft der Gelenkhälften spontanen Schwankungen unterworfen ist, ergibt das Verhalten einseitig operirter Gelenke. Bei *Phaseolus vulgaris* bemerkte ich nach Entfernung des Gegenparts, sowohl in der oberen, als in der unteren Gelenkhälfte, abwechselnde Zunahme und Abnahme der Expansionskraft in ungefähr gleichem Tempo, wie es bei den autonomen Blattbewegungen dieser Pflanze eingehalten wird <sup>2)</sup>. Freilich wird damit nur sehr wahrscheinlich, was durch die constante Biegefestigkeit direct erwiesen ist, dass nämlich die Expansionsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften gleichzeitig im entgegengesetzten Sinne thätig sind. In den auf Taf. IV B dargestellten Versuchen mit *Phaseolus* sind übrigens die autonomen Bewegungen auffallend gering, während sie bei anderen Experimenten wohl die dreifache Amplitude erreichten.

Wenn autonome und andere Bewegungen gleichzeitig angestrebt werden, so sind die thatsächlich ausgeführten Bewegungen natürlich nur die Resultirende der Componenten und demgemäss werden die autonomen Bewegungen, wenn auch etwas modificirt, doch im Wesentlichen fortgesetzt werden können, wenn sie mit relativ grosser Intensität vor sich gehen. So ist es bei *Trifolium pratense* beim Zusammentreffen der spontanen Bewegungen und der Nachwirkungen der täglichen periodischen Bewegungen und ebenso sind schwache paratonische Wirkungen nicht im Stande, die autonomen Bewegungen dieser Blätter aufzuhalten. Wirkt diesen aber eine ansehnlichere Helligkeitsschwankung entgegen, so werden die spontanen Bewegungen sogleich verlangsamt

1) Siehe p. 110.

2) Siehe p. 85.

und nach kürzerer Zeit wird die durch den paratonischen Einfluss bedingte Bewegung eingeschlagen.

Die inneren Vorgänge welche zunächst der Expansionsänderung zu Grunde liegen, könnten natürlich dieselben, wie bei anderweitig hervorgerufenen Expansionsänderungen sein. Ob dieses der Fall, und welcher Art die Vorgänge sind, welche die Ausdehnungskraft der Zellen spontan zunehmen und abnehmen machen, darüber vermag ich nichts sicheres zu sagen.

## X. Anatomische Verhältnisse.

Die Gelenke stimmen darin überein, dass ein mehr oder weniger axial gelegener Gefässbündelcomplex von Parenchym umgeben ist, ausserdem aber zeigen sie keine anatomischen Merkmale, welche in Beziehung zu den nach bestimmter Richtung vor sich gehenden Bewegungen zu bringen wären. Die ungleich schnelle Zunahme der Expansion ist eben in physiologischen Eigentümlichkeiten begründet, damit aber Bewegung zu Stande kommt, dürfen natürlich keine mechanischen Hindernisse im Wege stehen, wie sie z. B. durch zu grosse Widerstandsfähigkeit der Membranen oder durch geeignete Vertheilung von Gefässbündeln in dem Gelenke gegeben sein könnten. Unter solchen Umständen hat die Kenntniss anatomischer Details für uns kein Interesse und beschränke ich mich hier auf einige allgemeine Angaben.

Der das Gelenk durchziehende Gefässbündelcomplex entsteht durch Vereinigung einiger Bündel und schliesst entweder Mark ein, wie bei *Robinia*, oder solches fehlt ganz, wie bei *Mimosa pudica*. Wie bei letzterer Pflanze können die Elementarorgane des Gefässbündels sehr verdickt sein, müssen aber jedenfalls eine solche Beschaffenheit besitzen, dass sie die Verlängerung, resp. Verkürzung gestatten, welche bei der Krümmung der Gelenke alle oberhalb oder unterhalb der neutralen Ebene liegenden Schichten erfahren. In wie weit hierbei rein elastische Dehnung, Formänderung der Zellen und Imbibitionsverhältnisse der Membranen <sup>1)</sup> im Spiele sind, kann ich nicht entscheiden und hat dieses auch für uns kein besonderes Interesse.

Der Querschnitt des Gefässbündels und ebenso des Gefässbündelcomplexes, ist keineswegs immer kreisförmig; so sind z. B. die Blattgelenke von *Portulaca oleracea* ziemlich flachgedrückt. Die Mächtigkeit der antagonistischen Parenchymgewebe wird sowohl gleich, als un-

1) Vergl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1867, p. 405 ff.

gleich gefunden; im letzteren Falle kann aber bei verschiedenen Pflanzen dieselbe Wulsthälfte am mächtigsten entwickelt sein, wenn sich auch die Gelenke bei den täglichen Bewegungen in gerade entgegengesetzter Weise krümmen. So ist z. B. in den Blattstiel- und Blattgelenken von *Phaseolus vulgaris* die Parenchymschicht auf der unteren Seite der Gelenke ein wenig ansehnlicher, die Blattstiele erheben sich aber des Abends, während die Blätter sich senken. Ebenso kann die Dicke der Zellwände in den antagonistischen Hälften gleich oder ungleich sein, ohne dass sich im letzteren Falle eine Beziehung zur Bewegungsrichtung ergäbe. Ratchinsky's<sup>1)</sup> Angabe, dass bei sich Abends senkenden Blättern die Parenchymwandungen der oberen Gelenkhälfte, bei sich Abends erhebenden Blättern umgekehrt die Wandungen in der unteren Gelenkhälfte dicker seien, ist einfach unrichtig.

In den äusseren Parenchymschichten der Gelenke können Intercellularräume fehlen, welche indess, in allen mir bekannten Fällen, wenigstens in dem das Gefässbündel zunächst umgebenden Parenchym vorhanden, wenn auch, wie bei *Oxalis Acetosella* von sehr geringer Grösse sind. Sowohl in der Form der Intercellularräume, wie auch der Zellen, können beide Gelenkhälften übereinstimmen, doch ist zu beachten, dass durch die, mit der Bewegung vor sich gehenden Compression, die Gestalt der Zellen sich ändert<sup>2)</sup>. In wie weit der Gehalt endosmotisch wirksamer Stoffe in dem Gelenkparenchym verschieden ist, kann ich nicht beurtheilen, denn wenn auch der Zellinhalt bei *Mimosa pudica* und *Robinia Pseudacacia* reichlich Kupferoxyd reducirende Stoffe enthält, welche in den Gelenken von *Phaseolus* fast fehlen, so können deshalb doch in diesem andere, Kupferoxyd nicht reducirende Körper vorhanden sein.

Die Nutationsbewegungen werden entweder im Blattstiel oder in der Lamina oder in beiden gleichzeitig ausgeführt. Im ersteren Fall kann ein Gefässbündelcomplex ähnlich wie in Gelenken vorhanden oder auch die Gefässbündel können auf dem Querschnitt in anderer Weise vertheilt sein, da ja dieselben hier bei den Bewegungen mitwachsen und deshalb diesen kein absolutes Hemmniss entgegensetzen. In der Lamina der Laubblätter und in den Blumenblättern sind eine Anzahl in einer Ebene angeordnete Gefässbündel beiderseitig von Parenchym umgeben. Bei solcher Anordnung würden auch Variationsbewegungen ausgeführt werden können, doch ist mir kein Fall dieser Art bekannt. Endlich kommen auch Nutationsbewegungen in der Blüthenröhre der Compositen durch ungleich schnelles Wachsthum in

1) Annal. d. scienc. naturell. IV. ser. Bd. IX, p. 183.

2) Yergl. meine Physiol. Untersuchungen p. 71.

den antagonistischen Röhrenhälften zu Stande <sup>1)</sup>. — Ein Zusammenhang zwischen bestimmten anatomischen Verhältnissen und der Bewegungsrichtung ist in den Nutationszonen so wenig, als in Gelenken zu erkennen und auch hier sind die Angaben Ratchinsky's <sup>2)</sup>, welcher in Vertheilung des Parenchyms einen solchen Zusammenhang zu finden glaubte, theilweise unrichtig.

## XI. Habituelles.

Für nutirende Blätter sind mir nur einfache Hebung und Senkung bekannt, während in den Gelenken ausser dieser periodischen Bewegung auch Drehungen um die eigene Achse zu Stande kommen. Die Blättchen von *Acacia lophantha* und *Mimosa pudica* sind Tags horizontal ausgebreitet und mehr oder weniger senkrecht gegen den Blattstiel gestellt, in der Nachtstellung aber bilden sie mit diesen einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel von etwa 20 bis 40 Grad und liegen dabei mit den parallel gestellten Oberflächen aneinander (Fig. 4 p. 48). Letzteres könnte ohne Drehung nur möglich sein, wenn die Blättchen in Tag- und Nachtstellung denselben Winkel mit dem Blattstiel bildeten, denn lässt man sich die Blättchen in der Horizontalebene, welche sie in Tagstellung einnehmen, so durch Verlängerung einer seitlichen Gelenkhälfte bewegen, dass sie mit dem Blattstiel parallel gerichtet werden, so müssen sie, um sich mit ihren Oberflächen aneinander zu legen, eine Drehung von 90 Grad ausführen. Die zu gleichem Zwecke nöthige Drehung wird, wie man leicht einsieht, um so geringer, je weniger der Neigungswinkel zwischen Blattstiel und Blättchen in Tag- und Nachtstellung dieser variirt und bei Gleichheit dieser Neigungswinkel ist eine Torsion im Gelenke überhaupt nicht mehr nöthig <sup>3)</sup>.

Eine noch weiter gehende Drehung zeigen die Blättchen von *Phyllanthus Niruri* L. Am Tage sind diese Blätter horizontal ausgebreitet und stehen entweder senkrecht auf dem horizontal angenommenen Stengel <sup>4)</sup> oder bilden mit diesem einen bis zu 50 Grad gehenden, nach vorn geöffneten Winkel. Am Abend bewegen sich die Blättchen ab-

1) Vergl. meine *Physiol. Untersuchungen* p. 172.

2) *L. c.*, p. 181.

3) Vgl. auch Brücke, *Müller's Archiv* 1858, p. 449.

4) Ich habe der Einfachheit halber hier horizontal gestellte Stengel im Auge, doch gilt gleiches auch, mit entsprechender Modification, für die gegen den Horizont geneigten Stengeltheile.

wärts, legen sich aber nicht mit ihrer Rückenfläche, sondern ihrer Vorderfläche aufeinander, während sich der Neigungswinkel gegen einen horizontal gestellten Stengel auf 30 bis 50 Grad verkleinert. Würden gegen den Stengel vertical gerichtete Blättchen sich in einer gegen jenen senkrechten Ebene abwärts bewegen, so müsste, damit die Vorderflächen aufeinander zu liegen kommen, eine Drehung von 180 Grad ausgeführt werden. Vermindert sich der Neigungswinkel zwischen Blatt und horizontalem Stengel, so wird die fragliche Drehung entsprechend geringer sein müssen, indem die Blättchen von *Phyllanthus* die Torsion auf dem kürzesten Wege ausführen. Diese Drehung ist an dem Verlauf der Zellreihen der Epidermis am Gelenke leicht zu erkennen, sie geschieht so, dass diese Zellreihen in der Nachtstellung der Gelenkachse ziemlich parallel, in der Tagstellung gegen diese geneigt sind.

Drehungen, wie sie für *Acacia* und *Phyllanthus* beschrieben wurden, kommen namentlich an den Blättchen von Fiederblättern ziemlich häufig vor und die Drehung kann an den Blättchen, welche derselben Seite des Blattstieles inserirt sind, nach entgegengesetzter Richtung ausgeführt werden, indem *Wistaria sinensis* nach Royer Abends ihre Blättchen senkt und gleichzeitig an der Spitze des Blattstiels nach vorn, an dessen Basis nach hinten richtet. Gelegentlich werden geringere Drehungen auch von Blättchen ausgeführt, welchen solche normalerweise nicht zukommen, wie ich solches z. B. bei *Lourea vesperilionis* und *Trifolium pratense* beobachtete.

Bei Blättern, welche sich an den Stengel oder gegeneinander anpressen, wird, mechanischer Hindernisse halber, die angestrebte Bewegung nicht ausgeführt, wie ich dieses schon für *Acacia* und *Mimosa* früher erörterte<sup>1)</sup>. Diese Verhältnisse, wie die Herabsetzung der Amplitude mit Verminderung der Bewegungsfähigkeit, sind auch bezüglich des Aeusserlichen der Bewegungsvorgänge zu beachten. Ebenso mache ich noch darauf aufmerksam, dass den Blättern, namentlich den nutirenden, sehr gewöhnlich mit dem Alter eine tiefere Stellung als Gleichgewichtslage zukommt, und auch aus diesem Grunde ältere Blätter sich nicht so weit, wie in jugendlicherem Alter, erheben<sup>2)</sup>.

Auf diese, das Aeusserliche betreffende Bemerkungen, beschränke ich mich, da es nicht in meiner Absicht liegt, eine auf habituelle Eigen-

1) Siehe p. 48.

2) Die Blätter nähern sich keineswegs immer in Nachtstellung der Knospelage, wie z. B. Meyen (*Physiologie* III, p. 477) glaubt.

thümlichkeiten gegründete Uebersicht der sich periodisch bewegenden Blattorgane zu geben <sup>1)</sup>).

## XII. Verbreitung der periodischen Bewegungen.

Es lag nicht in meinem Plane nach der Verbreitung periodischer Bewegungen besonders zu suchen und so soll auch hier nur ein Hinweis auf das mir durch Literatur und beiläufige Beobachtung Bekannte gegeben werden.

Variationsbewegungen sind allgemein verbreitet bei Pflanzen aus der Ordnung der Leguminosen und der Familie der Oxalideen. Keineswegs kommen aber immer allen Pflanzen einer Familie Variationsbewegungen zu, wie uns die Familie der Euphorbiaceen zeigt, indem *Phyllanthus* Gelenke besitzt, welche *Euphorbia* u. a. fehlen, deren Blätter aber Nutationsbewegungen ausführen können und unter den Rhizocarpeen hat allein *Marsilia* Blattgelenke. Wenn nun bei *Porlira* (*Zygophylleae*) und bei *Portulaca* (*Portulacaceae*), die Blätter Variationsbewegungen ausführen, so muss auch hier dahingestellt bleiben, ob solches bei allen Genera dieser Familien zutrifft. Dieses gilt auch bezüglich der *Myrtaceen* und *Thymeleen*, aus welchen Familien nach *Bouché* <sup>2)</sup> Arten von *Melaleuca* und *Pimelia* periodische Bewegungen zukommen, die wohl Variationsbewegungen sein dürften. Letzteres ist ohne Frage auch bei *Dionaea muscipula* der Fall, welche nach *Meyen* <sup>3)</sup> Abends die Blattlappen, wie nach einer Reizung zusammenlegt und vielleicht sind auch die in Gelenken der Blätter mancher *Scitamineen* ausgeführten Bewegungen Variationsbewegungen. Ob die Bewegungen des Deckels am Blatte von *Nepenthes* <sup>4)</sup>, des Labellums von *Megaclinium* und der Griffelsäule von *Stylidium* <sup>5)</sup> Variations- oder Nutationsbewegungen sind, muss ich dahin gestellt sein lassen.

*Linné* <sup>6)</sup> hat die Bewegung mit und ohne Gelenke nicht getrennt, was zuerst von *Dassen* <sup>7)</sup> geschah. Uebrigens sind bei *Linné* als

1) Solche Uebersichten sind von *Linné* (Vgl. *De Candolle*, Pflanzenphysiologie übers. von *Rüper* p. 630) und von *Dassen* (vergl. *Meyen*, Pflanzenphysiologie Bd. III, p. 476) geliefert worden.

2) *Botan. Zeitung* 1874, p. 359.

3) *Pflanzenphysiologie* Bd. III, p. 545.

4) *De Candolle*, *Pflanzenphysiologie* übersetzt von *Rüper* 1835, Bd II p. 654.

5) *Unger*, *Anatomic u. Physiologie* 1855, p. 417.

6) *Somnus plantarum*, in *Amoenitates academicae* IV, p. 333.

7) *Tijdschrift vor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie* 1837, IV, p. 127.

schlafende Pflanzen viele verzeichnet<sup>1)</sup>, welche Nutationsbewegungen ausführen und da sowohl Dassen, als neuerdings noch Batalin<sup>2)</sup> zahlreiche Beispiele aufführen, so habe ich keinen Grund diese noch zu vermehren. Vielleicht kommen tägliche periodische Nutationsbewegungen, wenn auch oft in minimalem Maasse, der Mehrzahl junger Blätter zu. Ueber die Verbreitung der Nutationsbewegungen der Blüten habe ich bei anderer Gelegenheit berichtet<sup>3)</sup>.

Meine Untersuchungen haben sich nur auf Laub- und Blütenblätter erstreckt, jedoch kommen auch anderen Blattorganen der Blüte periodische Bewegungen zu, wie denn Morren<sup>4)</sup> solche für die Staubfäden von *Sparmannia* angibt. Die periodischen Bewegungen sind aber nicht auf Blattorgane beschränkt, sondern kommen auch an Achsenorganen vor. Autonomen Bewegungen der Blattorgane entsprechen z. B. die spontanen Nutationen von Blüthenschäften und von Schlingpflanzen und nach Linné und Treviranus<sup>5)</sup> nehmen die Blütenstiele mancher Pflanzen Abends eine andere Stellung ein, führen also tägliche periodische Bewegungen aus. Ich habe diese Angaben nicht geprüft, indess kann man von vornherein erwarten, dass auch manchen Achsenorganen tägliche periodische Bewegungen zukommen, die ja eintreten werden, wenn sich die nächtliche Wachstumsbeschleunigung nicht gleich schnell auf allen Seiten des Stengels geltend macht. Die Variationsbewegungen ausführenden Organe sind, soweit bekannt, in morphologischem Sinne Blattgebilde, doch ist es ja sehr wohl möglich, dass auch Achsenorgane gefunden werden, in welchen derartige Bewegungen zu Stande kommen.

Ob alle auf Reiz reagirende Pflanzentheile sich auch periodisch bewegen, muss ich fraglich lassen. Nach Nitschke<sup>6)</sup> sollen sich an den reizbaren Blättern von *Drosera* keine täglichen periodischen Bewegungen finden und solche sind an den Staubfäden von *Cynara*, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls nicht ansehnlich.

1) Die Blätter, welche auf Grund der habituellen Erscheinung bei der Nachtstellung von Linné *folia conniventia*, *includentia*, *circumsepiantia* und *munientia* genannt wurden, gehören meist hierher.

2) Flora 1873, p. 437.

3) Meine Physiol. Untersuchungen p. 211.

4) Réch. s. l. mouvement du *Sparmannia* in Mém. d. l'Acad. d. Bruxelles 1841, p. 20 d. Separatabdruckes.

5) Physiologie 1838, Bd. II, p. 752.

6) Botan. Zeitung 1860, p. 247.

### XIII. Historisches.

Bei Darlegung meiner eigenen Untersuchungen sind die wesentlichen der von anderen Forschern gewonnenen Resultate hervorgehoben worden und wie dort, ist es auch hier nicht meine Absicht alle die zahlreichen Angaben über periodische Bewegung der Blattorgane zu sammeln. Viele dieser Angaben beziehen sich ohnehin nur auf Aeusserlichkeiten und die älteren Versuche Mechanik und Ursachen der Blattbewegungen zu erklären, sind zum guten Theil so vage Vermuthungen, dass es sich nicht lohnt diese alle und deren Autoren namhaft zu machen.

Schon Plinius <sup>1)</sup> erwähnt, dass die Blätter des Klees sich bei nahendem Unwetter schliessen und vielleicht war es ihm auch nicht unbekannt, dass sich Stellungsänderungen der Blätter täglich wiederholen. Dann geschieht aber erst wieder im 13. Jahrhundert der Stellungsänderung der Blätter durch Albertus Magnus <sup>2)</sup> Erwähnung und unabhängig entdeckten im 16. Jahrhundert Valerius Cordus und Garcias de Horto <sup>3)</sup> die täglichen periodischen Bewegungen an den Fiederblättchen einiger Leguminosen. Erst durch Linné <sup>4)</sup> aber wurden diese, als Pflanzenschlaf bezeichneten Bewegungen und ihre grössere Verbreitung an Blüten und Blättern allgemeiner bekannt.

Der Ursprung der periodischen Bewegungen wurde, seitdem man überhaupt auf Erklärungen ausging, in äusseren Verhältnissen, wie in Licht, Wärme und Feuchtigkeit gesucht, oder auf unbekanntere innere Ursachen geschoben. Den täglichen Beleuchtungswechsel sprach Hill <sup>5)</sup> als Veranlassung der Schlafbewegungen der Pflanzenblätter an, weil er fand, dass Blätter, nach einer am Tage vorgenommenen Verdunklung, gleiche Stellung wie am Abend einnahmen. Letzteres sah auch Zinn <sup>6)</sup>, welcher aber mit Recht bemerkt, dass der tägliche Beleuchtungswechsel nicht ohne weiteres zur Erklärung des Blätterschlafes ausreiche, indem ja die Blätter im Dunklen gehaltener Pflanzen Abends dennoch Nacht-

1) Hist. natural. Lib. XVIII, Cap. 35.

2) Nach E. Meyer, Linnæa Bd. X, p. 611.

3) Vergl. De Candolle, Pflanzenphysiologie übers. von Rüper, Bd. II, p. 628.

4) Philosophia botanica 1751, p. 274 und Somnus plantarum 1755 in Amoenitat. academicae Bd. IV, p. 333 ff.

5) Der Schlaf der Pflanzen u. s. w., deutsche Uebersetzung 1776, p. 41. Das Original erschien 1757.

6) Hamburgisches Magazin 1759, Bd. 22, Stück 1, p. 40—50.

stellung einnehmen<sup>1</sup> und dieses geschah, wie unser Autor fand, auch dann, wenn die Pflanzen gegen Abend an helleres Licht kamen. Da Zinn ferner fand, dass Temperaturwechsel nicht die Ursache der täglichen Bewegungen der Blättchen von *Mimosa virgata* war, so nahm er als Grund der Bewegungen unbekanntere innere Ursachen an. Dass der Beleuchtungswechsel in irgend einer Beziehung zu den täglichen periodischen Bewegungen steht, wurde erst von De Candolle durch die mit künstlicher Beleuchtung erhaltenen Erfolge bewiesen, doch musste dieser Forscher es fraglich lassen, ob das Licht nur Regulator erblicher Bewegungen oder allein bedingende Ursache sei, welche letztere Ansicht fernerhin die geläufige wurde<sup>2</sup>. Bei De Candolle, und auch in der späteren Literatur sind die paratonischen, die täglichen und die autonomen Bewegungen nicht oder ungenügend auseinandergehalten worden, bis Sachs zeigte, dass diese Bewegungen scharf getrennt werden müssen.

Die Ansichten über die Beziehung zwischen Beleuchtungswechsel und den täglichen Bewegungen der Blätter entwickelten sich nicht in so glatter Weise, wie sie die obige Skizze vorführt. Wie schon von Ray 1686, Camerarius 1688<sup>3</sup> und Mustel 1751<sup>4</sup> Wärmeverhältnisse als Ursache des Schlafes der Blätter angesprochen waren, so vertheidigte in späterer Zeit u. a. Hoffmann ungerechtfertigterweise die gleiche Ansicht für alle Blattorgane und als ich die Untersuchungen über Öffnen und Schliessen der Blüthen aufnahm, war die Bedeutung der Temperaturschwankungen für die Bewegung verschiedener Blüthen noch nicht aufgeheilt.

Schwankung der atmosphärischen Feuchtigkeit ist nur in älterer Zeit mit Entschiedenheit als Ursache der Blattbewegungen angesprochen worden, so von Parent<sup>5</sup> und Bonnet<sup>6</sup>, deren Ansichten darin übereinkommen, dass die eine Seite eines Pflanzentheiles, weil sie mehr Feuchtigkeit aufnehme, sich schneller ausdehne als die andere. Immerhin liegen solcher Auffassung wenigstens noch gesündere Anschauungen zu Grunde, als etwa der Meinung, Spiralgefässe möchten Ursache der periodischen Bewegung sein, wie sie z. B. Schrank<sup>7</sup> aussprach,

1) Dieses wurde zuerst von de Mairan *Histoire de l'Academie* 1729, p. 35, dann von du Fay *ibid.* 1736, p. 55, weiterhin auch von Duhamel beobachtet.

2) Diese Abhandlung p. 30.

3) Vergl. Treviranus *Physiologie* Bd. II, p. 754.

4) Vergl. De Candolle, *Pflanzenphysiologie* übersetzt von Rüper, Bd. II, p. 639.

5) *Histoire de l'Academie* 1711.

6) *Untersuchungen über den Nutzen d. Blätter* deutsch von Arnold 1762, p. 75.

7) *Pflanzenschlaf* 1792. Citirt nach Treviranus *Physiologie* II, p. 756.

oder der Vergleichung des sog. Schlafes der Pflanzenblätter mit dem Schlafe der Thiere, der wir in extremster Weise bei E. Meyer <sup>1)</sup> begegnen.

Nachdem durch die zuerst von Lindsay <sup>2)</sup> unternommene einseitige Operation von Gelenken ein Antagonismus zwischen den Gelenkhälften festgestellt war, neigten verschiedene Forscher zunächst noch der Ansicht zu, es möchte in dem Gelenkparenchym schon eine Ursache der Krümmung liegen, Treviranus <sup>3)</sup> aber hielt dafür, dass nur die Spannung zwischen sich verlängerndem Parenchym und dem inactiven Gefäßbündel die Krümmung im Gelenke bedinge, eine Ansicht die von Brücke entschieden vertreten wurde. Dass aber nicht alle periodischen Bewegungen durch vorübergehende Verlängerung von Gewebecomplexen zu Stande kommen, wurde von mir an Blüten gezeigt, welche sich in Folge ungleicher Beschleunigung des Wachstums in den antagonistischen Geweben bewegen.

Die der wechselnden Expansion in den den Bewegungsorganen zu Grunde liegenden inneren Vorgänge sind zur Zeit noch nicht aufgeklärt und so genügt auch hier die Bemerkung, dass die einen (Dutrochet's ältere Ansicht, Brücke) in hydrostatischem Druck, die anderen (Hofmeister u. a.) in Imbibitionsverhältnissen der Zellhaut die innere Ursache der Bewegungsvorgänge suchen.

Nachdem im Vorigen die hauptsächlichsten Ansichten älterer Autoren kurz erwähnt und die Hauptmomente in der Entwicklung unserer Kenntniss der periodischen Bewegungen gekennzeichnet sind, wende ich mich nun einer Uebersicht der wesentlichsten Arbeiten zu. Diese beginnen erst mit De Candolle's <sup>4)</sup> Untersuchungen, deren Bedeutung, wie schon erwähnt wurde, darin besteht, dass sie eine bestimmte Beziehung des Beleuchtungswechsels zu den täglichen periodischen Bewegungen der Blattorgane sicher stellten.

Die an *Mimosa pudica* gewonnenen Erfahrungen leiteten Dutrochet <sup>5)</sup> wesentlich bei seinem ersten Eingehen auf die Bewegung der Blätter (mit Gelenken) und Blüten. Gestützt auf die bei Lichtentziehung endlich eintretende Dunkelstarre von *Mimosa pudica* unterscheidet unser

1) Ueber den Pflanzenschlaf, Vorträge aus dem Gebiete d. Naturwissenschaften u. Oeconomie 1834, p. 127 ff.

2) Vgl. meine Physiol. Untersuchungen p. 3.

3) Zeitschrift für Physiologie 1824, Bd. I, p. 175.

4) Mémoires présentés par divers savans 1806, Bd. I, p. 337 ff. — Vergl. diese Abhandlung p. 30.

5) Réc. anatom. et physiolog. sur la structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 134 ff.

Autor für die sich periodisch bewegenden Blattorgane eine doppelte Wirkung des Lichtes; dieses habe nämlich einmal die Empfindlichkeit wieder herzustellen und sei ausserdem auch Bewegungsursache. Soweit würde diese Anschauung der Bedeutung der Beleuchtung für Phototonus und für periodische Bewegungen entsprechen, die weiteren Ansichten Dutrochet's über Beziehung zwischen Licht und Bewegung sind aber in bedenklicher Weise unklar. Die nächtliche Stellung soll durch Verminderung des empfindlichen Zustandes, ebenso wie die Reizbewegung von Mimosa, zu Stande kommen, welche beide Bewegungsarten sich nur durch die Schnelligkeit unterscheiden sollen, mit welcher der empfindliche Zustand consumirt werde. Da nun das Licht auch den empfindlichen Zustand zerstöre, so könne des Tags Schlafstellung herbeigeführt werden, wenn die Zerstörung jenes ansehnlicher, als seine Regeneration durch das Licht, fortschreite. Als ein schlecht gewähltes Beispiel werden die sich Abends öffnenden (bekanntlich aber ephemeren) Blüten von *Mirabilis Jalapa* angeführt. — Waren auch die ersten Ansichten Dutrochet's über die mechanischen Krümmungsursachen der Gelenke nicht ganz klar, so kamen sie doch der Wahrheit nahe, von der sich die spätere überaus unklare Annahme so weit entfernt, welche durch Oxygenation der Gefässbündel Nachtstellung, durch endosmotische Wirkung des Parenchyms Tagstellung zu Stande kommen lässt<sup>1)</sup>.

Dassen<sup>2)</sup> unterschied zuerst die in Gelenken und ohne solche stattfindenden Bewegungen, war jedoch offenbar nur durch die habituelle Eigenthümlichkeit der Bewegungszone hierzu veranlasst. Wie sich Dassen das Zustandekommen der periodischen Bewegungen denkt, ist mir nicht klar geworden. Unsere Nutationsbewegungen kämen, so bemerkt der genannte Autor, durch den gewöhnlichen Gang der Vegetation zu Stande, was eigentlich nichts sagen will, und bezüglich der Variationsbewegungen scheint es mir, als wenn Dassen eine erbliche Bewegungsursache annähme, welche von äusseren Verhältnissen beeinflusst werde. Hier kommt unser Autor aber zu dem un-

1) *Mémoire pour servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux.* Brüsseler Ausgabe 1837, p. 238 ff. — Vergl. meine *Physiol. Unters.* p. 5.

2) Ueber die Bewegungen der Pflanzen in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1838, IV Jhrg., Bd. I p. 214 ff. Ich kenne nur dieses Referat, das Original befindet sich in *Naturk. Verhandeling. v. d. Hollandsche Maatschappij d. Wetenschappen te Harlem* 1836. — 2. *Onderzoek angaande de Bladbewegingen etc.* in *Tijdschrift v. Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie* 1837, IV p. 127 ff. (Kurzes Referat in Wiegmann's Archiv IV, 2, p. 159). Diese zweite Abhandlung beschäftigt sich nur mit den ohne Gelenke sich bewegenden Blättern, welche in der ersten Abhandlung nicht berücksichtigt sind.

richtigen Schluss, dass Licht nur in geringem Grade, Wärme und namentlich Feuchtigkeit ansehnlicher auf die Bewegungen influiren. Die täglichen und die auf Reiz erfolgenden Bewegungen, wie auch die autonomen Bewegungen der Blättchen von *Hedysarum* werden ausdrücklich für gleich und nur zeitlich verschieden erklärt. — Die Bewegung in den Gelenken kommt nach Dassen durch Uebertritt der Säfte aus einer in die andere Hälfte zu Stande.

Meyen <sup>1)</sup> stellte, sowohl mit Laubblättern als mit Blüten, eine Anzahl von Versuchen in künstlicher Beleuchtung und zwar durchweg mit besserem Erfolg als De Candolle an, indem in allen Versuchen, wenn Nachts beleuchtet und Tags verdunkelt wurde, die Umkehrung der täglichen Bewegungen gelang. Auch einseitige Operationen wurden von Meyen ausgeführt und die Fortdauer der periodischen Bewegungen in jeder einzelnen Gelenkhälfte von *Mimosa pudica* constatirt. Doch fehlt unserem Autor über die Bedeutung des Antagonismus in den Gelenkhälften und überhaupt über den Bewegungsmechanismus eine klare Auffassung.

Brücke <sup>2)</sup> war es vorbehalten an *Mimosa pudica* zu zeigen, dass die bis dahin miteinander verwechselten, auf Reiz und am Abend erfolgenden Bewegungen nur habituell übereinstimmen, übrigens durchaus verschieden sind. Ferner erkannte dieser Forscher mit vollkommener Klarheit, dass die Bewegungen durch ungleiche Aenderung der Ausdehnungskraft in den Schwellgeweben, bei gleichzeitigem Widerstand des Gefässbündels, zu Stande kommen <sup>3)</sup>. Die wahrscheinlichste Ursache der Expansionsänderung scheint unserem Verfasser die ungleiche Turgescenz der Zellen am Tage und in der Nacht zu sein.

Hoffmann <sup>4)</sup> beschäftigte sich mit dem Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Blattbewegungen und kommt zu dem unrichtigen Resultate, dass die täglichen Bewegungen von Laubblättern und Blüten wesentlich nur durch Wärme zu Stande gebracht werden und die Sonnenstrahlen nur durch Erwärmung wirken. Die an Laubblättern, namentlich an *Oxalis* und *Mimosa* angestellten Versuche, berechtigen übrigens nicht zu einem solchen Schluss und sind auch mit dem wahren Sachverhalt nicht in Einklang zu bringen. Bei Interpretation der Experimente ist z. B. einigemal vernachlässigt, dass *Mimosa* bei niederer Temperatur

1) Pflanzenphysiologie 1839, Bd. III, p. 480 ff.

2) Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie 1848, p. 447 ff.

3) Dieses ist auch klar ausgesprochen bei H. v. Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 146.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III ser., p. 310 ff. — Mir steht nur diese Uebersetzung zu Gebote.

starr wird, und in andern Fällen ist die Wirkung excessiver Temperatur und Beleuchtung auf die Blättchen von Oxalis zu unrichtigen Schlussfolgerungen verwandt worden.

Schon *Dutrochet* und *v. Mohl* erkannten, dass sich die Bewegungsrichtung nicht aus anatomischen Verhältnissen erklären lasse und wenn *Ratichinsky* <sup>1)</sup> solches später ungerechtfertigterweise darzuthun versuchte, so ist doch schon bemerkt, dass die bezüglichen anatomischen Angaben theilweise gar nicht richtig sind <sup>2)</sup>. Die weitere Ansicht dieses Autors, das Licht mache das dünnwandige Parenchym, indem es chemische Vorgänge bewirke, turgescenzer und rufe so die Tagstellung der Blätter hervor, ist eine auf gut Glück und ohne gehörige Sachkenntniß hingeworfene Idee.

*Cohn* <sup>3)</sup> erkannte zuerst, dass intensive Beleuchtung die Blättchen von Oxalis in eine der Nachtstellung habituell gleichende Lage bringt. Die Beobachtung, dass sich die Blättchen der genannten Pflanze im Dunklen nach Erreichung der Nachtstellung nicht weiter bewegten, dürfte wohl in dem zuweilen sehr schnellen Eintritt der Dunkelstarre ihre Erklärung finden.

*Sachs* <sup>4)</sup> hatte in einer früheren Arbeit wesentlich den Mechanismus der Gelenkbewegungen im Auge und neigte der Ansicht zu, dass, während die eine antagonistische Hälfte an Expansion zunehme, die andere an Ausdehnungskraft verliere. Weiterhin <sup>5)</sup> wurde von diesem Forscher die Beziehung der von Aussen influirenden Agentien zu den Bewegungsvorgängen kritisch gesichtet und klar gelegt. Der bewegliche und starre Zustand, sowie die autonomen, paratonischen und täglichen periodischen Bewegungen wurden hier zum erstenmale scharf auseinandergehalten. Die Tagesperiode der Blattbewegungen sieht *Sachs* als eine durch Beleuchtungswechsel regulirte historisch gegebene periodische Bewegung an.

*Hofmeister* <sup>6)</sup>, welcher sich bezüglich der Beziehung äusserer Verhältnisse zu den periodischen Bewegungen an *Sachs* anschliesst, zeigte, wie an Tulpenblüthen auch Temperaturschwankungen Bewegungen hervorrufen können. Als innere Ursache der Spannungsänderung nimmt *Hofmeister* hier, wie überhaupt, Veränderungen in den

1) *Annal. d. scienc. naturell.* 1858, IV ser., Bd. IX, p. 164 ff.

2) Diese Abhandlung p. 158.

3) *Verhandlungen d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur* 1859, p. 57.

4) *Botan. Zeitung* 1857, Nr. 46 u. 47.

5) *Flora* 1863, Nr. 29—32.

6) *Flora* 1862, p. 515 ff. — *Pflanzenzelle* 1867, § 38.

Imbibitionszuständen der Zellwand an und zwar sollen die Bewegungen zu Stande kommen, indem das Ausdehnungsstreben eines Gewebecomplexes wächst, während die Expansion in dem antagonistischen Complex abnimmt oder constant bleibt. Im wesentlichen betrachtet Hofmeister die Expansionsänderung in den Gelenken als einen speciellen Fall der von ihm entdeckten Gewebespannung, was weiterhin seine Bestätigung auch darin fand, dass, wie von Kraus<sup>1)</sup> und von Millardet<sup>2)</sup> dargethan wurde, periodische Aenderungen der Gewebespannung sich gleichzeitig in Achsenorganen und in Blattgelenken geltend machen.

Die von Millardet (l. c.) zur Beurtheilung der in den Blattstielgelenken herrschenden Gewebespannung angewandte Methode, welche einfach in Feststellung der Lagenänderungen des Blattstieles besteht, kann übrigens nur eine Aenderung in der Relation der Expansionskraft der beiden antagonistischen Hälften angeben, vermag aber über die Aenderung der Gesamtspannung im Gelenke nichts auszusagen, welche letztere z. B. dieselbe bleibt, wenn die Blattbewegungen im Finstern fortgesetzt werden. Auch hätte der, freilich wesentlich zutreffende Schluss, die Expansion ändere sich gleichsinnig und gleichzeitig in den antagonistischen Gelenkhälften, wie ich schon früher zeigte<sup>3)</sup>, aus den vorliegenden Thatsachen eigentlich nicht abgeleitet werden können. Sehr verdienstvoll ist in Millardet's Arbeit die genaue Feststellung der periodischen Bewegungen des Hauptblattstieles, dessen Tagesperiode freilich, wie ich nachwies, Resultirende einiger Componenten ist und deshalb thatsächlich auch nicht mit dem vom Lichtwechsel allein abhängigen periodischen Gang des Wachstums, resp. der Gewebespannung im Stengel in den Abendstunden übereinstimmt.

Bert<sup>4)</sup> hat namentlich in seiner zweiten Publication, neben den Reizbewegungen auch die periodischen Bewegungen von *Mimosa pudica* beachtet. Die täglichen Bewegungen, so meint unser Autor, kämen dadurch zu Stande, dass am Licht Stoffe producirt, des Abends aber erst in endosmotisch wirksame Form übergeführt würden. Diese Hypothese kann natürlich die Fortdauer der täglichen periodischen Bewegungen im Dunklen und am Licht nicht erklären und bei richtiger Beachtung der ihm bekannten Thatsachen, würde Bert zu solcher Ansicht

1) Botan. Zeitung 1867, p. 140 und bei Millardet p. 58.

2) Nouvell. réch. sur l. périodicité de la tension etc. 1869. Abdruck aus den Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. de Strassbourg Bd. VI.

3) Diese Abhandlung p. 7.

4) Réch sur le mouv. d. l. Sensitive I mém. 1866, II. mémoire. 1870. — Separatabzüge aus Mém. d. l. soc. d. sc. physiqu. et natur. d. Bordeaux. Tom. IV u. VIII.

nicht gekommen sein. Ausserdem ist aber Bert's Arbeit in mannigfacher Weise verdienstvoll, wie z. B. durch die bei continuirlicher Beleuchtung und im farbigen Licht angestellten Versuche, sowie durch Verfolgung der an einseitig operirten Gelenken ausgeführten Bewegungen.

Royer's <sup>1)</sup> Annahme, die Bewegung der Blüten werde durch Wärme und Turgescenz, die der Laubblätter, neben denselben Agentien wesentlich durch Licht bedingt, ist bezüglich der Blüten überhaupt nicht allgemein richtig und zeigt, dass unser Autor über Entstehung und Ursache der Turgescenz unklare Vorstellungen hat. Untersuchungen über die Mechanik der Bewegungsvorgänge hat Royer überhaupt nicht gemacht und seine Ansichten harmoniren durchaus nicht mit den tatsächlichen Vorgängen. Einmal lässt Royer die Bewegung nur durch Ausdehnungsänderung in einer antagonistischen Hälfte zu Stande kommen und zudem soll die Expansion, gerade entgegengesetzt dem wahren Sachverhalt, durch Zunahme der Helligkeit gesteigert werden. Bei den Blüten soll sinkende Temperatur eine Verkürzung, steigende Temperatur eine Verlängerung des die Bewegung bewirkenden antagonistischen Gewebecomplexes zu Stande bringen <sup>2)</sup>.

Batalin <sup>3)</sup> fand, wie es nach meinen Untersuchungen an Blüten zu erwarten war, dass die Nutationsbewegungen durch Wachstum zu Stande kommen, dehnte seine Ansicht aber unrichtigerweise auch auf Gelenke aus. Die Annahme, Turgescenzänderungen könnten keine Ursache der Bewegungen sein, weil diese sich durch Einpressen von Wasser nicht beliebig hervorrufen lassen, beruht, wie ich schon bemerkte <sup>4)</sup>, auf unrichtigen Vorstellungen über die einer eventuellen Variation des Turgors zu Grunde liegenden Ursachen <sup>5)</sup>.

1) Annal. d. scienc. natur., 1868, Bd. IX, p. 345 – 379.

2) Vergl. meine physiol. Untersuchungen p. 163.

3) Flora 1873, Nr. 28 u. 29.

4) Siehe p. 120 Anmerkung, auch p. 137.

5) Nachträgliche Bemerkung. Da Batalin in Prioritätsansprüchen sehr empfindlich zu sein scheint (Siehe Flora 1874, p. 558), so ist es vielleicht nicht unnöthig, bezüglich der durch Wachstum zu Stande kommenden Bewegungen ausdrücklich auf p. 13 dieser Abhandlung zu verweisen. Andere Prioritätsansprüche wird Batalin nicht zu erheben haben, da alles Andere in seiner Arbeit entweder nicht neu oder unrichtig ist.

#### XIV. Die wesentlichsten Ergebnisse.

Die periodischen Bewegungen werden entweder durch wieder rückgängig zu machende Verlängerung (Variationsbewegungen) oder durch wirkliches Wachstum (Nutationsbewegungen) zu Stande gebracht.

Bei Helligkeitsschwankung erfolgt eine, aus einem Hin- und Hergang bestehende Receptionsbewegung, weil Abnahme der Beleuchtung Vermehrung, Zunahme der Beleuchtung Verminderung der Expansionskraft, resp. des Wachstums, und zwar gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften hervorruft. Die thatsächlich zu Stande kommende Verkürzung, resp. Hemmung des Wachstums, in der antagonistischen Hälfte, nach welcher hin die paratonische Bewegung gerichtet ist, ist Folge der mit der Einkrümmung verbundenen Compression, also Resultirende aus dieser und der durch Lichtwechsel bedingten Aenderung des Expansionsstrebens, resp. des Wachstums.

Der Act der Verdunklung treibt Expansion, resp. Wachstum vorübergehend über das Maass, welches der Gleichgewichtslage in andauernder Dunkelheit entspricht. Bei constantem niederem Helligkeitsgrade sind übrigen Expansionskraft, resp. Wachstum, ansehnlicher, als bei constantem höherem Helligkeitsgrade.

Auf eine durch Verdunklung hervorgerufene Receptionsbewegung folgen als Nachwirkungsbewegungen einige Hin- und Hergänge des Blattes, deren Amplitude sich allmählich verringert. Zeitdauer und Amplitude einer Receptionsbewegung, und damit auch der Nachwirkungsbewegungen, sind specifisch verschieden, nehmen an demselben Blattorgane aber mit Grösse des Helligkeitswechsels zu.

Die täglichen periodischen Bewegungen kommen durch Accumulation zu Stande, indem im wesentlichen Nachwirkungsbewegungen und neue paratonische Wirkungen Morgens und Abends gleichsinnig zusammengreifen.

Kommen mehrere Faktoren ins Spiel, so sind die täglichen Bewegungen die Resultirende der Componenten. So würde der Hauptblattstiel von *Mimosa pudica*, in Folge der alleinigen Wirkung der Verdunklung auf sein Gelenk, sich Abends erheben, senkt sich aber thatsächlich ansehnlich, weil mit der täglichen Bewegung der secundären Blattstiele die untere Hälfte des Hauptgelenkes eine vermehrte Compression erfährt.

Im Dunklen und bei constanter Beleuchtung wird die tägliche Be-

wegung in ungefähr gleichem Tempo, jedoch mit nachlassender Amplitude fortgesetzt, um endlich ganz zu erlöschen. Der tägliche Beleuchtungswechsel ist also nicht Regulator einer erblichen Bewegung, sondern bedingende Ursache der täglichen Bewegung.

Die Nachwirkungsbewegungen werden durch die wirklich ausgeführten, nicht etwa allein durch die in Folge des Helligkeitswechsels in den Gelenken angestrebten Bewegungen bestimmt.

Expansion, resp. Wachstum ändern sich bei den Nachwirkungsbewegungen in den antagonistischen Gewebecomplexen in gerade entgegengesetzter Weise.

Die im Gelenkparenchym vorhandene Spannungsintensität, resp. die Aenderung dieser bei paratonischen und täglichen Bewegungen, ist eine sehr ansehnliche. Bei *Phaseolus vulgaris* kann die abendliche Zunahme der Expansionskraft in der oberen Gelenkhälfte einem Druck von 5 Atmosphären entsprechen und dann die gesammte Ausdehnungskraft einen Druck von 7 Atmosphären überschreiten.

In den wachsenden Bewegungszonen bewirkt zunehmende Expansion Beschleunigung des Wachsthum; die rückgängig zu machende Verlängerung bei Variationsbewegungen ist eben Wachstum bei Nutationsbewegungen. Das Wachstum ist durch Ueberschreitung eines specifischen Maasses von Dehnung der Membranen bedingt und kann demgemäss in Gelenken auch dann hervorgerufen werden, wenn dieses specifische Maass durch excessive Verlängerung einer Gelenkhälfte überschritten wird.

Die inneren Vorgänge, welche die Expansionskraft und damit das Wachstum antagonistischer Gewebecomplexe bedingen, sind noch nicht sicher gestellt. In jedem Falle muss aber der der Expansionskraft direct zu Grunde liegende Vorgang von den diesen veranlassenden, durch das Licht hervorgerufenen Aenderungen unterschieden werden. Am wahrscheinlichsten dürfte der Expansionskraft ein vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübter Druck zu Grunde liegen.

Nach verhältnissmässig kurzer Beleuchtung hat die specifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen Verdunklung ihr Maximum erreicht. Nur bis zu diesem Punkte wächst die Ausgiebigkeit der paratonischen Bewegung mit der Zeit der Beleuchtung.

Die Dunkelstarre tritt nur in chlorophyllhaltigen Blattorganen ein und steht demgemäss in einer, aber nur indirecten Beziehung zu den Functionen des Chlorophyllapparates.

Bei intensiver Beleuchtung senken sich die Blättchen von *Oxalis Acetosella*, weil, von einem specifischen Helligkeitsgrade ab, die Expansionskraft mit steigender Erhellung in der unteren Gelenkhälfte in höherem Maasse, als in der oberen Gelenkhälfte abnimmt.

---

Unter den mir bekannten Fällen führen nur gewisse Blüten, wie die von *Crocus* und *Tulipa*, zu allen Zeiten ansehnliche Bewegungen in Folge von Temperaturschwankungen aus. Die antagonistischen Gewebecomplexe werden durch die Wärmeschwankungen gleichsinnig, aber ungleich schnell beeinflusst und zwar erfolgt Schliessungsbewegung bei Abnahme der Wärme, weil der Act des Temperaturabfalles vorübergehend eine, in der äusseren Partie der Bewegungszone schneller eintretende Wachstumsbeschleunigung hervorruft. Dagegen ist die Oeffnungsbewegung der Blüten durch Temperatursteigerung Folge davon, dass der innere antagonistische Gewebecomplex schneller als der äussere die ansehnlichere Wachstumschnelligkeit annimmt, welche ihm bei der hergestellten höheren Temperatur, wenn diese constant ist, zukommt. Ferner ist hinsichtlich der durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Bewegungen zu beachten, dass der niedrigeren Temperatur entsprechende Gleichgewichtszustand eine der Schliessung genäherte Lage der Blütenblätter bedingt.

In den oben namhaft gemachten Verhältnissen, wie ferner in dem Umstand, dass angestrebte Bewegungen sich bei höherer Temperatur schneller und ausgiebiger abwickeln, sind die Ursachen für die allerdings schwächeren Wirkungen von Temperaturschwankungen auf andere Blüten und auf Laubblätter zu suchen.

---

Die autonomen Bewegungen sind bei den Blattorganen verschiedener Pflanzen specifisch ungleich und eventuell gar nicht nachzuweisen. Von den täglichen Bewegungen sind die autonomen ganz unabhängig, doch können jene durch die spontanen Bewegungen, wenn diesen eine grosse Amplitude zukommt, verdeckt werden.

Die autonomen Bewegungen kommen zu Stande, indem sich die Expansionskraft in den antagonistischen Gelenkhälften in gerade entgegengesetzter Weise ändert.

---

Die negativ geotropischen und positiv heliotropischen Krümmungen der Gelenke können ohne Wachstum stattfinden; es muss also Geotropismus und Heliotropismus mit und ohne Wachstum unterschieden werden.

In Folge der durch Umkehrung bewirkten negativ geotropischen Krümmung solcher Gelenke, welche eine abendliche Senkung der Blätter vermitteln, wird die Relation der paratonisch hervorrufbaren Expansionsänderung derartig geändert, dass bei Helligkeitsabnahme die morphologisch untere Gelenkhälfte am schnellsten an Ausdehnungskraft gewinnt, die Bewegungen also in gerade entgegengesetzter Weise wie bei aufrechter Stellung der Pflanzen stattfinden.

Die Schwerkraft wirkt bei der negativ geotropischen Krümmung der Gelenke wie eine auslösende Kraft, welche gegenüber der ausgelösten Kraft eine sehr geringe Arbeit leistet.

## Erklärung der Tafeln.

Da so geringe und allmähliche Temperaturschwankungen, wie sie bei den Versuchen vorkamen, die Bewegungen unserer Blätter in keiner merklichen Weise beeinflussen, so ist der Gang der Temperatur nicht speciell verzeichnet worden. — Die Ablesungszeiten sind in allen Curven durch Punkte markirt.

### Tafel I.

A. *Nicotiana rustica*. Ein jüngeres Blatt ist am 20/7. 1873 zunächst am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curven angegeben), dann am 21. und 22. Juli in vollkommener Dunkelheit beobachtet. Temperatur während der Versuchszeit 19,4—20,9 ° C. — Die Ablesungen geschahen an einem gewöhnlichen Gradbogen, dessen Nullpunkt dicht unter die tiefste Stellung des Blattes verlegt ist. Zunahme der Grade bezeichnet Steigen des Blattes.

B. *Acacia lophantha*. Nachdem die täglichen Blattbewegungen in Folge 4 Tage lang fortgesetzter continuirlicher Beleuchtung eliminirt waren, wurde am 10. August 1873 um 8 Uhr Vormittags verdunkelt und weiterhin die Pflanze vollkommen dunkel gehalten. Den beiden Curven liegen Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze zu Grunde und zwar entspricht die untere Curve (Nr. 2) einem jüngeren, die obere Curve (Nr. 1) dem nächst älteren Blatte.

Die Ordinaten geben den Winkel an, welchen Fiederblättchen miteinander bilden, so dass also 0 der Aneinanderpressung, 180 der horizontalen Ausbreitung der Blättchen entspricht. Von den beiden Zahlencolumnen gehört die rechte (0—200) zu Curve 2, die linke (0—160) zu Curve 1. — An einem Blatte wurden je 3 bestimmte Paare Fiederblättchen an demselben Fiederstrahl zur Beobachtung gewählt und deren Neigungswinkel bestimmt, indem aus Carton geschnittene Dreiecke von bekannter Winkelgrösse zwischen die Fiederblättchen gehalten wurden. In der Reihe der benutzten Dreiecke differirte jedes folgende um 10 Grad von dem vorhergehenden. Stimmt die 3 Ablesungen nicht unter sich, so ist das Mittel aus denselben als Ordinate genommen worden. — Temperatur während der Versuchsdauer 22,0—22,8 ° C.

C. *Acacia lophantha*. Eine bis dahin unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsel gestandene Pflanze wurde am 7. Juli 1874 um 8 Uhr Vormittags verdunkelt und weiterhin bei völligem Lichtabschluss gehalten. — Vgl. p. 70. — Temperatur im Laufe des Versuches 20,7—21,9 ° C. — Ablesung und Bedeutung der Ordinaten wie in B.

### Tafel II.

*Acacia lophantha*. Beide Curven stellen Beobachtungen an zwei verschiedenen Blättern derselben Pflanze dar, welche, nachdem sie zuvor am täglichen Beleuchtungswechsel gehalten und unter dem Einfluss dieses noch am 7. Juni 1874 beobachtet war (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curven angegeben), weiterhin vollkommen dunkel gehalten wurde. Curve 1 entspricht einem älteren, Curve 2 einem jüngeren Blatt. Bezüglich der Beobachtung und graphischen Dar-

stellung gilt das für Taf. I B. Gesagte. — Die Temperatur schwankte an jedem einzelnen Tage höchstens um  $0,9^{\circ}\text{C}$ . und bewegte sich vom 7. bis 11. Juni zwischen  $20,7$  und  $22,2^{\circ}\text{C}$ .

### Tafel III.

*Mimosa pudica*. Die Curven dieser Tafel stellen einen Versuch dar, welcher mit einem kräftigen, 1 Paar Fiederstrahlen besitzenden Blatte durchgeführt wurde. Während der ganzen Versuchsdauer war die Pflanze dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt und bis 6 Uhr Morgens am 11. Juli 1874 bewegten sich die secundären Blattstiele in gewöhnlicher Weise. Zu der eben angegebenen Zeit wurden dann die secundären Blattstiele in einer gegen den Hauptblattstiel senkrechten Lage festgehalten und nach völliger Elimination der abendlichen Senkung des primären Blattstieles um 6 Uhr Morgens am 25/7. 1874 wieder losgebunden (Siehe p. 73).

Die Curven geben die Bewegung des Hauptblattstieles an und zwar entsprechen die Ordinaten den Graden, welche an einem Gradbogen abgelesen wurden, der so aufgestellt war, dass sein Mittelpunkt in das Hauptgelenk fiel, der 0 und 180 Grad verbindende Durchmesser vertical gerichtet war und Zunahme der Grade Steigen des Blattstieles angibt. — Die höchste im Laufe eines Tages beobachtete Bewegung der Temperatur betrug  $1,5^{\circ}\text{C}$ . und während der ganzen Versuchszeit lag die Temperatur zwischen  $20,8$  und  $23,7^{\circ}\text{C}$ .

### Tafel IV.

Bei den auf dieser Tafel dargestellten Versuchen war die eine Gelenkhälfte entfernt und das Blatt, resp. der Blattstiel, dem kurzen Arm des Hebedynamometers aufgelegt. Die Ordinate eines Coordinatenquadrates entspricht einer am Zeiger des Dynamometers abgelesenen Bewegung von  $\frac{3}{10}$  Grad und in allen Fällen zeigt Steigen der Curve Zunahme der Expansion in der von ihrem Gegenpart befreiten Gelenkhälfte an.

A. *Mimosa pudica*. In allen dargestellten Versuchen wurde an dem Hauptblattstiel und Stengel verbindenden Gelenke die obere Hälfte am Abend entfernt und des anderen Morgens die Beobachtung begonnen (Siehe p. 85).

Curve 1. Die secundären Blattstiele wurden gleichzeitig mit der Operation in einer zum Hauptblattstiel senkrechten Lage fixirt. Am ersten Beobachtungstage (1/8. 1874) blieb die Pflanze am Tageslicht (durch den stärker ausgezogenen Theil der Curve angegeben), wurde aber vom Abend dieses Tages ab vollkommen dunkel gehalten. — Temperatur während des Versuches  $22,7$ — $23,4^{\circ}\text{C}$ .

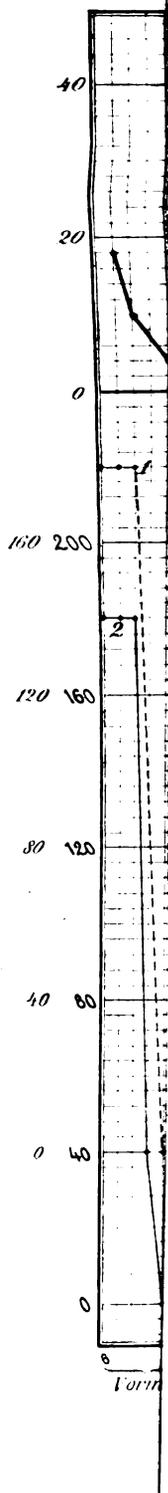
Curve 2. Die secundären Blattstiele werden gleichzeitig mit der Operation (am 27/7. 1874) festgehalten und von dieser ab blieb die Pflanze im Dunkeln. — Temperatur  $21,9$ — $22,6^{\circ}\text{C}$ .

Curve 3. Die secundären Blattstiele konnten sich frei bewegen, die Pflanze blieb am Tageslicht (4. August 1874). — Temperatur  $23,1$ — $24,0^{\circ}\text{C}$ .

B. *Phaseolus vulgaris*. An den zuvor unter normalen Verhältnissen gehaltenen Pflanzen wurde, nachdem sie seit Abend dunkel gehalten waren, am anderen Morgen um 6 Uhr eine Hälfte des Gelenkes eines einfachen Blattes entfernt und die Pflanze weiterhin vollkommen dunkel gehalten (Siehe p. 84).

Curve 1. Die obere Gelenkhälfte am 19. Juli 1874 entfernt und 12 Uhr Mittags die Beobachtung begonnen. — Temperatur während des Versuches  $21,9$ — $22,5^{\circ}\text{C}$ .

Curve 2. Die untere Gelenkhälfte am 23/7. 1874 entfernt. — Temperatur  $22,2$ — $22,8^{\circ}\text{C}$ .



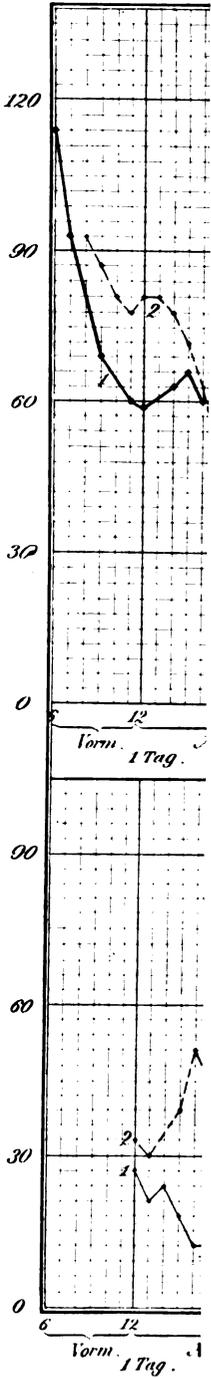














# OSMOTISCHE UNTERSUCHUNGEN.



*E. A. F. C. Mehl*

**OSMOTISCHE  
UNTERSUCHUNGEN.**

---

**STUDIEN ZUR ZELLMECHANIK**

VON

**DR. W. PFEFFER,**  
PROFESSOR DER BOTANIK IN BASEL.

---

MIT FÜNF HOLZSCHNITTEN.

---

**LEIPZIG,**  
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

**Uebersetzungsrecht vorbehalten.**

## VORWORT.

---

Während ich bestrebt war gewisse Bewegungsvorgänge auf den zu Grunde liegenden Zellmechanismus zurückzuführen, stiess ich auf Thatsachen, welche erst causal erklärt werden mussten, ehe auf ein erfolgreiches weiteres Vordringen zu rechnen war. Vor allem musste die Ursache der auffallend hohen hydrostatischen Druckkraft aufgedeckt werden, welche auch in Pflanzenzellen besteht, deren Zellsaft eine nur verdünnte Lösung ist, und hier wurde aus den Beobachtungen in der Pflanzenzelle die Fragestellung für experimentelle Erforschung abgeleitet. Welche osmotische Druckkraft erzeugen gelöste Körper, speciell die sogenannten Krystalloide, wenn sie nicht diosmiren? — so lautete die nächste Frage und Traube's Niederschlagsmembranen ermöglichten nach dem Muster der Pflanzenzelle den Apparat zu construiren, welcher zu den im physikalischen Theile niedergelegten Untersuchungen diene.

Durchaus von physiologischen Gesichtspunkten geleitet, wurde in den physikalischen Untersuchungen der Faden gelegentlich gerade da fallen gelassen, wo der Physiker von seinem Standpunkte aus die interessantesten Angriffspunkte erst gefunden haben würde. Meine wesentliche physio-

logische Aufgabe war aber, an der Hand der gewonnenen physikalischen Erfahrungen die maassgebenden Fundamente für die Zellmechanik osmotischer Vorgänge zu suchen. Auf Grund dieser Fundamente habe ich dann specielle physiologische Erscheinungen beleuchtet, um die derzeitige Sachlage klar zu legen. Hoffentlich wird dieses den Anstoss geben, dass auch Andere thätig auf einem Gebiete eingreifen, welchem die Arbeitskraft eines Einzelnen nicht entfernt gewachsen ist; denn osmotische Vorgänge kommen beinahe für alle Fragen in Betracht, welche sich auf Stoffwechsel und Kraftwechsel im Organismus beziehen.

Bonn, November 1876.

**W. Pfeffer.**

# INHALT.

## I. Physikalischer Theil.

### A. Apparate und Methode.

	Seite
1. Herstellung der Zellen. . . . .	3
2. Messung des osmotischen Wasserstroms . . . . .	14
3. Filtration unter Druck . . . . .	17
4. Messung der Druckhöhe . . . . .	20
5. Berechnung der Druckhöhe. . . . .	23
6. Herstellung und Controle der benutzten Lösungen . . . . .	25

### B. Versuche und Folgerungen.

7. Structur der Membran und Wege des osmotischen Austausches Entstehung der Niederschlagsmembranen. — Aufbau aus Molecülverbindungen (Tagmen). — Bewegung von Flüssigkeit durch die Tagmen und durch intertagmatische Räume. — Brücke's Theorie der Diosmose. — Unterscheidung von capillarer und molecularer Osmose. — Die Diosmose gibt kein relatives Maass für Moleculargrösse der diosmirenden Körper. — Unsere Niederschlagsmembranen gestatten wahrscheinlichst nur moleculare Osmose.	30
8. Diosmose gelöster Körper . . . . . Orientirung über meine Aufgabe. — Versuche mit einigen Stoffen.	46
9. Osmotischer Wasserstrom ohne Diosmose des wirkenden Körpers . . . . . Theoretische Darlegung. — Die wirksame Diffusionszone. — Beziehung zwischen osmotischer Wirkung und Diffusionsconstante.	49
10. Osmotischer Wasserstrom mit Diosmose des wirkenden Körpers . . . . . Vorgänge in einem Porus. — Bemerkungen über Druckhöhe und endosmotisches Aequivalent.	55
11. Abhängigkeit des osmotischen Wasserstromes von Membranbeschaffenheit und Concentration der Lösung . . . . . Einfluss der Thonmasse auf Permeabilität der Niederschlagsmembran. — Bedeutung der Membrandicke u. s. w. — Ist der Diffusionscoefficient unabhängig von der Concentration der Lösung? — Der osmotische Wasserstrom durch Lösungen verschiedener Concentration.	59
12. Osmotischer Wasserstrom durch Lösungsgemische . . . . . Versuche mit Membranen aus Ferrocyan kupfer und Pergamentpapier.	67
13. Filtration unter Druck . . . . . Versuche mit Membranen aus Ferrocyan kupfer.	70
14. Osmotische Druckhöhe. . . . . Bedingung für maximale Druckhöhe in einer Membran. — Vergleich der Wirkung von Colloiden und Krystalloiden in Membranen aus Ferrocyan kupfer, Pergamentpapier und Thierblase. — Beziehung zwischen Druckhöhe und osmotischem Wassereinstrom. — Beziehung der Druckhöhe zur Exosmose des wirkenden Körpers, zur Membrandicke u. s. w. — Druckhöhe in verschiedenen Zellen. — Druckhöhe und Concentration der wirkenden Lösung.	72

	Seite
15. Schwankungen der Druckhöhe . . . . .	83
Orientirung über die Frage. — Versuche in verschiedener Temperatur. — Allgemeine Ursachen veränderter osmotischer Wirkung.	
16. Historischer Ueberblick . . . . .	96
17. Experimentelle Belege . . . . .	102

## II. Physiologischer Theil.

18. Die Plasmamembran . . . . .	121
Orientirung über die Plasmamembran und ihre Bedeutung in diosmotischer Hinsicht. — Historische Bemerkungen. — Entstehung und Verhalten der Plasmamembran. — Die Wachstumsfähigkeit der Plasmamembran kann ohne Aenderung der diosmotischen Eigenschaften aufgehoben werden. — Ist die Plasmahaut eine resistente Membran? — Auflösung der Plasmamembran in dem Protoplasma. — Chemische Zusammensetzung. — Verschiedene Gebilde innerhalb der Zelle mit membranartiger Umkleidung. — Ist die Plasmamembran immer diosmotisch gleichwerthig?	
19. Bemerkungen über Molecularstructur. . . . .	149
Begriff der organisirten Substanz. — Plasmamembran. — Protoplasma.	
20. Diosmose durch die Plasmamembran . . . . .	154
Die Plasmamembran regulirt die diosmotische Aufnahme in Protoplasma und Zellsaft. — Einfluss von Membranbeschaffenheit auf Diosmose. — Aufnahme fester Stoffe. — Bemerkungen über Anhäufung von Stoffen und Stoffwanderung. — Zersetzungen unter Mithülfe der Diosmose. — Wirkung äusserer Einflüsse auf Dissociation.	
21. Druckverhältnisse in der Zelle . . . . .	165
Das osmotische System in der Zelle. — Auf anderem, als osmotischem Wege entwickelt der Protoplastkörper nur geringe Druckkraft. — Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas. — Osmotische Bedeutung von Krystalloiden und Colloiden. — Die osmotische Druckhöhe in Zellen. — Volumschwankungen in Protoplasma, Zellsaft und anderen von Membran umkleideten Gebilden durch osmotische Wirkungen. — Allgemeines über Ursachen der osmotischen Druckschwankungen.	
22. Zellmechanik von Bewegungsvorgängen . . . . .	188
Mechanik der Reizbewegung. — Der Auslösungsvorgang und der osmotische Druck. — Verschiedene Reizbewegungen. — Zusammenballung im Zellsaft der Haare von Drosera. — Allgemeines über Auslösungsvorgänge. — Periodische Bewegungen.	
23. Heliotropismus und Geotropismus . . . . .	207
Heliotropismus der Zelle und der Gewebe. — Ursache des Zellheliotropismus ist in Zellhaut zu suchen. — Zusammenhang zwischen positivem und negativem Heliotropismus. — Ist Richtung oder Intensität eines Lichtstrahles maassgebend? — Geotropismus.	
24. Einige Wachstums- und Gestaltungsvorgänge . . . . .	216
Die transversale Zusammenpressung der Zellhaut durch den Protoplastkörper. — Bemerkungen über Entstehung und Wachstum der Zellhaut. — Einige Ursachen für Gestaltungsvorgänge im Protoplasma.	
25. Auftrieb von Wasser durch die Zelle . . . . .	223
Ursache ist osmotische Wirkung in der Plasmamembran. — Wie ist einseitiger Wasserstrom möglich? — Einfluss von Zellhaut, Gewebespannung u. s. w. — Hofmeister's Appar. — Ursachen des einseitigen Wasserstromes. — Die Wurzelkraft in der Pflanze. — Ist Wasserstrom durch Zellen von inducirten oder erblichen Eigenschaften abhängig?	
26. Zusammenfassung einiger Resultate . . . . .	234

I.  
**Physikalischer Theil.**



## A. Apparate und Methode.

---

### 1. Herstellung der Zellen.

Gewisse Niederschläge können in Form von Membranen erhalten werden, wenn sie an der Contactfläche zweier Lösungen oder einer Lösung und eines festen Körpers entstehen. Traube<sup>1)</sup> stellte bekanntlich zuerst solche Membranen dar und entwickelte zugleich die Bedingungen unter denen sie sich bilden können, Bedingungen, welche erst später kurz erläutert werden sollen. Der Autor dieser wichtigen Entdeckung prüfte aus verschiedenen Stoffen gewonnene Membranen auf ihre Durchlässigkeit für gelöste Körper, wobei sich zeigte, dass solche durchweg weniger leicht, als durch die bisher zu diosmotischen Untersuchungen angewandten Membranen passiren, ja manche Körper, welche durch diese leicht diosmiren, waren unfähig bestimmte Niederschlagsmembranen zu durchwandern.

Die diosmotischen Untersuchungen führte Traube meist mit Membranen aus, welche die eine Seite eines Glasröhrchens verschlossen, in welches der auf seine diosmotischen Eigenschaften zu prüfende Körper gebracht wurde. Die Herstellung eines solchen Apparates gelingt in den meisten Fällen leicht, indem von der einen, zur Erzeugung eines Niederschlags nöthigen Lösung eine kleine Menge in das Glasröhrchen gebracht und dieses dann in die andere Lösung getaucht wird. An der Contactstelle der Lösungen entsteht dann bei richtigem Verfahren aus

---

1) Experimente zur Theorie der Zellenbildung und Endosmose, Archiv f. Anatomie und Physiologie von du Bois-Reymond und Reichert 1867, p. 87 ff. Eine erste Mittheilung Traube's über diesen Gegenstand findet sich im Centralblatt f. medic. Wissenschaften 1865. — Eine Zusammenfassung früherer und einiger neuerer Versuche gibt derselbe Autor im Tageblatt der Breslauer Naturforscherversammlung 1874. Ein Abdruck dieser Mittheilung in Botan. Zeitung 1875, p. 56 ff.

den beiden Membranogenen der Niederschlag in Form einer das Röhren verschliessenden Membran.

In allen Fällen operirte Traube mit frei in die Flüssigkeit hineinragenden Zellen. Diese sind nun einmal nicht sehr widerstandsfähig und weiter werden sie in allen Fällen dauernd an Grösse zunehmen, so lange ein osmotischer Wassereinstrom einen Druck im Innern hervorbringt, der dehnend auf die Haut wirkt. Hierdurch wird dann die Einschiebung neuer Hautpartikel hervorgerufen, sobald den beiden Membranogenen eine Begegnung in den erweiterten Zwischenräumen ermöglicht ist; ein Flächenwachsthum durch Intussusception, das diese Membranen in schönster Weise demonstrieren. Würden nun auch diese und andere Schwierigkeiten wohl zu überwinden sein, wenn es sich nur um Studien über diosmotischen Austausch handelt, so ist es doch unmöglich in freischwebenden Zellen den durch osmotische Wirkung zu Stande kommenden Druck zu messen. Um dieses zu ermöglichen, mussten die Membranen gegen eine widerstandsfähige, aber für Wasser und Salze verhältnissmässig leicht permeable Widerlage gelegt werden. Das zur Nachahmung auffordernde Modell boten die Pflanzenzellen dar, in welchen die in ihren diosmotischen Eigenschaften den künstlichen Niederschlagsmembranen ähnelnde Plasmamembran<sup>1)</sup> der Zellhaut angepresst ist.

Meine ersten Versuche gingen darauf hinaus, freischwebende Membranen durch osmotische Druckkraft so wachsen zu lassen, dass sie sich endlich einer Widerlage auflegten, welche das eine Ende eines Glasrohres verschloss. Gelang dieses nun auch mit einiger Mühe, so stellten sich doch bezüglich der Druckmessung Schwierigkeiten heraus, welche mich veranlassten, einen anderen Weg zu betreten. Es wurde nämlich durch die Poren, selbst der dichtesten Leinwand- und Seidengewebe, die Niederschlagsmembran schon bei geringem Drucke durchgepresst, d. h. es erschien die fortwährend wachsende Haut auf der anderen Seite des Gewebes an verschiedenen Stellen in Form kleiner Säckchen, welche sich weiter vergrösserten und eventuell endlich zerplatzten. Versuche dichtere Stoffe, wie Pergamentpapier oder Thonzellen, als Widerlage zu benutzen, gaben aus Gründen, welche ich hier unerörtert lassen will, auch kein günstiges Resultat.

Zu einem günstigen Resultat gelangte ich zuerst, indem ich Thonzellen, wie sie zu elektrischen Batterien benutzt werden, nach Anbring-

1) Was unter Plasmamembran zu verstehen ist, wird im physiologischen Theile dieser Abhandlung gezeigt werden.

ung geeigneter Verschlüsse, zunächst sorgfältig mit Wasser injicirt und dann die Zelle in eine Lösung von Kupfersulfat stellte. während ich in das Innere sogleich oder nach einiger Zeit Ferrocyankaliumlösung brachte. Die beiden Membranogene dringen jetzt diosmotisch in die sie trennende Thonscheidewand ein und bilden da, wo sie sich begegnen, eine Niederschlagsmembran aus Ferrocyankupfer. Diese erscheint vermöge ihrer rothbraunen Farbe als eine ganz feine Linie in der weissen Thonmasse, welche ausserdem farblos bleibt, weil die entstandene Haut ihre Membranogene nicht passiren lässt.

Diese »eingelagerten« Membranen habe ich übrigens fast nur zu Vorversuchen benutzt, während ich die eigentliche Untersuchung mit Membranen durchführte, welche der Innenfläche von Thonzellen aufgelagert waren. Alle mitzutheilenden Versuche sind, sofern nichts besonderes bemerkt ist, sämmtlich mit solchen »aufgelagerten Membranen« ausgeführt. Um diese darzustellen wurden die Thonzellen vollständig, z. B. mit Kupfervitriollösung injicirt, dann wurde schnell mit Wasser ausgespült und darauf eine Ferrocyankaliumlösung eingegossen. Näheres über die Herstellung der Apparate wird, nach dieser Orientirung, in Folgendem mitgetheilt werden.

In Fig. 1 ist der fertige Apparat mit dem zum Druckmessen bestimmten Manometer (*m*) ungefähr in halber natürlicher Grösse abgebildet; die Thonzelle (*z*) und die ineinandergesetzten Glasstücke *v* und *t* sind im medianen Längsschnitt dargestellt. Die von mir benutzten Thonzellen waren im Mittel ungefähr 46 Millim. hoch, maassen etwa 16 Millim. im Lichten und hatten eine Wandstärke von  $1\frac{1}{4}$  bis 2 Millimeter. In die

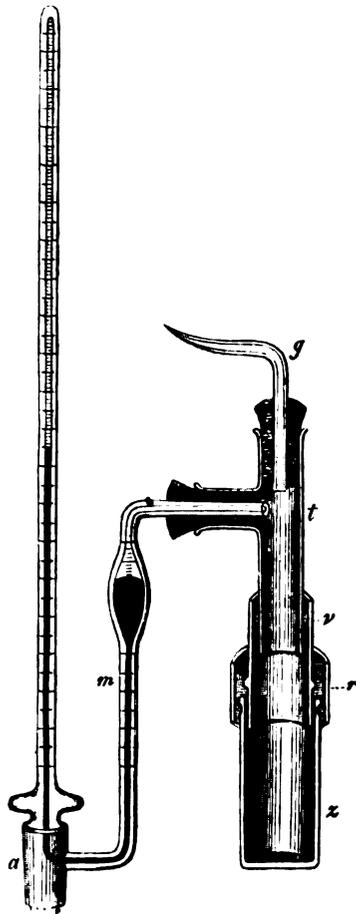


Fig. 1.

Thonzelle wurde das engere Glasrohr  $\sigma$  — es heisse Verbindungsstück — mit Siegelack eingeschmolzen und in das andere Ende dieses Rohres das Verschlussstück  $t$  in derselben Weise eingelassen, dessen Form und Bedeutung die Figur zeigt. Der mit  $r$  bezeichnete Glasring war nur bei Versuchen in höherer Temperatur nothwendig, in welchen der Siegelack erweichte. Der Ring wurde nämlich mit einer Kittmasse ausgefüllt, welche auch dann noch die ineinandergesetzten Stücke fest zusammenhielt.

Bei einiger Umsicht ist es nicht schwer die Lackschlüsse auch für höhere Druckkräfte ausreichend herzustellen; die grösste Sorgfalt ist auf Vereinigung von Thonzelle und Verbindungsstück zu verwenden. Für alle Versuche in niederer und mittlerer Temperatur wurde der enge Cylindermantel zwischen Thonzelle und Verbindungsstück mit zwei verschiedenen Lacksorten ausgefüllt, der grössere Theil des Mantels mit einem schwerer schmelzbaren gutem Packsiegelack, dem sich nach dem Innern der Zelle zu ein niederer Ring von weicherem Siegelack anschloss, welches durch Zusatz von Terpentin oder flüssigem Pech gewonnen war. Ausschliesslich dieser innere Ring, welcher vermöge seiner Beschaffenheit das Auftreten von kleinen Rissen nicht zuließ, kam in Contact mit der aufgelagerten oder auch eingelagerten Niederschlagsmembran, der festere Siegelack aber hatte das Herausschieben des Verschlussstückes durch Druck zu verhindern. Um diesen Doppelverschluss herzustellen, setzt man zunächst die Glasröhre mit dem schwerer schmelzbaren Siegelack in die Thonzelle ein, nimmt den hierbei vor der hineingeschobenen Glasröhre aufgewulsteten Lackring mit einem geeigneten Instrument hinweg, bringt den leicht schmelzbaren Siegelack hinein und drückt nun, nachdem dieser geschmolzen ist, den Glascylinder weiter ein. Auf sehr gute Vereinigung zwischen Lack und Thonzelle und einen glatten Abschluss des weichen Siegelackringes nach dem Zellinnern zu ist sorgfältigst zu achten, wenn nicht der Versuch wegen Undichten misslingen soll. Weil das kurze Zwischenstück einen Einblick in das Zellinnere gestattet <sup>1)</sup>, habe ich es vorgezogen dieses einzuschalten. Das dichte Einschmelzen des Verschlussstückes ( $t$ ) ist ohnehin immer sicher und leicht zu erreichen.

Bei Temperaturen bis zu 25 Grad gewährten die Verschlüsse bei allen erzielten Druckkräften vollkommene Sicherheit, bei höheren Temperaturen aber würde der erweichte Siegelack das Auseinanderschieben

1) Am besten übersieht man den inneren Abschluss des Lackringes mit Hilfe kleiner Spiegel, wie sie in der ärztlichen Praxis Verwendung finden, um z. B. im Kehlkopf zu beobachten.

der zusammengekitteten Stelle ermöglichen. Der Zusammenhalt wurde in diesen Fällen durch einen nicht erweichenden Kitt gesichert, die Dichte der Verschlüsse aber wie sonst durch Siegellack erzielt. Der von mir angewandte, von Hirzel<sup>1)</sup> empfohlene Kitt ist überhaupt seiner einfachen Darstellung und vielfachen Verwendbarkeit halber sehr zu empfehlen. Es wird einfach durch Zusammenreiben von Bleiglätte und Glycerin ein je nach Bedürfniss schwerer oder leichter flüssiger Teig hergestellt, welcher im Verlauf von 24 Stunden in eine steinharte Masse verwandelt ist. Des schnelleren Erhärtens halber empfiehlt es sich übrigens dem concentrirten käuflichen Glycerin etwas Wasser zuzusetzen.

In welcher Weise der Kitt angebracht wurde, ist aus Figur 1 zu ersehen. Der Glasring (*r*) wurde auf eine über die Thonzelle geschobene Papierscheibe aufgestellt und dann der Kitt einfach in den Ring eingegossen. Um sicher alles Gleiten zu vermeiden, habe ich stets in die Thonzelle eine Rille eingeschnitten, an das Verbindungsstück aber Protuberanzen angeblasen, wie solches auch in der Figur angedeutet ist. Da die poröse Thonzelle der Kittmasse das Glycerin entziehen würde, muss die Zelle zuvor mit Glycerin getränkt werden.

Um die Verbindung zwischen den beiden Glasröhren *t* und *v* bei höherer Temperatur zu sichern, wurde, wie es auch in der Figur durch ungleiche Schattirung angedeutet ist, der Cylindermantel zwischen jenen in der unteren Hälfte mit Siegellack in der oberen Hälfte mit Bleiglättekitt ausgefüllt. Soll dieser haften und seinen Zweck erfüllen, so muss er selbstverständlich mit der reinen Glasfläche in Contact kommen. Es ist dieser Bedingung so leicht Genüge zu leisten, dass ich die Angabe meines Verfahrens nicht für nöthig halte.

Der Bleiglättekitt würde freilich Säuren und Alkalien nicht Widerstand leisten, und müsste, wollte man mit solchen Körpern operiren, durch einen andern Kitt ersetzt werden. Eine geringe oberflächliche Umsetzung, wie sie durch Kupfersalze herbeigeführt wird, hat keine praktische Bedeutung.

Alle Thonzellen waren, ehe die vorerwähnten Verschlüsse angebracht wurden, zuerst mit verdünntem Kali, dann mit verdünnter Salzsäure (etwa 3procentiger) behandelt und nach gutem Auswaschen wieder vollkommen getrocknet worden. Es wurden so die in den genannten Medien löslichen Stoffe, namentlich auch Erden und Eisen entfernt, welche unter Umständen nachtheilig werden können.

1) Dingler's Polytechnisches Journal 1868, Bd. 111, p. 58.

Nach Fertigstellung der Verschlüsse wurde dann die Niederschlagsmembran nach dem schon angedeuteten Princip eingelagert, resp. aufgelagert. Zum Gelingen dieser Operation bedarf es aber durchaus einer Reihe von Vorsichtsmassregeln, welche nun in Folgendem erörtert werden sollen. Da ich hauptsächlich mit Ferrocyankupfermembranen experimentirte, welche der Innenfläche der Thonzelle aufgelagert waren, so will ich auch diesen Fall speciell ins Auge fassen.

Die Thonzellen wurden zuerst unter der Luftpumpe durch wiederholtes Evacuiren vollkommen mit Wasser injicirt, und dann mindestens einige Stunden in eine 3 Procent Kupfervitriol enthaltende Lösung gestellt und auch im Innern mit dieser Lösung gefüllt. Dann wurde die Thonzelle nur im Innern einigemal schnell mit Wasser ausgespült, durch eingeführte Streifen aus Filtrirpapier möglichst schnell gut abgetrocknet und, nachdem sie auch äusserlich etwas abgetrocknet war, einige Zeit an der Luft stehen gelassen bis sie sich eben noch feucht anfühlte. Dann wurde eine 3procentige Lösung von Ferrocyankalium in das Innere eingefüllt und die Zelle unmittelbar darauf wieder in Kupfervitriollösung eingestellt.

Hatte dann die Zelle 24 bis 48 Stunden ruhig gestanden, so wurde sie ganz mit der Ferrocyankaliumlösung gefüllt und in der Weise, wie es Fig. 1 zeigt, geschlossen. Es entwickelt sich nun allmählig ein gewisser Ueberdruck des Inhaltes, weil die Ferrocyankaliumlösung die Kupfervitriollösung an osmotischer Wirkung übertrifft. Nach weiteren 24 bis 48 Stunden wurde dann der Apparat wieder geöffnet und gewöhnlich eine Lösung eingefüllt, welche 3 Procent Ferrocyankalium und  $1\frac{1}{2}$  Procent Salpeter (dem Gewichte nach) enthielt und die einen osmotischen Ueberdruck von etwas mehr als 3 Atmosphären entwickelt. Sollte übrigens die Zelle zu Versuchen dienen, bei welchen eine höhere Druckkraft entstand, so wurde sie auch, indem eine mehr Salpeter enthaltende Lösung verwandt wurde, auf höheren Druck geprüft. Natürlich kann man bei diesen Probeversuchen beliebige selbstgefertigte Manometer verwenden.

Die zuerst langsame Drucksteigerung und eine gewisse Zeitdauer dieses geringeren Druckes sind erfahrungsgemäss für die Herstellung brauchbarer Apparate sehr wesentlich. Es ist ja auch einleuchtend, dass die ohne einseitigen Druck gebildete Membran über kleine Vertiefungen der Innenfläche der Thonzellen ausgespannt sein kann, denen sie sich in Folge der Druckentwicklung anschmiegen muss. Dieses mag dann mit Sicherheit vor sich gehen, wenn es ganz allmählig ausgeführt wird, während eine schnellere Drucksteigerung ein Zerreißen der

Haut herbeiführen dürfte. Wenigstens spricht für diese Auffassung, dass bei schnellerer Druckentwicklung das Quecksilber im Manometer zuerst bis zu einem gewissen Grade steigt, um sich dann wieder schneller oder langsamer zu senken. Bald nach dieser Wendung treten dann oft auf der Aussenfläche der Thonzelle kleinere oder grössere rothbraune Flecken von Ferrocyankupfer aus, ein Beweis, dass die aufgelagerte Membran ihre einstige Continuität verloren hatte.

Auch die Zeitdauer ist bei Herstellung unserer Zellen nicht ganz gleichgültig, wohl deshalb, weil die Membran sich allmählig etwas verdickt und widerstandsfähiger wird. Dieses kann z. B. da von Belang sein, wo die Membran einen die ganze Thonzelle durchsetzenden Porus verschliesst und durch eigene Widerstandsfähigkeit dem auf ihr lastenden Druck in solcher Weise entgegenwirken muss, dass weder Zerreissung, noch Wachsthum durch Intussusception zu Stande kommt, welches letztere ja ein Hervortreten der Membran auf der Aussenfläche der Thonzelle zur Folge haben würde. Diese und ähnliche Erwägungen lassen es auch begreiflich erscheinen, warum die Verdrängung der Luft in der Thonzelle von Bedeutung ist, denn, wenn die noch wachsende Membran auf eine Luftblase trifft, fehlt auf der Contactfläche mit dieser der eine, zu weiterem Wachsthum nothwendige Membranbildner.

Die Herstellung brauchbarer Zellen gelingt, wenn die angeführten Vorsichtsmassregeln durch Uebung unterstützt werden, mit grosser Sicherheit. Mir ist schliesslich von 20 Zellen kaum eine verunglückt, während ich anfangs mit grossen Schwierigkeiten zu kämpfen hatte, und, ehe ich zu partieller Abtrocknung meine Zuflucht nahm, überhaupt keine aufgelagerte Membran zu Stande brachte. Zuvor hatte ich mit eingelagerten Membranen operirt, bei deren Darstellung die gleichen Vorsichtsmassregeln zu beachten sind. Gewöhnlich tauchte ich die vollkommen mit Wasser injicirten Zellen zunächst in eine 3procentige Kupfervitriollösung und füllte erst nach 15 bis 20 Minuten die gleich concentrirte Lösung von Ferrocyankalium in das Innere ein. Die Membran entsteht so nicht in der Mitte, sondern ziemlich nahe an der Innenfläche der Thonzelle. Abgesehen davon, dass die aufgelagerte Membran Vortheile bietet, weil sie unmittelbar in Contact mit der eingefüllten Flüssigkeit kommt, während bei der eingelagerten Membran die Diffusionsvorgänge in der Thonmasse eine Rolle mitspielen, ist auch die Darstellung jener durchweg sicherer. Ich habe sogar einige Sendungen Thonzellen in Händen gehabt, in denen eine aufgelagerte Membran leicht hergestellt werden konnte, während ich brauchbare eingelagerte Membranen nur sehr schwierig oder wohl auch gar nicht zu

erzielen vermochte, ja von 10 Sendungen Thonzellen, welche zum guten Theil aus verschiedenen Fabriken stammten, erwies sich das Material nur zweier Fabrikate für Darstellung eingelagerter Membranen geeignet.

Die Beschaffenheit des Materials ist in jedem Falle nicht gleichgültig, selbst dann, wenn auch die Herstellung der Zelle thatsächlich gelingt. Es ist einleuchtend, dass die günstigsten Verhältnisse möglichst poröse Thonzellen gewähren, welche den osmotischen Austausch durch die Niederschlagsmembran so wenig als möglich beeinflussen. Am besten entsprechen diesen Anforderungen die schon erwähnten Thonzellen, welche ich zu meinen Versuchen verwandte; ich bezog diese von E. Leybold's Nachfolger in Cöln, dessen ganzer Lager-vorrath in meine Hände übergang. Die von dieser Firma aus derselben Fabrik weiterhin besorgten Thonzellen erwiesen sich zwar für Herstellung aufgelagerter Membranen vollkommen brauchbar, gestatteten jedoch die Darstellung eingelagerter Membranen kaum oder gar nicht und standen überhaupt in ihren Eigenschaften den zuerst erhaltenen Zellen nach. Von gleicher Güte wie diese letzteren habe ich auch aus neun anderen Fabriken bezogenes Material nicht gefunden und so bin ich nicht in der Lage, eine Bezugsquelle für Thonzellen geeignetster Qualität anzugeben<sup>1)</sup>. Für aufgelagerte Membranen immerhin vollkommen brauchbare Zellen von ungefähr gleichen Dimensionen, wie die von mir benutzten, wird übrigens E. Leybold's Nachfolger in Cöln liefern können.

Einige Vortheile würden eiförmige, in einen cylindrischen Hals auslaufende Zellen gewähren, doch da die in dieser Form für mich angefertigten Thonzellen dem Materiale nach gegen die schon erwähnten brauchbarsten Zellen zurückstanden, so benutzte ich begreiflicher Weise diese letzteren bei meinen Versuchen. Ich bemerke noch ausdrücklich, dass einige Fabrikate auch für Auflagerung von Niederschlagsmembranen sich als absolut unbrauchbar erwiesen und auch nach Behandlung mit Säuren und Alkalien blieben, obgleich das Aussehen dieser Zellen keinen Grund für dieses negative Verhalten erkennen liess. Doch muss hierfür die physikalische, nicht die chemische

<sup>1)</sup> Die zuerst von mir benutzten, aus dem Utensilienlager von E. Marquardt's Nachfolger in Bonn bezogenen Zellen liessen auch hinsichtlich der eingelagerten Membranen nichts zu wünschen übrig. Da nur wenige dieser Zellen vorrätzig, die aus derselben Fabrik weiterhin erhaltenen aber thatsächlich unbrauchbar waren, da ferner die Herstellung aufgelagerter Membranen anfangs nicht gelingen wollte, so kostete es begreiflicher Weise erhebliche Mühe und Zeit, ehe die technischen Schwierigkeiten überwunden waren.

Beschaffenheit massgebend gewesen sein, da wieder Zellen aus chemisch differentem Materiale die Herstellung geeigneter Niederschlagsmembranen gestatteteten.

In allen Fällen ist die Entstehung einer hohen osmotischen Druckkraft durch eine verdünnte Lösung schon an sich ein sicheres Criterium für die gelungene Bildung der Niederschlagsmembran. Wenn Schäden in dieser von Anfang an bestanden oder nachträglich auftraten, erreichte dieser Druck immer nur geringe Höhe, resp. ging auf ein geringeres Maass zurück. Thatsächlich reichte dieser Prüfstein in der Praxis aus, denn in allen diesen Fällen lieferten Versuche mit verschiedenen Zellen übereinstimmende Resultate bezüglich der zu Stande kommenden Druckhöhen und ebenso zeigten sich solche Membranen dann immer impermeabel für solche Körper, welche dieselbe fehlerlose Niederschlagsmembran diosmotisch nicht zu durchwandern vermögen.

Ebenso leicht wie aus Ferrocyankupfer konnte ich bei analogem Verfahren Membranen aus Berlinerblau und Calciumphosphat der Thonzelle auflagern. Zur Darstellung der Berlinerblaumembran wurde die Zelle zunächst mit Eisenchlorid ( $1\frac{1}{2}$ procentiger Lösung) durchtränkt und weiterhin 3procentige Ferrocyankaliumlösung in das Innere gegeben. Für Calciumphosphatmembranen wurde 3procentige Chlorcalciumlösung und mit etwas Natriumbicarbonat versetzte 6 Procent Dinatriumphosphat ( $\text{PO}^4 \text{Na}^2 \text{H} + 12 \text{H}_2\text{O}$ ) enthaltende Lösung verwandt. Die Membran aus Calciumphosphat und ebenso aus anderen geeigneten Stoffen, wie z. B. aus Eisenoxydhydrat und Eisenphosphat, gestattet das Operiren mit alkalischen Flüssigkeiten, durch welche Ferrocyankupfer und Berlinerblau zersetzt werden. Freilich müsste bei einigermassen alkalischen Lösungen der Lackschluss durch einen anderen Verschluss ersetzt werden.

Es ist wohl voranzusehen, dass alle aus gelösten Krystalloiden entstehenden Membranen auch auf Thonzellen aufgelagert werden können. Auch möchte ich glauben, dass die Herstellung solcher Membranen mit colloidalen Membranogenen gelingen dürfte, wenn auch einige Versuche, Membranen aus gerbsaurem Leim in Thonzellen aufzulagern, fehlschlügen. Diesem negativen Resultate ist aber durchaus keine Bedeutung beizumessen, da modificirte Methoden, die zu verfolgen ich keine Veranlassung hatte, sehr wohl zu einem Resultate führen könnten. Auch dürfte es wohl gelingen, aufgelagerte Membranen mit anderen unlöslichen Stoffen zu infiltriren, wodurch, wie Traube<sup>1)</sup> zeigte, die

1) Archiv für Anat. u. Physiologie l. c. p. 141.

diosmotischen Eigenschaften der Niederschlagsmembranen wesentlich modificirt werden können.

Es lässt sich natürlich dieselbe Thonzelle immer wieder für neuen Gebrauch herrichten, sofern die Niederschlagsmembran zu entfernen ist. Ich habe es zweckmässig gefunden zunächst, nach möglichster mechanischer Entfernung des Siegellackes, die letzten Spuren dieses durch Extraction mit Alkohol wegzunehmen. Zur Beseitigung des Ferrocyan Kupfers wurden darauf die Zellen etwa 24 Stunden mit verdünnter Kalilauge, der, um das Kupferoxyd zu lösen, etwas weinsaures Natronkali zugesetzt war, digerirt, endlich nach dem Auswaschen noch mit verdünnter Salzsäure behandelt. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Berlinerblaumembran gleichfalls durch aufeinanderfolgende Behandlung mit Kali und Säure, die Calciumphosphatmembran unmittelbar mit Säure entfernt werden kann. War um die Zelle Bleiglätte kitt gelegt, so lässt sich dieser natürlich mechanisch wegnehmen, um aber alles Blei sicher zu entfernen, empfiehlt es sich weiterhin aus naheliegenden Gründen nicht Schwefelsäure oder Salzsäure, sondern Salpetersäure anzuwenden. Um bei Anwendung von Bleiglätte kitt Verbindungsstück (*v*) und Verschlussstück (*t*) auseinanderzunehmen, ist es nachgerade am einfachsten das werthlose Verbindungsstück mit Sprengkohle zu zersprengen.

Ausser porösem Thone dürfte wohl noch manches andere Material zur Einlagerung oder Auflagerung von Niederschlagsmembranen brauchbar sein, doch habe ich in dieser Hinsicht nur Thierblase und Pergamentpapier und zwar mit Erfolg geprüft. Mit Pergamentpapier erhielt ich stets mit grösster Leichtigkeit eine Scheidewand, welche ihrem osmotischen Verhalten nach mit einer auf Thonmasse gelagerten Ferrocyan Kupfermembran übereinstimmte, wenn ich einen mit diesem Papier auf einer Seite verschlossenen Glas cylinder nach zuvoriger Injection des Pergamentpapiers mit Wasser, in Kupfer vitriollösung tauchte und gleich darauf Ferrocyan kaliumlösung in das Innere gab <sup>1)</sup>. Vollkommen

1) Solche Membranen sind zufällig auch von Kürschner (Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. I, 1842, p. 57) erhalten worden. Dieser trennte, in der Absicht den Durchgang einer Flüssigkeit durch eine sichtbare Reaction zu controliren, Lösungen von Blutlaugensalz und Kupfer vitriol durch thierische Blase. Da Kürschner in keiner Weise die Bedeutung des in der Membran entstehenden Niederschlags erkannte, so ist auch dem erwähnten Versuche durchaus kein Gewicht beizulegen. — Die Infiltration von Scheidewänden mit chromsaurem Blei, resp. Bariumsulfat, welche Brücke (Poggd f. Annal. 1843, Bd. 58, p. 89), resp. Ludwig (Zeitschr. für rationelle Medicin von Henle u. Pfeufer 1849, Bd. VIII, p. 25) ausführten, ist freilich als ein von einem bestimmten Gedanken geleitetes Experiment zu schätzen, das indess weder auf Bildung einer Niederschlagsmem-

dichte Verbindung zwischen Glas und Pergamentpapier gelingt leicht, wenn man zwischen beiden, vor dem Aufbinden mit Fäden, einen leicht trocknenden Spirituslack anbringt.

Für exacte Messungen sind die auf Thonzellen aufgelagerten Membranen entschieden vorzuziehen. Denn einmal wird das Pergamentpapier durch Druck gedehnt und der hieraus entspringende Fehler würde auch durch untergelegte Metallsiebe nicht ganz beseitigt, weiter wird die Niederschlagsmembran durch die Dehnung leicht beschädigt und auf ihre Continuität ist nur bei reichlicher Gegenwart der Membranogene zu rechnen. Endlich wurde bei allen Versuchen, nachdem der Ueberdruck 1 bis 2 Atmosphären erreicht hatte, Ferrocyankupfer durchgepresst, offenbar in analoger Weise, wie Niederschlagsmembranen durch dichte Leinwand gedrückt werden. Immerhin eignen sich die in Pergamentpapier eingelagerten Membranen zu manchen osmotischen Versuchen und namentlich auch zur Demonstration osmotischer Druckkraft. Indem man ein genügend weites Glasrohr an einem Ende in einen Hals auszieht und in diesem ein zum Einsetzen offener Manometer geeignetes Verschlussstück (*t* in Fig. 1) anbringt, hat man einen Apparat, der allen Anforderungen entspricht. Bei einer Röhrenweite von 20 bis 25 Millimeter hält gutes Pergamentpapier einen Ueberdruck von  $\frac{3}{4}$  bis 1 Atmosphäre sicher aus.

Die auf Thonzellen aufgelagerten Niederschlagsmembranen bilden auf der Thonmasse eine dünne Schicht, welche, wenn sie aus gefärbten Körpern, wie aus Berlinerblau oder Ferrocyankupfer besteht, gut zu übersehen ist. Zerschlagene Zellen zeigen, wie diese Niederschlagsmembran sich den Unebenheiten der Thonmasse eng anschmiegt und dem entsprechend selbst uneben ist. Für die Versuche selbst hat dieses zwar keine Bedeutung, würde aber dann schwer ins Gewicht fallen, wenn es sich um Messung der Membrandicke handelte, ja würde eine solche, die sonst auf optischem Wege sehr genau auszuführen wäre, unmöglich machen.

Mit den in Thonzellen aufgelagerten Niederschlagsmembranen hatte ich namentlich den numerischen Werth dreier Grössen unter

---

bran ausging, noch auch eine solche bei Anwendung der genannten Membranogene gegeben haben würde. — Uebrigens sind aus Niederschlagsmembranen manche der sog. metallischen Bäume gebildet, welche schon bei den Alchymisten eine Rolle spielten. Der Eisenbaum Glauber's ist ein aus Eisensalz und Wasserglas dargestelltes Eisensilicat. (Vgl. Kopp, Geschichte d. Chemie 1847, IV, p. 149.)

variablen Verhältnissen zu bestimmen. Nämlich: 1) die Bewegung von Wasser in eine Zelle, welche ein osmotisch wirkender Stoff bewirkt: 2) die Filtration, d. h. den Wasserausstrom unter bekanntem Druck: 3) die Druckhöhe, welche als Gleichgewichtszustand von 1 und 2 durch einen osmotisch wirkenden Stoff in einer geschlossenen Zelle zu Stande kommt. — Das Verhältniss der sich austauschenden Mengen von Wasser und Salz, das sog. endosmotische Aequivalent, für solche Körper zu bestimmen, welche durch die Niederschlagsmembran diosmiren, lag nicht in dem Plane dieser Arbeit.

Gleich hier sei bemerkt, dass ich unter »Osmose« oder »Diosmose« den Durchgang eines Körpers durch eine beliebige Scheidewand verstehe. Die osmotische Bewegung eines Körpers in das Innere einer Zelle werde ich wohl gelegentlich auch »Endosmose« nennen, also mit diesem Worte nur eine bestimmte Richtung des osmotischen Stromes bezeichnen. Der unter Nr. 3 erwähnte Gleichgewichtszustand zwischen Endosmose und Filtration soll als osmotische Druckkraft oder als Druckhöhe bezeichnet werden.

Bei allen Operationen ist es freilich möglich, die Niederschlagsmembranen ohne Gegenwart der Membranogene zu verwenden, doch kann immerhin leicht ein kleiner Riss auftreten, welcher grosse Fehler herbeizuführen im Stande ist. Ich habe deshalb, wo nicht besondere Gründe zu anderem Handeln vorlagen, vor allem bei Prüfung der Druckhöhe, der Innen- und Aussenflüssigkeit je einen der Membranbildner in solcher Menge zugesetzt, dass die osmotische Gegenwirkung beider sich gerade aufhob. Es konnte dieses, ohne einen erheblichen Fehler in den Versuchen herbeizuführen, um so eher geschehen, als erfahrungsgemäss schon sehr verdünnte Lösungen der Membranogene (0,1 Procent und weniger enthaltende) ausreichen, um entstandene Risse in der Membran zu reparieren. Wir werden auf diesen Punkt nochmals zu sprechen kommen.

## 2. Messung des osmotischen Wasserstroms.

Zur quantitativen Bestimmung der endosmotischen Wasserbewegung diente die in Fig. 2 abgebildete Zusammenstellung. Es wurde das Steigen der Flüssigkeitssäule in einem calibrirten Rohre ( $s$ ) beobachtet, welches mittelst Kautschuk in die Endöffnung des Verschlussstückes (vergl. Fig. 1) eingesetzt war. Die ganze Zelle wurde in Was-

ser<sup>1)</sup> eingetaucht, dessen Temperatur in zwei verschiedenen Höhen durch genaue Thermometer bestimmt wurde.

Die verhältnissmässig geringe endosmotische Volumzunahme und die Nothwendigkeit die Zeitdauer eines Versuches möglichst abzukürzen, forderten die Wahl eines engen Messrohres. Das von mir angewandte Rohr hatte einen Durchmesser von 1,4090 Millim. und war auf einer Strecke von 20 Centimeter in Millimeter getheilt. Eine genaue Calibrirung ergab für diese getheilte Strecke einen gleichmässigen Durchmesser, so dass überall die Erhebung der Flüssigkeit um 1 Millim., eine Volumzunahme von 1,559 Cubicmillim. anzeigt.

Einstellung der Flüssigkeitssäule im Messrohr und Zusammensetzung des Apparates bedürfen keiner besonderen Erläuterung; beiläufig sei nur erwähnt, dass das Austrocknen des nicht von Flüssigkeit eingenommenen Theiles des Messrohres mittelst eines Fadens geboten ist.

Bei dem verhältnissmässig grossen Rauminhalt der Zelle von mindestens 15 Cub.-Cent. macht sich eine Temperaturschwankung von 1°C. im Messrohre durch eine Aenderung des Flüssigkeitsniveau von durchschnittlich etwa 2 Millim. bemerklich und bedarf es deshalb einer genauen Controle der Temperatur. Es wurde diese an den beiden, mit ihren Kugeln neben dem unteren und oberen Ende der Zelle befindlichen Thermometern bis auf  $\frac{1}{20}$ °C. abgelesen: die Thermometer selbst waren in  $\frac{1}{10}$ ° getheilt und mit einem Geissler'schen Normalthermometer genau verglichen. Während eines Versuches wurde mit seltener Ausnahme dafür Sorge getragen, dass die Temperatur der Flüssigkeit höchstens um  $\frac{1}{5}$ °C. oscillirte, schon einige Zeit vor einer Ablesung wurde aber jedesmal die Ausgangstemperatur bis auf  $\frac{1}{20}$ °C. genau wieder hergestellt. Da dieses verhältnissmässig leicht durch Berührung des Glascylinders mit der Hand, oder mit einem kalten Körper zu erreichen ist, so zog ich diesen Weg einer Reduction auf gleiche Temperatur vor, welche eine jedesmalige Bestimmung des Ausdehnungswerthes gefordert hätte.

Die Niveauänderung der Flüssigkeitssäule im Messrohr wurde durch Ablesung mit Cathetometer bis auf 0,1 Millim. genau bestimmt,

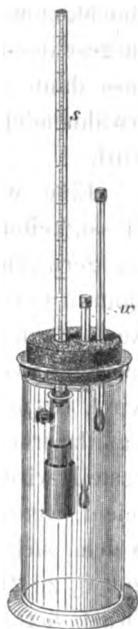


Fig. 2.

1) Ich werde kurz von Wasser als Aussenflüssigkeit sprechen, wenn diese auch eine diluirte Lösung des Membranbildners ist.

so dass der hieraus und aus Temperaturdifferenzen entspringende Fehler höchstens einer Höhenänderung von 0,3 Millim. im Messrohr gleichkommen kann. Directe Versuche, in denen osmotische Wirkung ausgeschlossen war, haben mir ausserdem die Gewissheit gegeben, dass dann dieser Fehler durch die schon erwähnten und noch zu erwähnenden Fehlerquellen zusammengenommen nicht überschritten wird.

Eine weitere Fehlerquelle, durch den Niveauunterschied der Flüssigkeiten innerhalb und ausserhalb der Zellen bedingt, kommt bei der geringen Bedeutung dieser kleinen Druckkraft für Filtration nur dann in Betracht, wenn die endosmotische Wirkung eine schwache ist. Auch dann ist dieser Fehler auf ein verschwindendes Maass beschränkt, wenn die Druckdifferenz selbst ein Minimum ist, was erreicht wird, wenn das Flüssigkeitsniveau im Messrohr entsprechend der Capillarerhebung höher, als die Aussenflüssigkeit im Glascylinder eingestellt wird. Nahezu ist dieses auch für verdünnte Salzlösungen erreicht, wenn die Capillarerhebung des Wassers zu Grunde gelegt wird, welche sich in unserem Messrohre für Temperaturen zwischen 8 und 20° C. zu 21 bis 21,5 Millim. berechnet<sup>1)</sup>. Der Filtration bewirkende Druck beträgt dann bei geringer Volumenänderung im Verlaufe des Versuches höchstens einige Millimeter.

Durch Verrücken der Verschlüsse kommt, wenn der Apparat vor Erschütterungen bewahrt wird, kein messbarer Fehler zu Stande, ebenso nicht durch Wasserverdampfung in dem engen Messrohr. Wesentlich aber ist, dass sich die Permeabilität der Membran mit der Zeit vermindert; durch Verdickung und Verstopfung wenn die Membranogene zugegen sind, durch Verstopfung allein wenn diese fehlen. Auch in diesem letzteren Falle ist eine solche Aenderung nicht ganz zu umgehen, jedoch bei Verwendung recht klarer Lösungen auf ein geringes Maass zu reduciren. Die Grösse dieses Fehlers ist in fast allen meinen Versuchen zu beurtheilen, indem eine Versuchsreihe gewöhnlich mit demselben Versuche abschliesst, mit welchem sie begonnen hatte.

Bei der Unbekanntschaft mit der Membrandicke und der Unmöglichkeit den Einfluss dieser und anderer Factoren zu bestimmen, konnte die endosmotische Wirkung unter verschiedenen Bedingungen immer nur mit derselben Zelle vergleichend untersucht werden. Hierbei zeigte es sich beim Wechsel verschiedener Lösungen als ausreichend, wenn die Zelle mit aufgelagerter Membran einigemal mit der neu einzufüllen-

1) Vergl. Buff, Physikalische Mechanik 1874, 2. Theil, p. 199.

den Flüssigkeit ausgespült wurde. Auch ergab sich, dass der Gleichgewichtszustand immer schon nach 10 Minuten hergestellt war, wie Ablesung in aufeinanderfolgenden Intervallen zeigte, ein Verfahren, das übrigens in allen Versuchen der Controle halber angewandt wurde.

Die Volumvergrößerung der in der Zelle befindlichen Lösung war in allen Fällen zu gering, um irgend zu beachtende Schwankungen in der Concentration hervorzubringen. Auch der osmotische Uebergang der gelösten Körper, wenn überhaupt ein solcher stattfand, war doch selbst für Salpeter — unter den von mir verwandten Stoffen der am stärksten diosmirende — so unbedeutend, dass er nach Ablauf der Versuchszeit kaum zu bestimmen war.

### 3. Filtration unter Druck.

Die Filtration unter bekanntem Druck wurde mit dem in Fig. 3 abgebildeten Apparate gemessen. Die Zelle (*z*) ist durch ein Glasrohr, welches nur der bequemen Handhabung halber in der dargestellten Weise gebogen wurde, mit dem birnförmigen Gefäss *o* verbunden, in welchem sich Quecksilber und Wasser, resp. wie auch in der Zelle, die mit der Aussenflüssigkeit äquilibrirte Lösung des einen Membranbildners befindet. In dieses Gefäss ist das zur Aufnahme der drückenden Quecksilbersäule bestimmte Rohr *s* und ausserdem an der Basis ein rechtwinklig gebogenes Rohr eingesetzt, welches mit dem Glashahn *w* und dem Sammelgefäss *h* versehen ist. Nachdem die erwähnten Theile mit Kautschukpfropfen sehr dicht schliessend ineinandergefügt waren, wurde zunächst das Gefäss *o* zum grössten Theil mit Quecksilber, dann die Zelle (*z*) mit Flüssigkeit gefüllt und darauf in der auch aus Fig. 1 zu ersiehenden Weise mit einem Kautschukkork geschlossen, durch welchen

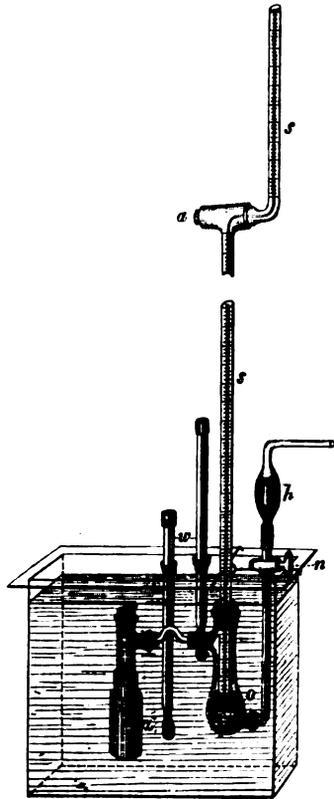


Fig. 3.

ein mit offener Capillare endendes Glasrohr geführt war. Die Kautschukkorke wurden endlich noch durch Drahtbänder unverrückbar fixirt.

Es handelt sich nun darum, die Zelle vollkommen mit Wasser zu füllen und durch dieses einen Theil des Quecksilbers im Gefäß *o* in das Sammelgefäß *h* zu verdrängen. Solches ist leicht zu erreichen, indem man mit einer geeigneten Vorrichtung Flüssigkeit durch die Capillare treibt, und dieses so oft wiederholt, bis alle Luft verdrängt und überhaupt der söeben bezeichnete Zustand erreicht ist. Nun schliesst man den Glashahn *n* und schmilzt die Capillarspitze ab, was, indem man zuerst etwas Wasserdampf erzeugt, so bewerkstelligt werden kann, dass in dem ganzen Apparate keine Luft zurückbleibt. Der Apparat wird dann, wie es aus der Figur zu ersehen ist, in eine Cuvette gebracht, welche Wasser oder die verdünnte Lösung des einen Membranbildners enthält. Um die Concentration dieser unverändert zu erhalten, ist die Cuvette mit Glasplatten überdeckt, durch welche auch 2 genaue Thermometer (*z*) geführt sind. Im Uebrigen wird der Apparat durch Einklammern des Druckrohres *s* festgehalten.

Der oberhalb des Sammelgefäßes *h* befindliche rechtwinklige Schenkel wurde mit einer Druckpumpe in Verbindung gesetzt und vermittelst dieser das Quecksilber in dem Druckrohre (*s*) auf die gewünschte Höhe hinaufgetrieben. Nach Abschluss des Glashahnes *n* gestattet dann der Apparat aus der Senkung der Quecksilbersäule in dem calibrirten Druckrohr die Filtrationsgeschwindigkeit unter bekanntem Druck zu bestimmen.

Das von mir benutzte Druckrohr erlaubt die pressende Quecksilbersäule auf eine Höhe von 250 Centim. zu steigern. Das Rohr ist aus zwei Stücken zusammengesetzt, deren Vereinigung und Communication durch einen Glashahn hergestellt wird. Die Durchbohrung des Glashahnes und überhaupt der ganze Schluss wird durch Fig. 3 (bei *a*), namentlich aber auch durch Fig. 1 (*a*) vorgeführt und es ist sogleich ersichtlich, dass hier kein die Schlusstücke auseinandertreibender Druck zu Stande kommt. Die Theilung in Millimeter läuft von dem unteren Rohr auf das obere weiter, was bei der Vorzüglichkeit der Geissler'schen Glashähne hinsichtlich der Druckhöhe keinen bemerklichen Fehler veranlasst. Auch die Dichte des Schlusses ist durch die bekannte meisterhafte Arbeit Geissler's<sup>1)</sup> für noch weit höhere Drucke vollkommen gesichert. Doch glaube ich hier die Bemerkung

---

1) Alle angewandten Glasapparate wurden von Herrn Dr. Geissler in Bonn gefertigt.

nicht unterlassen zu dürfen, dass sowohl das Druckrohr, wie auch dessen Vereinigung mit dem Druckapparate zweckmässiger in anderer Weise zu construiren wäre<sup>1)</sup> und auch von mir gleich anfangs anders construirt sein würde, wenn ich nicht mit Rücksicht auf bestimmte in Aussicht genommene Versuche, welche sich erst weiterhin als unnöthig erwiesen, Grund gehabt hätte, alle Metallschlüsse zu vermeiden.

Da Glasröhren so erheblicher Länge kaum von gleichmässigem Durchmesser zu erhalten sind, so musste wenigstens für die Stellen eine genaue Calibrirung vorgenommen werden, an denen Ablesungen zur Bestimmung der Filtrationsmenge ausgeführt wurden. Es genügt hier einfach die Bemerkung, dass der Durchmesser des erwähnten unteren Druckrohres zwischen 1,48 und 1,68 Millim. lag und auch das obere Druckrohr ein ähnliches Lumen hatte.

Bei Feststellung der Beziehung zwischen Druckhöhe und Filtrationsmenge wurde die Versuchsdauer für jede einzelne Druckhöhe so ausgedehnt, dass eine Senkung der Quecksilbersäule von mindestens 8 Mm. zu Stande kam. Durch Ablesung in einigen Intervallen wurde die Genauigkeit der Beobachtungen controlirt. Mit Rücksicht auf die Veränderlichkeit der Filtrationsschnelligkeit der Membran wurde möglichst schnell operirt und zum Schluss einer Versuchsreihe noch ein Experiment bei demselben Drucke angestellt, mit welchem die Versuchsreihe eröffnet war.

Wird die Temperatur des in der Cuvette befindlichen Wassers genau regulirt und die Temperatur der Luft, mit ihr auch die Temperatur der über Wasser ragenden Quecksilbersäule, auf derselben Höhe annähernd genau gehalten, so kommt der aus Temperaturdifferenzen und Ablesung zusammen entspringende Fehler höchstens der Verschiebung einer Quecksilbersäule von 0,4 Millim. gleich, dürfte diese Höhe aber wohl keinmal erreicht haben. Die Elasticität der Kautschukkorke bringt bei der geringen Druckänderung von 10 bis 15 Mm., wie sie für einen Einzelversuch in Betracht kommt, keinen zu beachtenden Fehler mit sich. Natürlich muss jeder Schluss sehr vollkommen und der Apparat unverrückbar aufgestellt sein. Aus nicht genauer Vertikalstellung, aus Anwesenheit von Luft im Apparat entspringende Fehler und einige andere zu vermeidende Fehlerquellen kann ich füglich unerwähnt lassen.

Zur Bestimmung des wirklichen mittleren Filtrationsdruckes müssen

1) Am besten würde eine etwas modificirte Construction sein, wie sie Regnault anwendete. Mémoir. de l'Académ. d. sciences d. l'institut de France. Bd. XXI, p. 329.

ausser der Höhe der pressenden Quecksilbersäule im Druckrohr, auch die Capillardepression des Quecksilbers in diesem, ferner der Ueberdruck des in der Cuvette befindlichen Wassers und eventuelle Schwankungen des Barometers in Rechnung gezogen werden. Eine Reduction der pressenden Quecksilbersäule auf  $0^{\circ}\text{C}$ . konnte ich unterlassen, da die Temperatur in einer Versuchsreihe constant war und ich nur das Verhältniss von Druckhöhe und Filtrationsmenge kennen lernen wollte.

#### 4. Messung der Druckhöhe.

Die osmotischen Druckhöhen wurden meist mit Luftmanometern gemessen; nur wo es sich um geringe Druckkräfte handelte, kamen wohl auch offene Manometer zur Verwendung.

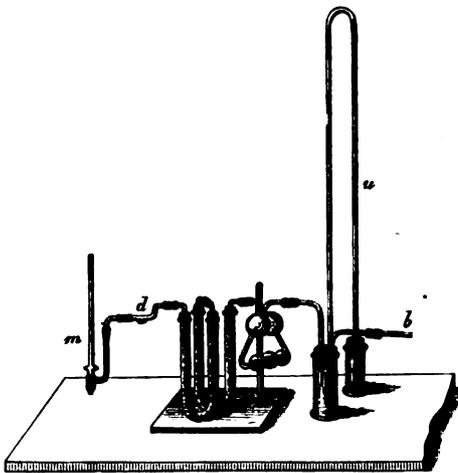
Die Gestalt meines Luftmanometers führt Fig. 1 in ungefähr halber natürlicher Grösse vor. Der längere geschlossene Schenkel ist mittelst des schon vorhin erwähnten Glashahnschlusses mit dem kürzeren offenen Schenkel verbunden, welchem ein erweiterter Raum zur Aufnahme von Quecksilber angeblasen ist. Beide Schenkel tragen eine von demselben Nullpunkt ausgehende Theilung in Millimeter, welche sich auf dem geschlossenen Schenkel über eine Strecke von 200 Millimeter erstreckt. Der Durchmesser dieses Schenkels wurde gering genommen (er lag bei den 3 von mir benutzten Manometern zwischen 1,166 und 1,198 Millim.), damit die osmotische Druckhöhe sich schneller und ohne erhebliche Wasseraufnahme in dem Apparat herstellen konnte. Der durchweg grössere Durchmesser in dem zweimal rechtwinklig gebogenen Schenkel erreichte in dem erweiterten Raume 7,5 bis 8 Millim.

Da immerhin die Möglichkeit vorlag, dass bei längerem Gebrauch etwas Flüssigkeit zu der im langen Schenkel abgeschlossenen Luft gelangen konnte, so wurde jedes Manometer nach höchstens fünfmaligem Gebrauche von Neuem mit trockner Luft gefüllt. Uebrigens ergab ein Controlversuch, dass selbst nach zehnmaligem Gebrauche die stark comprimirte Luft sich noch ebenso wie trockene Luft bei erheblicher Temperaturerhöhung ausdehnte, dass also soviel Wasser, um durch Dampftension sich bemerklich zu machen, noch nicht in die trockene Luft gelangt war.

Wesentlich mit Rücksicht auf diese öftere Neufüllung waren die Manometer nicht aus einem Stück angefertigt worden. Zunächst wurde ein gebrauchtes Manometer auseinander genommen, wobei das Innere des langen Schenkels rein erhalten werden kann, dann wurde nach Reinigung des kürzeren Schenkels die Zusammensetzung wieder her-

gestellt. Wenn es sich um Versuche bei höherer Temperatur handelt, muss ein auch unter diesen Umständen noch zähflüssig bleibendes Fett zur Dichtung des Glashahnes Verwendung finden. Durch Anbringung eines Siegellacktropfens ist die relative Stellung der beiden Schenkel leicht unverrückbar zu fixiren; nebenbei empfiehlt es sich, eine Kautschuklamelle so anzubringen, dass der Glashahn mit gewisser Kraft in seine Hülse gepresst wird.

Ein Apparat, mit dem eine Neufüllung der Manometer ohne viele Mühe auszuführen ist, wurde in Fig. 4 abgebildet. Das Glasrohr *b* wird mit einer Luftpumpe in Verbindung gesetzt und nun der ganze Apparat möglichst evacuirt. Dann lässt man ganz langsam Luft wieder einströmen, so dass diese, durch im Kaliapparat befindliche Schwefelsäure und durch Chlorcalcium vollkommen getrocknet, in das Manometer (*m*) gelangt. Vor diesem ist ein Glasrohr (*d*) eingeschaltet, welches in einer nach unten gerichteten Aussackung Quecksilber enthält. Dieses Rohr

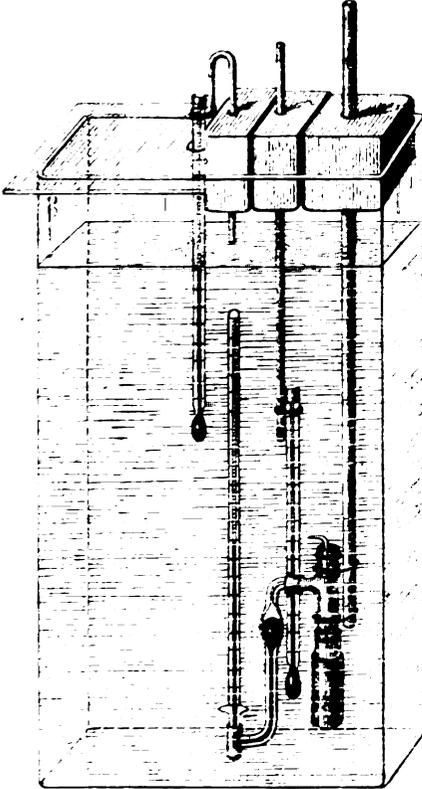


Figur 4.

und das Manometer werden, nachdem die Luft getrocknet und zuvor bis zu einem gewissen Grade verdünnt ist, so geneigt, dass das Quecksilber durch die einströmende Luft in das Manometer getrieben wird. Die Grösse der richtigen Evacuation kann dann an der einfachen Manometerprobe *u* für fernere Füllung markirt werden. Natürlich ist ein oft wiederholtes Auspumpen nothwendig, ehe man der Füllung des Manometers mit vollkommen trockener Luft versichert sein kann.

Zum Gebrauche wurde der nicht mit Quecksilber angefüllte Raum im offenen Manometerschenkel mit der Flüssigkeit gefüllt, welche auf ihre osmotische Wirkung geprüft werden sollte. Mit dieser wurde dann auch die Zelle angefüllt, nachdem das Manometer, wie es Fig. 1 (p. 5) zeigt, eingesetzt war und darauf der endliche Abschluss, ohne dass Luft im Apparate blieb, in der schon vorhin angegebenen Weise, mit Hilfe eines in eine Capillare ausgezogenen Glasrohres erreicht. Nach Abschmelzen der Capillarspitze empfiehlt es sich, durch weiteres Eintreiben

des Glasröhrchens, einen gewissen Druck in der Zelle herzustellen, um die Erreichung der endlichen Druckhöhe zu beschleunigen und zugleich die Wasseraufnahme in den Apparat zu beschränken. Nach Beendigung eines Versuches lässt man die Capillarspitze vor der Lampe aufblasen und kann so den Apparat ohne jede Schwierigkeit wieder öffnen. Wenn die Form der Glasröhre *t*, es mit sich bringt, dass die Kautschukkorke an ihrer inneren Endigung sich etwas erweitern, so gewinnen sie schon hierdurch einen bedeutenden Halt, doch wurden sie für höhere



Figur 5

Druckkräfte immer noch durch Anlegung von Champagnerknoten aus Metalldraht Kupferdraht oder eventuell Silberdraht vor dem Heraustreiben gesichert. Ich habe bei Druckkräften bis zu 7 Atmosphären immer mit Leichtigkeit vollkommen dichte Schlüsse herstellen können.

Wie aus Fig. 5 zu ersehen ist, wurde die geschlossene Zelle, an einen durch Kork geführten Glasstab befestigt, so in eine Cuvette eingesetzt, dass auch das Manometer ganz in Flüssigkeit eintauchte. Durch zwei genaue Thermometer wurde die Temperatur gemessen. Die Ueberdeckung der nicht durch Korke geschlossenen Oeffnung der Cuvette mit einer Glastafel diente dazu, die Verdampfung von Flüssigkeit dann zu verhindern, wenn die Cuvette mit verdünnter Lösung eines Membranbildners angefüllt war. Der Apparat ist in der Figur ungefähr in  $\frac{1}{4}$  der natürlichen Grösse dargestellt; die Cuvetten fassten beiläufig bemerkt 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Liter Flüssigkeit.

Um die genaue Vertikalstellung der Manometer leicht erreichen zu können, stellt man die Cuvetten am besten in mit Sand gefüllte Schalen. Wird über das ganze eine Glasglocke gestülpt und der Apparat in einem

gleichmässig temperirten Zimmer gehalten, so ist es unschwer zu erreichen, dass die Thermometer im Laufe einiger Stunden um weniger als  $\frac{1}{10}^{\circ}\text{C}$ . schwanken. Diese Constanz der Temperatur ist deshalb von Bedeutung, weil der endliche Gleichgewichtszustand zwischen osmotischem Einstrom und Filtration unter Druck, namentlich bei niederer Temperatur nur langsam eintritt und man dieserhalb genöthigt ist, vor Beendigung des Versuches sich von dem Feststehen der Quecksilbersäule im Manometer während einiger Stunden zu überzeugen. Bei Bestimmung der Druckhöhe für höhere Temperaturgrade wurde die ganze Cuvette in einen mit Sand gefüllten und mit Glasglocke überdeckten Heizapparat eingestellt, dessen Temperatur gut regulirt wurde. Bei Uebergang von niederen zu höheren Wärmegraden ist darauf zu achten, dass durch den vermehrten Druck, welchen Ausdehnung von Flüssigkeit und Luft herbeiführt, die Verschlüsse des Apparates nicht gefährdet werden.

Geringe osmotische Druckhöhen wurden wohl auch mit offenem Manometer gemessen, dessen langer Schenkel, um schnell den Gleichgewichtszustand herzustellen, aus einem engen Rohre von ungefähr 0,3 Millim. Durchmesser gebildet wurde. Gestalt und methodische Benutzung dieses Manometers bedarf keiner besonderen Erläuterung, beiläufig sei nur bemerkt, dass der Messungsfehler jedenfalls weniger als 3 Millim. beträgt.

### 5. Berechnung der Druckhöhe.

Die Druckberechnung aus den Ablesungen erfordern ausser den gewöhnlichen, noch einige durch Apparate und Versuchsanstellung gebotene Correctionen. Um die Berechnung möglichst bequem zu machen, verfuhr ich in folgender Weise.

Zunächst wurde das nur mit Quecksilber gefüllte Manometer, während der offene Schenkel mit Luft communicirte, vertical in einer mit Wasser gefüllten Cuvette aufgestellt. Aus den Ablesungen ergab sich unter Beachtung des Meniscusfehler und der Calibrirungstabelle des geschlossenen Manometerrohres, das corrigirte Volumen ( $v$ ), welches auf  $0^{\circ}\text{C}$ . und den Druck einer Quecksilbersäule von 1 Centim. Quecksilber reducirt wurde ( $v^0$ ). Diese Reduction erfordert die Kenntniss der Temperatur der eingeschlossenen Luft ( $t$ ), des Barometerstandes ( $b$ ), den abgelesenen Höhenunterschied der Quecksilbersäulen in den beiden Schenkeln des Manometers ( $d$ ) und die zu Gunsten des geschlossenen

Schenkels ausfallende Differenz der Capillardepression des Quecksilbers ( $c$ ). Man hat also:

$$v^0 = v \frac{(b \pm d - c)}{(1 + \alpha t)}.$$

Dieser Werth von  $v^0$  ist natürlich für jede Manometerfüllung nur einmal zu berechnen. — Die Werthe von  $(1 + \alpha t)$ , resp. deren Logarithmen, wurden aus den Tabellen in Bunsen's gasometrischen Methoden entnommen.

Das nach Erreichung der osmotischen Druckhöhe sich ergebende corrigirte Volumen ( $V$ ) reducirte ich zunächst nur auf  $0^\circ \text{C.}$  ( $V^0$ ) und berechnete den nach dem Mariotte'schen Gesetz sich ergebenden Mehrdruck ( $D$ ):

$$D = \frac{v^0}{V} (1 \pm \alpha t') = \frac{v^0}{V^0}.$$

Man erhält nun den durch osmotische Wirkung zu Stande gekommenen Druck ( $O$ ), indem von  $D$  subtrahirt resp. zu  $D$  addirt wird: 1) der Barometerstand ( $b'$ ); 2) der Unterschied des Quecksilberstandes in den Manometerschenkeln ( $d'$ ); 3) die Capillardepression des Quecksilbers ( $c$ ); 4) der auf Quecksilberdruck reducirte Ueberdruck von Seite der in der Cüvette befindlichen Flüssigkeit ( $e$ ), welcher ohne zu beachtenden Fehler dem Druck einer Wassersäule gleichgesetzt werden konnte, deren Höhe vom Niveau der Cüvettenflüssigkeit bis zu dem Quecksilber in dem Sammelgefäß des kurzen Manometerschenkels reicht <sup>1)</sup>. Es ist also

$$O = D - (b' \pm d' - c + e) = D - S.$$

Es ist natürlich am einfachsten, die Luftvolumina unmittelbar in der Millimetertheilung der Manometer auszudrücken.

Die geschlossenen Schenkel der drei von mir benutzten Manometer besaßen zwischen 1,166 und 1,198 Millim. liegende Durchmesser und dem entsprechend beträgt das Volumen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Millimeterstrichen 1,0651 resp. 1,1247 Cub.-Millim. Dieser Volumgehalt war für alle Zonen dieser Manometerröhren, wie die Calibrirung mittelst Quecksilberfadens ergab, ein als gleichförmig anzusehender. Auch der durch die abgeschmolzene Kuppe hervorgebrachte Fehler war in allen Manometern nur gering. Um mit gleichzeitiger Berücksichtigung des Quecksilbermeniscus das corrigirte Volumen zu

1) Thatsächlich besaß immer die in der Zelle befindliche Flüssigkeit ein etwas höheres specifisches Gewicht als die Aussenflüssigkeit. Jedoch ist der aus Vernachlässigung dieses Umstandes entspringende Fehler zu gering, um ihn in Rechnung zu ziehen.

erhalten, bedurfte es in einem Falle gar keiner Correction, bei den beiden anderen Manometern musste 0,2, resp. 0,6 zu dem abgelesenen Volumen addirt werden, um dieses in der Millimetertheilung ausgedrückt zu erhalten.

Die Capillardepression berechnet sich für den geschlossenen Schenkel der Manometer zwischen 8,1 und 9,6 Millim. Es konnte in allen Fällen eine Correction von 9 Millim. angebracht werden, ohne (selbst bei Temperaturunterschieden) in Betracht kommenden Fehler zu begehen. Um aus Adhäsion des Quecksilbers entspringenden Fehlern vorzubeugen, musste dieses, wie auch das Manometerrohr vollkommen rein gehalten werden. Immerhin empfiehlt es sich, vor Beendigung eines Versuchs durch leichte Erschütterungen des Apparates eine eventuelle Adhäsion zu beseitigen.

Ein kleiner Fehler, welcher aus der unterlassenen Reduction der drückenden Quecksilbersäulen auf gleiche Temperatur entspringt, konnte seiner Geringfügigkeit halber hier vernachlässigt werden. Es leuchtet dieses ein, wenn man beachtet, dass die Temperatur des Quecksilbers im Barometer während aller mitzutheilenden Versuche zwischen 12 und 19°C. lag und die drückenden Quecksilbersäulen im Manometer so niedrig sind, dass selbst bei Temperaturschwankungen von 20°C. der Druckunterschied weniger als 1 Millim. betragen würde. Ebenso bedarf es keiner Rechtfertigung, dass die Dilatation des Glases, die nicht vollkommene Exactheit des Mariotte'schen Gesetzes und einige andere unbedeutende Fehlerquellen nicht beachtet wurden.

Die Summe der Fehler, welche aus Ablesung, Temperaturschwankung und ungenauer Einstellung der Quecksilbersäule im Manometer entspringen, wird im höchsten Falle einer Verschiebung der Quecksilbersäule im Manometerrohre um 0,4 Millim. gleichkommen. Dieses bedingt, bei einem Ueberdruck von 1 Atmosphäre, einen Fehler von etwa 3 Millim., und wenn dieser auch bei 4 Atmosphären bis nahezu auf 8 Millim. steigt, so ist doch eine ausreichende Genauigkeit hergestellt.

## 6. Herstellung und Controle der benutzten Lösungen.

Gelegentlich wurde schon bemerkt, dass, um die Continuität der Membran zu sichern, sehr viele Versuche bei Gegenwart der Membranogene ausgeführt wurden, deren Concentration so regulirt war, dass sich beide osmotisches Gleichgewicht hielten. Dieses ist für die von mir wesentlich benutzten Membranbildner, für Ferrocyankalium und Kupferniträt der Fall, wenn die Lösungen von jenem 0,1 Procent, von

diesem 0,09 Procent<sup>1)</sup> (dem Gewichte nach) enthalten. Erfahrungsgemäss reichen diese sehr verdünnten Lösungen aus, um kleine Schäden in der Ferrocyankupfermembran zu repariren.

In fast allen Experimenten diente die Kupferlösung als Aussenflüssigkeit, während dem osmotisch zu prüfenden Zellinhalt Ferrocyankalium zugesetzt war<sup>2)</sup>. Der unsichern Abwägung des Kupfernitrates halber wurde eine annähernd 5 procentige Lösung dieses Salzes hergestellt, der Gehalt an Kupferoxyd durch Abdampfen und Glühen genau ermittelt und daraus der Gehalt an  $\text{Cu}(\text{NO}_3)_2 + 3\text{H}_2\text{O}$  berechnet. Auch von Ferrocyankalium wurde, um Lösungen anderer Körper mit bekannten Mengen jenes bequemer herstellen zu können, eine 1procentige Lösung aus über Schwefelsäure getrocknetem Ferrocyankalium vorrätzig gehalten.

Die Anwesenheit von Ferrocyankalium schliesst natürlich, sobald es sich um genaue osmotische Messungen handelt, die Verwendung solcher Stoffe aus, welche mit jenem Verbindungen oder Zersetzungen eingehen, doch würden z. B. die Natriumsalze durch Benutzung von Ferrocyannatrium einer Prüfung zugänglich werden. Auch muss erwogen werden, ob nicht in gemischten Lösungen ein indifferenten Stoff die osmotische Wirkung des Ferrocyankaliums modificirt und weiter ist zu beachten, dass für eine nach Gewichtsprocenten hergestellte Lösung der Gehalt an beigemengtem Ferrocyankalium in der Volumeneinheit der Lösung dem specifischen Gewichte dieser proportional ist, während die osmotische Wirkung wahrscheinlicher zu den Gewichtsmengen in der Volumeneinheit der Lösung in proportionalem Verhältniss steht.

Betrachten wir zunächst den zuletzt erwähnten Punkt. Es möge die reine Lösung eines Körpers von diesem die Gewichtsmenge  $a$  in der Gewichtseinheit enthalten und ein specifisches Gewicht von 1,08 besitzen. Soll nun eine Lösung gewonnen werden, welche wieder in der Gewichtseinheit die Gewichtsmenge  $a$  desselben Körpers, von Ferrocyankalium aber gleichzeitig in der Volumeneinheit ebensoviel enthält, wie eine reine, 0,1procentige Lösung dieses Salzes, so müssen  $\frac{0,1}{1,08} = 0,0926$  Grm. Ferrocyankalium und  $100 \cdot a$  Grm. des fraglichen Stoffes zu 100 Grm. Flüssigkeit gelöst werden. Wären 0,1 Grm. Ferro-

1) Man würde natürlich auch Kupfervitriol in geeigneter Concentration anwenden können.

2) Diese Innenflüssigkeit wurde mit destillirtem Wasser, die Aussenflüssigkeit mit Regenwasser dargestellt.

cyankalium abgewogen, so würden 0,0074 Grm. zu viel genommen sein und, falls die Gewichtsmengen in der Volumeneinheit für osmotische Wirkung massgebend ist, so müsste die Druckhöhe des zu prüfenden Stoffes um die Wirkung jener 0,0074 Grm. zu hoch gefunden werden. Ferrocyankalium habe ich nicht hinsichtlich der osmotischen Druckhöhe untersucht, doch habe ich Grund anzunehmen, dass diese für eine 1procentige Lösung geringer als 150 Ctm. Quecksilberdruck ist. Nehmen wir 150 Ctm. an, so würde die 0,0074 Grm. entsprechende Druckkraft ungefähr 1,1 Ctm. betragen. Ein solcher Fehler ist gegenüber hohen Druckkräften nicht gross; Lösungen von so ansehnlichem specifischen Gewichte, wie es unserer Betrachtung zu Grunde gelegt wurde, sind aber auch nur aus gewissen Colloidkörpern verwendbar, da Krystalloide in solcher Concentration einen Druck erzeugen, welchen unsere Apparate nicht wohl aushalten können. Bei einem specifischen Gewicht von 1,02 würde die Vernachlässigung der fraglichen Correction nur einen Fehler von 0,15 Ctm. Quecksilberdruck nach sich ziehen. Uebrigens habe ich bei Herstellung aller Lösungen, deren specifisches Gewicht 1,015 überschritt, diese Correction immer angebracht.

Unter allen von mir auf osmotische Wirkung geprüften Lösungen war eine solche mit 18 Gewichtsprocent arabischen Gummis die concentrirteste und auch die dichteste; ihr specifisches Gewicht wurde zu 1,072 bestimmt. Zwei in verschiedenen Zellen mit der reinen 18 procentigen Lösung angestellte Versuche ergaben folgende Druckhöhen für Ferrocyankupfermembran:  $a = 118,0$ ;  $b = 120,4$  Ctm. Quecksilber, während die nach obigem Princip mit Ferrocyankalium hergestellten Lösungen mit 18 Gewichtsprocent Gummi für dieselben Zellen ergaben:  $a = 118,9$ ;  $b = 119,7$  Ctm. Quecksilber, also genügend genau übereinstimmende Werthe <sup>1)</sup>. Dieses Resultat spricht auch zugleich dafür, dass die osmotische Wirksamkeit des Ferrocyankaliums durch fremde Beimengungen in keiner auffallenden Weise beeinflusst wird und was für eine concentrirte und dazu schleimige Lösung zutrifft, wird noch mehr für verdünnte Lösungen zu erwarten sein, vorausgesetzt natürlich, dass keine Zersetzungen ins Spiel kommen. Zur Sicherung habe ich auch noch 1 Procent Zucker enthaltende Lösungen in Ferrocyankupfermembran mit und ohne Gegenwart der Membranogene geprüft. Es wurde hier ohne die Membranogene 48,9 Ctm., mit den Membranogenen 49,8 Ctm. Quecksilberdruck gefunden.

In gleicher Weise wurde auch für zwei andere Membranen, für

---

1) Diese Versuche sind in den Belogen unter Nr. VIII A und B aufgeführt.

Berlinerblau und Calciumphosphat, zunächst das osmotische Gleichgewicht der wässrigen Membranogenlösungen aufgesucht. Da ich diesen Gleichgewichtszustand für Eisenchlorid mit Rücksicht auf eine Lösung dieses Salzes feststellte, deren Eisengehalt nicht speciell bestimmt wurde, so kann ich hier keine sicheren Angaben mittheilen. Wenn der factische und der von der Fabrik angegebene Gehalt an Eisenchlorid für meine Ausgangslösung übereinstimmen, so würden eine 0,025 procentige Lösung von wasserfreiem Eisenchlorid und eine 0,1procentige Ferrocyankaliumlösung in einer Berlinerblaumembran gleiche osmotische Wirkungen hervorbringen. Aus ähnlichen Gründen bin ich auch nicht in der Lage die Concentration der Lösungen aus Chlorcalcium und Natriumphosphat genau anzugeben, welche auf den beiden Seiten einer Calciumphosphatmembran befindlich, in osmotischem Gleichgewicht stehen.

Die Concentration der osmotisch wirkenden Lösungen erfährt bei unserer Versuchsanstellung für den Fall, dass der gelöste Körper nicht diosmirt, nur eine nicht ins Gewicht fallende Aenderung. Bei Zugrundelegung desjenigen Manometers, dessen geschlossener Schenkel den grössten Durchmesser besass, würde eine Steigung der Quecksilbersäule um 100 Mm. die Aufnahme von ungefähr 0,11 Cub.-Ctm. Wasser in den etwa 16 Cub.-Ctm. betragenden Zellinhalt anzeigen. Um den ausserdem noch in Betracht kommenden Einfluss der elastischen Compression des Kautschuks u. s. w. zu bestimmen, wurde die Capillarspitze (vgl. Fig. 1) so innerhalb eines Rohres geöffnet, dass die herausgespritzte Flüssigkeitsmenge durch Wägung bestimmt werden konnte. Diese so gefundene Menge unter Berücksichtigung ihres specifischen Gewichtes mit der Menge verglichen, welche die Manometerbeobachtung als aufgenommen angezeigt hatte, ergab die durch elastische Dehnung bedingte Aufnahme für eine Druckhöhe von 2 Atmosphären zu 0,05 Cub.-Ctm., von 4 Atmosphären zu 0,09 Cub.-Ctm. Beachtet man nun, dass zu Beginn eines Versuches durch Eintreiben des capillar ausgezogenen Glasröhrchens eine den Verhältnissen nahe entsprechende Druckkraft hergestellt wurde, so sieht man leicht ein, dass die Gesamtaufnahme von Wasser 0,14 Cub.-Ctm. kaum einmal erreicht haben wird. Eine Erörterung in wie weit Temperaturschwankungen hier in Betracht kommen, kann ich füglich unterlassen.

In allen Fällen wurde das specifische Gewicht der eingefüllten und der nach dem Versuch ausgefüllten Lösung genau controlirt; für diosmirende Körper war diese Bestimmung zur Ermittlung der Concentra-

tion am Schlusse des Versuches ohnehin geboten. Wenn die anfängliche Concentration der eingefüllten Lösung und die Verminderung des specifischen Gewichts während des Versuches bekannt sind, so ist damit, da der Gehalt an Ferrocyankalium so gut wie unverändert bleibt, der Gehalt an osmotisch wirksamer Substanz in der ausgefüllten Lösung bestimmt, sobald aus einem gegebenen specifischen Gewicht die Concentration der reinen (von Ferrocyankalium freien) Lösung ermittelt werden kann. Die Aussenflüssigkeit in der Cuvette kann natürlich bei ihrer relativ sehr grossen Menge als unverändert angesehen werden.

Da schon verdünnte Lösungen von geringem specifischen Gewicht (z. B. 1,004) hohe osmotische Druckkräfte erzeugen können, so mussten, sollte die Beziehung dieser zur Concentration genau bestimmt werden, auch die Bestimmungen des specifischen Gewichtes, resp. der gelösten Stoffmenge genügend genau sein. Die Abwägung in einem etwas mehr als 12 Grm. Wasser fassenden Gläschen kann unschwer so genau ausgeführt werden, dass die vierte Decimale jedenfalls exact ist, dagegen ist diese in keinem Falle gesichert, wenn nicht der Einfluss der Luftdichte in Rechnung gezogen wird <sup>1)</sup>. Statt dieser nicht immer einfachen Rechnung zog ich es vor, das specifische Gewicht der eingefüllten Lösung von bekanntem Gehalte und das der mit Beendigung des Versuches ausgefüllten Lösung unter gleichen Bedingungen zu bestimmen, ein Verfahren, das freilich eine vermehrte Zahl von Wägungen mit sich brachte, weil keine Bestimmung mit einer anderen als commensurabel betrachtet werden konnte, sobald während beider Wägungen die Lufttemperatur um mehr als 2°C. und gleichzeitig das Barometer um mehr als 5 Mm. verschieden gewesen war. Beiläufig sei hier noch bemerkt, dass ich das Gläschen immer bei 17,5°C. mit Flüssigkeit füllte und dafür Sorge trug, dass die Temperatur der Wage höchstens um 2°C. differirte.

Bei eventueller Differenz in der Dichte der eingefüllten und ausgefüllten Lösung hätte streng genommen auch noch das specifische Gewicht der reinen Lösung des osmotisch geprüften Körpers auf gleiche äussere Bedingungen reducirt werden müssen. Hiervon durfte aber, da diese Differenz immer nur gering war, bei der Berechnung des osmotischen Verlustes Abstand genommen werden. Immerhin war dann für specifisch leichtere Lösung noch eine Genauigkeit erreicht, welche der Sicherstellung der vierten Decimale bis auf eine Stelle entsprach.

---

1) Methode und Fehlergrenze der Bestimmung des specifischen Gewichtes sind sorgfältig behandelt von Kohlrausch in den Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg 1857, Bd. VIII, p. 1 ff.

Wenn z. B. einer 1procentigen Lösung eines Stoffes eine Dichte von 1.004 zukommt, so würde die Ermittlung ihres Gehaltes aus dem specifischen Gewichte bis auf 0,025 Procent genau sein. Eine solche Genauigkeit ist aber in der That auch nöthig, denn einem so geringen procentischen Gehalte entspricht schon eine Druckwirkung von 2.5 Ctm. Quecksilber, wenn die osmotische Wirkung einer 1 procentigen Lösung dem Drucke einer Quecksilbersäule von 100 Ctm. gleichkommt, eine Grösse, die thatsächlich noch von manchen Körpern, wie von Salpeter und Kalisulfat übertroffen wird.

Die Bestimmung des specifischen Gewichtes ist eine allgemein anwendbare und mindestens ebenso genaue Methode als irgend eine andere. Ich habe deshalb auch davon Abstand genommen den Substanzgehalt in Lösungen auf andere Weise zu ermitteln. Dagegen habe ich die Reinheit des von mir in vielen Versuchen angewandten Rohrzuckers mit Hilfe von Wild's Polaristrobometer<sup>1)</sup> controlirt, indem ich das Drehungsvermögen einer Lösung bestimmte, welche in 100 Cub.-Ctm. 10 Grm. bei 110°C. getrockneten Zucker enthielt. Aus den in verschiedenen Versuchen gewonnenen Ablesungen berechnete sich der Zuckergehalt zu 9,93 bis 10.05 Volumprocente, Werthe, die eben anzeigen, dass der fragliche Zucker reiner Rohrzucker war. Natürlich hinterliess dieser Zucker beim Verbrennen auch nur eine Spur Asche.

---

## B. Versuche und Folgerungen.

---

### 7. Structur der Membran und Wege des osmotischen Austausches.

In der so sehr bedeutungsvollen Arbeit, welche die Herstellung von Niederschlagsmembranen lehrt, zeigte Traube<sup>2)</sup>, dass solche nicht nur aus colloidalen, sondern auch aus krystalloiden Componenten zu entstehen vermögen. Um in Form einer Membran ausgeschieden werden zu können, muss nach Traube<sup>3)</sup> 1) der Niederschlag amorph sein, 2) sollen die Molecularzwischenräume der Membran so eng sein,

---

1) Siehe Wüllner, Physik 1871, 2. Aufl., Bd. II, p. 591. — Bei Anwendung von Natriumlicht fallen meine Zuckerbestimmungen mit diesem Apparate erfahrungsgemäss genauer als bis auf  $\frac{1}{10}$  Procent aus.

2) L. c. 1867, p. 87.

3) Vgl. l. c., 1875, p. 59.

dass die Molecüle der Componenten nicht hindurch diosmiren können. Letzteres Postulat ist zunächst nicht in aller Strenge zu nehmen, denn, wie schon Traube nachwies, sind gewisse Niederschlagsmembranen einer allmäligen Verdickung fähig, was mit absoluter Undurchdringlichkeit für die Membranogene natürlich unvereinbar ist. Lässt man ein wenig von einer etwa 3procentigen Lösung von Kaliechromat in eine ungefähr gleich concentrirte Solution von Bleiacetat einfließen, so bildet sich an der Contactfläche beider zunächst ein membranöser Niederschlag, bald aber trübt sich der von der Membran umschlossene Raum, durch Ausscheidung von Bleichromat und nicht lange darauf zerfällt gewöhnlich die überhaupt nur geringe Cohäsion zeigende Haut. Es ist ja auch leicht begreiflich, wie bei lebhafterem diosmotischem Austausch der Membranogene die Niederschlagsmembran nicht bestehen kann und Traube<sup>1)</sup> hat mit Recht hervorgehoben, dass jenes Anstausches halber nicht eine jede Verbindung eines Körpers zur Membranbildung geeignet ist.

Die andere Forderung Traube's, zur Membranbildung seien amorphe Niederschläge erforderlich, ist insofern richtig, als bis dahin nur Membranen aus amorph erscheinenden Niederschlägen bekannt sind. Ob aber die kleinsten Theile (Molecüle oder Molecülverbindungen) dieser nicht krystallinische Formen haben können, das ist eine offene Frage. Für etwas derartiges spricht wohl die schon von Traube<sup>2)</sup> beobachtete Wirkung der Membranen aus gerbsaurem Leim auf polarisirtes Licht, eine endgültige Entscheidung möchte ich aber nicht auf Grund dieses Verhaltens fällen. Jedenfalls ist es aber geboten den Ausspruch Traube's nicht als ein Gesetz anzusehen, da es recht wohl möglich erscheint, dass, bei richtiger Wahl der Membranogene, Niederschlagsmembranen aus unzweifelhaft krystallinischen kleinsten Theilchen gewonnen werden, wenn sie nicht vielleicht schon dargestellt sind. Ich selbst hatte mir aber nicht zur Aufgabe gemacht, die Bedingungen der Membranbildung speciell zu studiren.

Zwingt auch das Verständniss der experimentellen Resultate nicht unbedingt dazu, eine ganz bestimmte Vorstellung über den molecularen Aufbau der Niederschlagsmembranen zu Grunde zu legen, so macht sich das geistige Bedürfniss nach tieferer Einsicht doch um so mehr geltend, als nur auf Grund einer solchen unsere Gedanken dem Wege eines Körpers durch die Membran zu folgen und die Hypothesen über die Molecularconstitution wie immer, so auch für die Membranen, viel-

1) L. c., 1867, p. 132.

2) L. c., 1875, p. 59.

fache Anregungen zu weiteren Forschungen zu geben vermögen. Die nachfolgenden Erörterungen beziehen sich zunächst auf die thatsächlich bekannten, aus colloidalen Körpern aufgebauten Membranen, würden indess auch leicht solchen durch Fällung gewonnenen Häuten anzupassen sein, welche aus Krystalloiden zusammengefügt sind.

Alle Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass die näheren Bestandtheile der Colloide nicht die Molecüle selbst, sondern durch Aggregation dieser entstandene Molecülverbindungen sind. Molecüle werden bekanntlich durch wechselseitige Sättigung der chemischen Verwandtschaftseinheiten und Bindungseinheiten der Atome gebildet, Molecülverbindungen aber entstehen, indem gleichartige oder ungleichartige Molecüle, ohne Umlagerung und Zerreiſung des Zusammenhaltes der sie constituirenden Atome, zu einem Ganzen höherer Ordnung zusammentreten, das zusammengehalten wird durch die wechselseitigen Anziehungen, welche die Molecüle als einheitliches Ganzes aufeinander ausüben, durch Kräfte, die natürlich aus der Wirkungsfähigkeit der Atome, aber auch aus deren räumlichen Lagerung im Molecül resultiren. Wie die Molecüle zu Molecülverbindungen, so werden wiederum diese letzteren, als einheitliches System wirkend, zu einem Ganzen noch höherer Ordnung zusammentreten und so eine grössere körperliche Masse bilden können. Vergleichen wir, um ein anschauliches Bild des zwar als Ganzes wirkenden, aber dennoch in seinen Bestandtheilen sich bewegenden Systems zu gewinnen, die Planeten aus Atomen zusammengesetzten Molecülen, so entspräche unser durch Centralkräfte zusammengehaltenes Sonnensystem einer Molecülverbindung und wie Sonnensysteme wieder vermöge der ihrer Gesamtmasse entsprechenden Resultirenden wirken, so können auch Molecülverbindungen zu einem Ganzen höherer Ordnung vereinigt werden.

Da »Molecülverbindung« ein an sich schon unbequemes, für Zusammensetzung aber unbrauchbares Wort ist, so schlage ich vor, eine Molecülverbindung ein »Tagma« (*τὸ τάγμα*, der nach Gesetz geordnete Haufen) zu nennen und glaube eine solche Benennung um so eher rechtfertigen zu können, als mir auch von Seite gewiegter Chemiker das Bedürfniss nach einer präcisen Bezeichnung zugestanden wurde. Syntagma ist dann eine jede aus gleichartigen oder ungleichartigen Tagmen zusammengesetzte Körpermasse, mit Paratagma lässt sich speciell eine vorwiegend in die Fläche ausgedehnte Masse bezeichnen, wie sie uns in den Niederschlagsmembranen vorliegt. Dass die von Nägeli begründete Anschauung über das Wesen organisirter Substanz ein specieller Fall syntagmatischer Anordnung ist, kann erst im physiologischen

Theile dieser Abhandlung gezeigt werden. Hier aber muss ich darauf hinweisen, dass dieser geniale Gelehrte mit wahrhaft bewundernswerthem Scharfsinn eine syntagmatische Anordnung für Stärkekörner und Zellhäute <sup>1)</sup> zu einer Zeit erschloss, als die Chemie meines Wissens Molecülverbindungen als nähere Körperbestandtheile noch nicht kannte. Leider lässt sich die von Nägeli angewandte Bezeichnung nicht beibehalten, da dieser unser heutiges Molecül Atom, unser Tagma aber Molecül nannte.

Molecülverbindungen wurden zuerst von Kekulé <sup>2)</sup> in die Chemie eingeführt und die Zulässigkeit, ja die Nothwendigkeit jener neben der directen Atomverkettung wird heute wohl ausnahmslos anerkannt <sup>3)</sup>. So wenig Uebereinstimmung nun auch in concreten Fällen besteht und so sehr, namentlich bei den wechselnden Anschauungen über Valenz der Atome, tagmatische Gruppierung der Molecüle ausgedehnt oder eingeschränkt wird, so scheint doch ein solcher Zusammenhalt der Molecüle für krystallwasserhaltige Körper allgemein angenommen zu werden. Nun aber enthalten wahrscheinlich alle Körper im colloidalen Zustand dem Krystallwasser analog gebundenes Wasser (für eine grössere Zahl ausgesprochener Hydrate ist dieses allgemein bekannt, für andere, wie Berlinerblau, Ferrocyankupfer, Calciumphosphat u. s. w. haben es Untersuchungen ergeben) und so müssen wir denn auch in den wasserführenden Colloiden Tagmen annehmen, in denen mindestens Wasser mit dem Molecüle des Körpers tagmatisch verknüpft ist.

Die langsame Hydrodiffusion, sowie die geringe oder mangelnde Fähigkeit löslicher Colloide <sup>4)</sup>, durch solche Membranen zu diosmiren, welche Krystalloide ungemein leicht passiren lassen, sind absolut nur verständlich, wenn die näheren Bestandtheile (richtiger deren Wirkungssphäre) der Colloide relativ grosse Partikel sind und diese Ueber-

1) Nägeli, Die Stärkekörner, 2. Heft der pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer 1858, p. 332 ff.

2) Lehrbuch d. organischen Chemie 1861, p. 145, 444 u. s. w.

3) Siehe Lothar Meyer, Die modernen Theorien der Chemie 1872, 2. Aufl., z. B. p. 277. — A. Naumann, Molecülverbindungen nach festen Verhältnissen 1872, p. 21 ff. und Naumann, Allgemeine Chemie (I. Bd. v. Gmelin-Kraut's Handbuch der Chemie VI. Aufl.) 1876, p. 293 ff. — In wie weit Gründe dafür sprechen, dass flüssige und feste Körper Molecülverbindungen der in Gasform isolirt bestehenden Molecüle sind, ist in obigen Schriften erläutert. — Wie mancherlei chemische Erfahrungen auf complicirte Verkettungen von Atomen oder Molecülen hinweisen, ist u. a. auch jüngst wieder von Zincke hervorgehoben, Annal. d. Chemie 1876, Bd. 182, p. 243.

4) Ueber das Fortbestehen von Molecülverbindungen in Lösungen vergl. z. B. Naumann, Allgem. Chemie p. 477 ff.

legung liess auch schon Graham<sup>1)</sup> die Vermuthung aussprechen, es möchte der colloidale Zustand eines Körpers durch Zusammenlagerung einer gewissen Zahl krystalloider Molecüle zu Stande kommen. Nun ist es aber jedenfalls a priori wahrscheinlicher, dass eine solche Vereinigung nicht durch atomistische, sondern durch moleculare Verkettung geschieht und letzteres muss allein zulässig erscheinen, sobald man beachtet, dass gewisse Körper, z. B. das Eisenoxyd, im krystalloiden, wie im colloidalen Zustand bekannt ist. Es thut hier wenig zur Sache, dass wir lösliche und unlösliche Körper vergleichen; will man aber zu Lösungen übergehen, so beachte man etwa, dass Eisenchlorid durch Aufnahme von Eisenoxyd colloidal wird<sup>2)</sup>, dass weiter lösliches Eisenoxydhydrat ein ausgesprochenes Colloid ist, während lösliche Ferrisalze, deren Molecül mehr als 3 Atome Wasser und vielleicht eine Säure von sehr hohem Moleculargewicht enthält, durch dieselbe Membran sehr leicht diosmiren, welche dem Ferrihydroxyd kaum in Spuren oder gar nicht Durchtritt gestattet. Alle diese Erwägungen verleihen der Annahme von Tagmen, als näherer Bestandtheile der Colloide, jedenfalls den Werth einer höchst wahrscheinlichen Hypothese<sup>3)</sup>.

Es wird durch Uebereinkunft festzustellen sein, ob mit Syntagma ein anderer als fester Aggregatzustand von tagmatischen Massen bezeichnet werden soll. Mir selbst scheint es zweckmässiger, Syntagma für den festen Aggregatzustand zu reserviren und etwa Polytagma in anderen Fällen zur Bezeichnung zu verwenden.

Nicht eine jede Körpermasse muss aus Tagmen zusammengesetzt sein, denn es werden auch die Molecüle direct, ohne zuvorige Aggregation zu einem höheren Ganzen, unbegrenzt zusammentreten können. Eben dieser möglichen unbegrenzten Zusammenlagerung halber, können wir eine so entstehende Körpermasse, sei es ein Krystall oder ein amorpher Körper, nicht ein Tagma nennen, denn dieses ist ja nur ein aus bestimmter Anzahl von Molecülen gesetzmässig geordnetes Ganzes von geringen Dimensionen, das selbstverständlich mit den bedingenden Gesetzen auch selbst variabel ist. Es wird nun unvermeidlich der Wunsch nahe gelegt, die Zusammensetzung auch solcher Körpermassen präcis bezeichnen zu können, welche durch directe Vereinigung von

1) Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1862, Bd. 121, p. 71.

2) Graham l. c., p. 46.

3) Ein bestimmter Unterschied zwischen Colloiden und Krystalloiden ist nicht anzugeben, doch behalte ich der Bequemlichkeit halber diese Unterscheidung bei, indem ich, wie üblich, einen relativ leicht durch Thierblase oder Pergamentpapier diosmirenden Stoff ein Krystalloid, einen relativ schwer durch solche Membran diosmirenden Körper ein Colloid nenne.

Moleculen gebildet werden. Ich möchte es aber der Zukunft überlassen, mit dem Bedürfniss auch den Namen zu creiren und darüber zu entscheiden, ob Commolecel oder Polymolecel (*vox hybrida*) oder ein besser klingendes Wort zu wählen ist.

Wasseraufnahme zwischen die Tagmen, wie sie Niederschlagsmembranen zukommt, ist nach unserer Definition kein Postulat für ein Syntagma, vielmehr ein unter gegebenen Verhältnissen möglicher specieller Fall. Ebenso ist eine jede Form und Zusammensetzung eines Tagmas zulässig. Welche Form den die Niederschlagsmembranen aufbauenden Tagmen zukommt, lasse ich dahingestellt. Die schon erwähnte entschiedene Doppelbrechung, welche Membranen aus Gerbsäureleim unter gekreuzten Nicols zeigen, spricht wohl zu Gunsten polyedrischer Tagmen, ohne indess ein ganz zwingendes Argument zu sein <sup>1)</sup>).

Damit ein flüssiger oder gelöster Körper diosmiren kann, muss er nothwendig die Membran imbibiren und umgekehrt, wenn eine Aufnahme in die Membran stattfindet, dann ist der diosmotische Durchgang dieses Körpers gesichert, es sei denn, dass besondere Verhältnisse erfolgreich entgegenarbeiten. Als diosmotische Wege bieten sich dar: 1) die zwischen den Tagmen bleibenden Räume und 2) für den Fall der Körper in die Constitution der Tagmen eintritt, der Durchgang durch diese selbst. Den letzteren Fall werden wir zunächst für Wasser ins Auge fassen.

Ferrocyan Kupfer ist, wie vielleicht alle Colloide, wasserhaltig; bei 100° C. getrocknet enthält es nach Rammelsberg <sup>2)</sup> 7 Aequivalente Wasser, womit natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass der Niederschlag vor dem Trocknen eine weitere, lockerer gebundene Wassermenge einschloss. Wie Graham <sup>3)</sup> mittheilt, fällt Ferrocyan Kupfer aus concentrirten Lösungen der Componenten als fast farblose Gallerte nieder, welche erst bei weiterem Wasserzusatz die gewöhnliche rothbraune Farbe durch Wasseraufnahme erlangt. Es ist hier an einem bestimmten Beispiel die verbreitete Erscheinung demonstriert, dass einem wasserhaltigen Niederschlage durch eine Salzlösung ein gewisser Theil seines che-

1) Vergl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1867, p. 354.

2) Graham-Otto, Anorgan. Chemie IV. Aufl., Bd. III, p. 232. Andere Autoren geben den Wassergehalt etwas anders an. — Beiläufig sei hier bemerkt, dass bekanntlich der mit Ferrocyan Kalium erhaltene Niederschlag  $\text{Fe Cy}^6 \text{Cu}$  immer etwas Kali gebunden enthält.

3) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 48.

misch gebundenen Wassers entzogen werden kann. Wenn aber eine aus solchem Niederschlag bestehende Membran Salzlösung und Wasser trennt, dann muss nothwendig, abgesehen von anderen Strömen, eine Wasserbewegung durch die Substanz selbst, also durch die Tagmen unserer Niederschlagsmembran zum Salze hin eintreten, während ein entgegengesetzter Uebertritt von Salz nicht erforderlich ist.

Obiges tritt uns in allgemeinerer Form entgegen, sobald wir es auf den continuirlichen Bewegungszustand der Materie basiren. Ein gegebener Gleichgewichtszustand in dem um hier bei Niederschlagsmembran und imbibirendem Wasser zu bleiben in der Zeiteinheit eine gleiche Zahl von Wassermoleculen aus dem umgebenden Medium in die Wirkungssphäre eines Tagma und aus dieser in die angrenzende Flüssigkeit fliegen, wird gestört, sobald aus irgend einem Grunde die bisherige Relation des Austausches aufgehoben wird. Dieses ist auch der Fall, wenn die Membran Wasser und die Lösung eines Stoffes trennt, welcher vermöge molecularer Anziehungskraft die Zahl der nach dieser Seite hin aus der Wirkungssphäre der Tagmen übertretenden Wassertheile vermehrt und so natürlich einen einseitigen Wasserstrom vom Wasser zur Lösung hin unterhält. Ebenso muss auch durch die Tagmen ein Wasserstrom von der Zelle in das umgebende Wasser sich bewegen, wenn das innerhalb der Zelle befindliche Wasser unter Druck versetzt und hierdurch die lebendige Kraft der Moleculé gesteigert wird.

Natürlich ist in allen Fällen der als Differenz molecularer Bewegungen sich ergebende Wasserstrom, seiner Ausgiebigkeit nach (*ceteris paribus*) abhängig von der Intensität der chemischen Bindung des Wassers. Denn hiervon hängt es ja ab, wie viele Wassertheilchen in der Zeiteinheit vermöge ihres Bewegungszustandes aus dem Wirkungsbereiche eines Tagmas oder eines Moleculs entfliehen. Das schon namhaft gemachte Verhalten des Ferrocyan Kupfers zeigt, dass in diesem wenigstens ein gewisses Quantum von Wasser nicht allzu energisch gebunden sein kann und die schwankenden Angaben über den Wassergehalt anderer colloidalen Niederschläge, wie z. B. des Berlinerblaus<sup>1)</sup> und des Calciumphosphates, sind vielleicht dadurch bedingt, dass bei verschiedenem Trocknen ungleiche Aequivalente Wasser entweichen. Ob nun in dem colloidalen Niederschlag bestimmte Wassermengen so lose gebunden sind, dass sie bei den üblichen Proceduren des Trocknens immer abgerissen werden, lässt sich nach den vorliegenden An-

1. Nach Graham-Otto, Lehrbuch d. Chemie IV. Aufl., Bd. 2, p. 1202 enthält bei 100° getrocknetes Berlinerblau 12 Aequivalente Wasser. — Ueber Calciumphosphat siehe ebenda p. 354.

gaben nicht beurtheilen, eigene Untersuchungen in dieser Richtung habe ich aber nicht angestellt.

In analoger Weise werden auch andere Körper durch Tagmen, Molecüle u. s. w. sich bewegen (diosmiren) können, sobald sie in die Constitution dieser eintreten, welche natürlich dabei auch unter Umständen wesentlich geändert werden kann. Ich glaube hier nur von Constitution sprechen zu können, da man wohl jeden Eintritt eines Stoffes in das Molecülaggregat eines Tagmas als einen Fall chemischer Bindung ansehen darf. Die Menge des so gebunden werdenden Stoffes, sowie die Art und Weise dieser Bindung werden natürlich wesentlich mit massgebend für die Quantität des diosmotischen Austausches auf diesem Wege sein.

Dem Durchgang von flüssigen und gelösten Körpern ist die diosmotische Bewegung von Gasen durch Flüssigkeitsschichten insoweit im Wesentlichen analog, als es sich um Absorption des Gases auf einer Seite der Flüssigkeitlamelle und Rücktritt in den gasförmigen Zustand auf der entgegengesetzten Seite handelt; hier geht eine Gasbewegung nach der Seite, auf welcher das Gas unter geringster partiärer Pressung steht.

Einen weiteren Weg für Durchtritt eines Stoffes durch eine Membran bieten die zwischen den Tagmen bestehenden Räume, deren Existenz die Discontinuität der Materie selbstverständlich fordert. Freilich könnten diese intertagmatischen Räume von minimaler Grösse sein und selbst dem Wasser keinen Eintritt gestatten, ein Fall, der bei jedem für dieses Medium impermeablen Sytagma thatsächlich realisiert sein würde. Bei unseren Niederschlagsmembranen dringt aber Wasser sicher in diese Räume ein. Es folgt dieses sogleich daraus, dass auch gelöste Körper die Membran diosmotisch durchwandern, welche gegen den Niederschlag selbst nachweislich ganz indifferent sind, also durch die Tagmen selbst nicht passiren können. So lange aber dieser letztere Weg nicht ausgeschlossen ist, kann natürlich nicht ohne Weiteres aus der Permeabilität der Membran für einen bestimmten Stoff auf ausschliessliche Bewegung in intertagmatischen Räumen geschlossen werden. Die Wasseraufnahme in diese ist nach dem namhaft gemachten Criterium für alle mir zu Handen gekommene Niederschlagsmembranen zu erweisen, und auch deshalb, sobald Permeabilität vorliegt, nothwendig, weil die Häute jedenfalls nie aus einer einzelnen Schicht von Tagmen bestehen. In der Dickenrichtung der Membran aneinandergereihte und sich nicht direct berührende Tagmen erfordern aber, um sich

gegenseitig Wasser mittheilen zu können, dass die intertagmatischen Räume selbst Wasser führen.

Die Unfähigkeit, auch gewisser sonst leicht diosmirender Körper, Niederschlagsmembranen zu durchwandern, kann über die geringe Weite der intertagmatischen Räume keinen Zweifel lassen, es fragt sich aber, ob diese Räume ihrer ganzen Ausdehnung nach durch von den Tagmen ausgehende Anziehungskräfte beherrscht werden.

Wie Poiseulle folgerte, Wilhelmy<sup>1)</sup> experimentell bewies, entsteht auf der Oberfläche eines in adhärende Flüssigkeit tauchenden festen Körpers eine verdichtete, als Function des Abstandes von dem Körper veränderliche Schicht<sup>2)</sup>. Eine solche wird sich auch um ein Tagma bilden müssen, sofern die Flüssigkeit adhärirt und dieses kann ja bei benetzt werdenden Niederschlägen nicht bezweifelt werden. Der Radius der Wirkungssphäre für die vom festen Körper ausgehende Anziehungskraft wurde schon von Plateau, dann aber direct von Quincke<sup>3)</sup> zu ermitteln gesucht und von beiden im Mittel zu etwa 55 Milliontel eines Millimeters bestimmt. So gering diese Grösse auch absolut genommen, so ist sie doch mit Rücksicht auf Molecüle und Molecularzwischenräume erheblich genug, auch dann, wenn dieselbe noch geringer sein sollte.

Selbst bei nur geringer Verdichtung in der veränderlichen Schicht müssen doch, wegen der schwierigen Zusammendrückbarkeit der Flüssigkeiten, gewaltige Molecularkräfte in Wirksamkeit getreten sein. Es ist auch nicht daran zu zweifeln, dass die Verschiebbarkeit der Wassertheilchen in der veränderten Schicht sehr herabgesetzt ist und namentlich wird Massenbewegung durch Druck nicht sogleich hervorgerufen werden. Das ist ja auch, wie Poiseulle<sup>4)</sup> begründete, in Capillaren der Fall, in welchen eine ruhende Wandschicht des flüssigen Mediums den Canal bildet, in dem die Flüssigkeit strömt. Vollkommen ruhend ist natürlich diese verdichtete Wandschicht nicht, ein einseitiger Druck muss auch in ihr eine Fortbewegung von Flüssigkeit nach der Seite des geringeren Widerstandes bewirken, aber innerhalb gewisser Druckgrenzen wird nicht eine Massenströmung, sondern eine Fortbewegung wie überhaupt in einer durch Molecularkräfte gebundenen Flüssigkeit,

1) Poggendorff's Annalen, 1864, Bd. 122, p. 12.

2) In wie weit hier die bestimmenden Kräfte als von der Fläche oder der Masse des Körpers ausgehend zu betrachten sind, ist eine Frage, die wir auf sich beruhen lassen können.

3) Poggendorff's Annalen, 1869, Bd. 137, p. 402.

4) Annal. d. Chim. et d. Physique 1843, III. ser., Bd. VII, p. 50.

d. h. eine moleculare Fortbewegung eintreten. Dem entsprechend wollen wir denn auch für capillare Räume die Massenströmung als »capillare Wasserbewegung« von der »molecularen Wasserbewegung« unterscheiden und unter letzterer allgemein eine Wasserbewegung verstehen, welche sich in Räumen vollzieht, die in dem Bereiche der Wirkungssphäre fester Körper liegen. Diese allein wird noch fortbestehen, wenn der Durchmesser des capillaren Raumes unter den doppelten Radius der Wirkungssphäre herabsinkt <sup>1)</sup>).

In dem Bereiche von Molecularkräften vollzieht sich auch der Wasserdurchgang durch die Tagmen selbst und auch diesen Durchtritt werde ich unter dem Begriffe der »molecularen Wasserbewegung« zusammenfassen; auf Molecularkräfte führt sich ja auch die von den Tagmen als einheitliches Ganzes ausgehende Wirkung zurück. Der Wasserdurchtritt durch und in die Tagmen lässt sich, wo nöthig, näher als diatagmatisch und amphitagmatisch unterscheiden. Ob das in die Tagmen aufgenommene Wasser als chemisch, das um dieselben gelagerte als physikalisch gebunden anzusehen ist, hat für uns keine Bedeutung und ist ohne willkürlich gezogene Grenzen überhaupt nicht zu entscheiden. Was soeben für den Durchgang des Wassers erörtert wurde, gilt im wesentlichen auch für jeden anderen flüssigen oder gelösten Körper, welcher in den Bereich der Molecularkräfte eintritt.

In thierischer Blase, noch mehr in Thonzellen, sind zweifellos capillare Wasserbewegung gestattende Räume vorhanden, welche wohl in allen früher zu osmotischen Versuchen benutzten Scheidewänden, auch den pflanzlichen Zellhäuten, wiederkehren. Sofern irgend ein Stoff auch die näheren Bausteine einer solchen Membran — seien dieses nun Tagmen, Molecüle oder andere Massentheilchen — zu durchdringen vermag, werden im Princip die drei vorhin unterschiedenen Wege in derselben Haut vereint vorliegen. Ob solches zutrifft ist sehr wahrscheinlich, doch ohne eine besondere Untersuchung schwer zu entscheiden. Die Zusammensetzung aus Tagmen, welche wir nach Nägeli's scharfsinnigen Untersuchungen für vegetabilische Zellhäute und überhaupt organisirte Gebilde annehmen müssen, fordert natürlich den dreifach möglichen Weg nicht als nothwendige Consequenz. Ja, Nägeli

---

1) Die Verdichtung der Schicht wird dann allerdings modificirt, die Gesamtanziehung auf jeden beliebigen inneren Punkt muss aber, auch bei Kugelform des capillaren Raumes, nicht Null werden. Es ist dieses, wie die Mechanik lehrt, nur unter Bedingungen der Fall, welche bei den hier in Betracht kommenden anziehenden und abstossenden Kräften nicht realisirt sind oder wenigstens nicht gegeben sein müssen.

sieht sogar die Tagmen selbst als nicht imbibitionsfähig an, eine Anschauung, welche indess in dieser Allgemeinheit nicht zu halten ist. Es ist vielleicht nicht überflüssig zu bemerken, dass die verschiedenen für Diösmose eines Stoffes möglichen Bahnen, auch unabhängig von einer bestimmten Anschauung über die Molecularconstitution, von bekannten Thatsachen gefordert werden, gleichviel ob die Membran aus Moleculen, Tagmen oder anderen Massentheiligen zusammengefügt ist. Dass ich es aber vorzog, den wahrscheinlichen Aufbau der Niederschlagsmembranen den Betrachtungen zu Grunde zu legen, bedarf wohl einer Rechtfertigung nicht.

Die Bildung einer Grenzschicht an der Porenwandung, in welcher die Lösung anders zusammengesetzt ist, als in der Achse des Porus, muss nach dem zuvor Erörterten immer eintreten, sobald die von der Wandung ausgehenden anziehenden und abstossenden Kräfte durch ungleiche Wirkung auf gelösten Körper und Lösungsmedium eine bestimmte Vertheilung dieser in der Grenzschicht herbeiführen. Auf die Existenz einer solchen Grenzschicht in Poren ist Brücke's<sup>1</sup> Theorie der Osmose gegründet. Wenn im Bereiche der von der Wandung ausgehenden Wirkungen Wasser mit grösserer Energie angezogen wird, so muss natürlich aus einer Salzlösung eine diluirtere Lösung in die Membran aufgenommen werden und dieses haben in der That auch Versuche Ludwig's<sup>2</sup> für Thierblase ergeben, als die beim Eintauchen in eine Salzlösung von bekannter Concentration aufgenommene Flüssigkeitsmenge bezüglich ihres Salzgehaltes controlirt wurde<sup>3</sup>. Freilich sind diese Versuche für eine variable Wandungsschicht im Porus nicht streng beweisend, denn gleiches Resultat muss auch erzielt werden, wenn Wasser, oder verdünntere Lösung in die Masse näherer Körperbestandtheile, also etwa in Tagmen, eindringt und die Existenz einer solchen Aufnahme ist für Thierblase noch nicht widerlegt worden. Natürlich muss die Grenzschicht, wenn auch durch Verdichtung entstanden, doch nicht immer dichter sein, als die angrenzende Flüssigkeit. So ergaben

1 Poggendorff's Annal. 1843, Bd. 58, p. 77 ff.

2) Zeitschrift für rationelle Medicin von Henle und Pfeufer 1849, Bd. VIII, p. 15. — Aehnliche Versuche stellte Cloetta an, siehe dessen Dissertation „Diffusionsversuche u. s. w. Zürich 1851. — Siehe auch Fick, Medicin. Physik, II. Aufl., 1866, p. 31.

3) Analoges soll nach Liebig Unters. über einige Ursachen der Säftebewegung u. s. w. 1848, p. 50; beim Eintauchen von Thonzellen in Salzlösung stattfinden. Diese Versuche scheinen indess nicht mit genügender Vorsicht angestellt zu sein, um als beweisend angesehen werden zu können.

Wilhelmy's<sup>1)</sup> Versuche beim Eintauchen von Platten in ziemlich concentrirtes Glycerin die Bildung einer specifisch leichteren Wandungsschicht, offenbar weil diese aus verdünnterer Lösung bestand. Diese Wandungsschicht muss ja eine verdünntere Lösung sein, sobald von der Wandung ausgehende Kräfte auf Lösungsmedium und gelösten Körper entsprechend wirken.

Dass die erwähnte Brücke'sche Theorie der Diosmose nicht zur Erklärung aller Vorgänge ausreiche, wurde zuerst von Fick<sup>2)</sup> ausgesprochen, welcher weiterhin<sup>3)</sup> Eindringen von Körpern in capillare Räume und in die Masse der Membran selbst unterschied und demgemäss den in capillaren Räumen vor sich gehenden Austausch von Wasser und Salz »die Porendiffusion«, dem Austausch durch die Substanz der Membran »der Endosmose« entgegenstellte. So richtig nun auch die Gesichtspunkte sind, auf welche diese Trennung gebaut ist, so glaube ich doch aus praktischen Rücksichten jeden Austausch durch eine beliebige Membran<sup>4)</sup> als »Osmose« oder »Diosmose« bezeichnen zu müssen. Denn z. B. in thierische Blase sind sicher, wie auch Fick annahm, Porendiffusion und Endosmose (im Sinne Fick's) gleichzeitig vorhanden und sehr gewöhnlich, auch für die Niederschlagsmembranen, wird eine bestimmte Entscheidung ob capillarer Durchgang durchaus fehlt, nicht zu treffen sein<sup>5)</sup>. Ja es ist denkbar, dass dem unter gegebenen Verhältnissen allein vorhandenen molecularen Durchgang eines Stoffes, mit dem Wechsel äusserer Verhältnisse, z. B. der Temperatur, auch capillare Osmose sich zugesellt. Ausserdem ist diese, sobald verdichtete Wandschicht vorliegt, nicht ohne gleichzeitige moleculare Osmose möglich. Indem wir Osmose und Diosmose als eine allgemeine Bezeichnung beibehalten, kann die Art und Weise des Durchganges durch »capillare« und »moleculare« Osmose näher gekennzeichnet werden und sollte eine noch speciellere Bestimmung des von einem Stoff durchwanderten Weges nothwendig sein, so stehen diatagmatisch

1) Poggendorff's Annalen, 1864, Bd. 122, p. 13.

2) Poggendorff's Annalen, 1855, Bd. 94, p. 86.

3) Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, 1857, Bd. III, p. 296. — Vgl. auch Fick, Medicinische Physik, 1866, II. Aufl., p. 30.

4) Ich meine hier natürlich nur solche Membranen, deren Einfluss auf Austausch von Stoffen merklich ist und durch deren Einschaltung die Mischung nicht etwa ebenso wie bei Hydrodiffusion vor sich geht.

5) Es würde auch noch Osmose durch quellungsfähige und nicht quellungsfähige Scheidewand getrennt werden können. Wo Quellung stattfindet, ändert sich mit dieser die Grösse der Zwischenräume.

und amphitagmatisch, eventuell intramolecular und extramolecular ja zu Gebote. Endosmose werde ich wohl auch, wie schon früher bemerkt wurde, den in das Innere einer Zelle gehenden osmotischen Strom nennen.

Diffusion (Hydrodiffusion) kurzweg soll, entsprechend dem wohl schon üblichen Gebrauche, das Ineinanderströmen flüssiger und gelöster Körper, wie es durch die diesen zukommenden Molecularkräfte bedingt ist, genannt werden. Eine solche echte Diffusion wird natürlich auch in Poren von gewisser Weite möglich sein, in zweifelhaften Fällen aber empfiehlt es sich, von capillarer Diffusion zu sprechen. Ein Ineinanderströmen von Stoffen unter dem Einfluss der von einer Scheidewand ausgehenden Molecularkräfte, sollte aber als moleculare Diffusion, nicht einfach als Diffusion bezeichnet werden, ausser wenn der Sinn des Satzes den fremden Einfluss in sich schliesst.

Ein jeder in Wasser oder in einem andern flüssigen Medium gelöster Körper, welcher in die Tagmen selbst nicht aufgenommen wird, kann nur durch die intertagmatischen Räume diösmiren und dieses natürlich nur dann, wenn es das Grössenverhältniss zwischen gelöstem Körper und dem ihm zugänglichen Gebiete gestattet. Dieses Gebiet aber kann für verschiedene Körper in derselben Membran von ungleicher Dimension sein. Die beiden extremsten Fälle wären gegeben, wenn das einmal das Molecül (oder Tagma) eines gelösten Körpers in die Wirkungssphäre der Tagmen (oder anderer näherer Körperbestandtheile) gar nicht eindringt, das anderemal diese ganze Wirkungssphäre einem Molecüle offen steht. Die Stoffvertheilung in der Wirkungssphäre der Tagmen ist je von der Wechselwirkung zwischen Tagmen einerseits und dem lösenden und gelösten Körper andererseits, d. h. von den zwischen diesen thätigen anziehenden und abstossenden Kräften abhängig und dem entsprechend sind sowohl die obigen Extreme, wie alle Zwischenstufen möglich. Dieses beachtet ist aber klar, dass die Durchgangsfähigkeit eines Stoffes nicht ausschliesslich von dem Durchmesser der intertagmatischen Räume abhängt und das negative oder positive Resultat diösmotischer Versuche mit verschiedenen Körpern und einer Membran oder umgekehrt mit verschiedenen Membranen und demselben Körper, kein relatives Grössenmaass der gelösten Molecüle abgibt, wie dieses Traube<sup>1)</sup> annimmt; für verschiedene Körper kann eben dieselbe Membran den Werth eines Siebes mit ungleich weiten Maschen

1) L. c., 1867, p. 141.

haben. Relative Grössenbestimmung der gelösten Molecüle würde die Kenntniss der Stoffvertheilung in der Wirkungssphäre der Tagmen als eine Function des Abstandes von diesen erfordern. Diese Function wird aber von verschiedenen Variabeln bestimmt, sie ist zunächst nicht nur von der Wechselwirkung zwischen Membrantheilchen und gelöstem Körper, sondern auch den zwischen diesem und Wasser wirkenden Kräften und der lebendigen Kraft der Molecüle abhängig und wenig Hoffnung ist zur Zeit vorhanden, diese verwickelte Function auch nur annähernd ermitteln zu können <sup>1)</sup>.

Die Differenz zwischen dem wirklichen Durchmesser und dem einem gelösten Körper zugänglichen Areale der intertagmatischen Räume kann höchstens dem doppelten Wirkungsradius der Tagmen gleichkommen und wenn thatsächlich dieser Unterschied immer geringer sein muss, so ist er doch mit Rücksicht auf die Dimensionen der Molecüle nicht eine verschwindende Grösse. Es leuchtet dieses ja sofort ein, tritt aber auch hervor, wenn wir die Bestimmungen von Wirkungsradius und Molecülgrösse vergleichen, die freilich, namentlich was letztere betrifft, auf irgend Genauigkeit keinen Anspruch machen kann. Wie schon früher (p. 38) bemerkt wurde, bestimmten Plateau und Quincke für eingetauchte Platten den Radius der Wirkungssphäre, d. h. den Bereich, in welchen Cohäsions- und Adhäsionskräfte der Flüssigkeit beeinflusst werden, zu etwa 55 Millionstel eines Mm. Auf verschiedene Erwägungen gestützt, kam aber Thomson <sup>2)</sup> zu dem Schlusse, dass in flüssigen und durchsichtigen festen Körpern der mittlere Abstand zwischen den Mittelpunkten aneinanderliegender Molecüle, also annähernd der Durchmesser eines Molecüls mit Einschluss seiner Wirkungssphäre kleiner als ein 10 Milliontheil und grösser als ein 200 Milliontheil eines Millimeters sein müsse. Uebrigens ist zu bemerken, dass, ohne mit den Erwägungen Thomson's in Widerspruch zu kommen, der Durchmesser der Tagmen gelöster Körper grösser sein kann.

Einem gelösten Körper wird nach dem Vorausgegangenen dann schon der Weg durch eine Niederschlagsmembran vielleicht unmöglich sein können, wenn seine Molecülgrösse den Durchtritt durch denjenigen intertagmatischen Raum nicht gestattet, welcher ausserhalb der Wirkungssphäre der Tagmen liegt. Da aber auch manche Kry-

1) Diatagmatische Osmose würde, selbst wenn amphitagmatische Osmose ausgeschlossen werden könnte, noch weniger im Stande sein, ein relatives Maass für Molecülgrösse zu liefern.

2) Annal. d. Chem. u. Pharmacie, 1871, Bd. 157, p. 66.

stabile nicht dissociiren, so muss der die capillare Wasserbewegung nach früherer Definition gestattende Raum mindestens von sehr geringem Durchmesser sein. Wenn wir nun beachten, dass schwerlichst die ganze für Wasser zugängliche Wirkungssphäre einem gelösten Körper verschlossen sein dürfte, so spricht alle Wahrscheinlichkeit dafür, dass hier alle intertagmatischen Räume im Bereiche der Wirkungssphäre der Membransubstanz liegen, dass also in solchen Niederschlagsmembranen nur moleculare Osmose stattfindet. Die Beeinflussung des osmotischen Durchganges eines Körpers ist natürlich nicht die gleiche in allen Zonen der Wirkungssphäre.

Auch andere Erwägungen, wie sie z. B. auf Grund der Filtrationsgeschwindigkeit unter Druck und der Molecularkräfte angestellt werden könnten, welche zum Zusammenhalt der einzelnen Tagmen nothwendig sind, würden die Frage, ob allein moleculare Wasserbewegung in einer Membran möglich ist, nicht über die wahrscheinliche Bejahung hinausbringen. Am wahrscheinlichsten wird es scheinen, dass die mittleren Abstände der Tagmen, wenigstens nach jeder einzelnen Raumrichtung gemessen, gleich gross sind. Jedoch darf man die Möglichkeit nicht ausser Auge lassen, dass kranzförmige oder andere geeignete Anordnung, Zwischenräume von sehr verschiedener Weite gestatten könnte. Einige Schlussfolgerungen, wenigstens über die mögliche mittlere Grösse der Interstitien, würden auf Grund der aufgenommenen Wassermenge, der Quellungserscheinungen u. s. w. durch eine ähnliche Discussion zu ziehen sein, wie sie von Nägeli<sup>1</sup> so scharfsinnig zur Ermittlung des molecularen Aufbaues der Stärkekörner angewandt wurde. Je nach dem Resultat solcher Erwägungen könnte vielleicht auch die Frage beantwortet werden, ob Kugelgestalt der Tagmen möglich oder polyedrische Form nothwendig ist. Da ich diese und andere Punkte, welche auch thatsächlich für das eigentliche Ziel meiner Arbeit unwesentlich waren, nicht in den Bereich meiner Untersuchung zog, so muss ich es mit diesem kurzen Hinweis bewenden und die anschliessenden Fragen unbertührt lassen.

Sollten sich aber in einer Niederschlagsmembran, der Wahrscheinlichkeit entgegen, capillare Osmose gestattende Räume finden, so ist es doch, bei dem jedenfalls nur möglichen äusserst geringem Durchmesser dieser, kaum denkbar, dass irgend ein Körpermolecul die immerhin messbar dicke Membran durchwandert, ohne dabei in den Bereich der Wirkungssphäre der zweifellos vielfache Schichten bildenden Tagmen zu

<sup>1</sup> Die Stärkekörner 1858, p. 333 u. 351.

gelangen. Es ist dieses um so mehr einleuchtend, wenn man bedenkt, dass, abgesehen von anderen Umständen, schon die Art und Weise der Entstehung neuer, die Membranen allmählig verdickender Tagmen eine solche Aneinanderreihung dieser nicht gestattet, um geradlinig und senkrecht zur Hautfläche verlaufende Capillarräume zu bilden und demgemäss also ein Körper einen geschlängelten Weg zu durchwandern hat<sup>1)</sup>. Im allgemeinen wird also bei unseren Niederschlagsmembranen nur moleculare, bei thierischen Häuten, Cellulosemembranen und sich ähnlich verhaltenden Scheidewänden gleichzeitig moleculare und capillare Osmose stattfinden.

Eine Combination molecularer und capillarer Osmose ist nach Exner's<sup>2)</sup> Untersuchungen auch beim Austausch von Gasen durch Flüssigkeitslamellen gegeben. Für dieselbe Lamelle wird das Verhältniss der von verschiedenen Gasen (ohne Druck) übergehenden Mengen durch  $\frac{c}{\sqrt{d}}$  ausgedrückt, d. h. die Osmose eines Gases ist dem Absorptionscoefficienten ( $c$ ) direct und der Quadratwurzel aus der Dichte ( $d$ ) umgekehrt proportional. Diese experimentellen Resultate nöthigen zu der Annahme, dass in einer Lamelle, welche aus mit wenig Seife versetztem Wasser erzeugt wird, immer noch Poren vorhanden sind, durch welche ein Theil des Gases, wie durch einen feinen Canal in dünner Wandung, nach dem Graham'schen Gesetze überströmt<sup>3)</sup>.

Die Darstellung liefert die Niederschlagsmembran immer im mit Wasser imbibirten Zustand. Dieses Imbibitionswasser kann aber selbstverständlich durch wasseranziehende Medien partiell entzogen und mit Aufhebung der Ursache wieder zurückgegeben werden. Die Niederschlagsmembran ist eben, wie auch Thierblase und Pflanzenzell-

1) Ein numerischer Ausdruck für die Wahrscheinlichkeit des Anstosses, d. h. des Eindringens eines die Membran durchwandernden Körpers in die Wirkungssphäre der Tagmen, könnte in analoger Weise entwickelt werden, wie es von Clausius geschah, um Einwendungen Buys-Ballot's zu widerlegen, welche die langsame Diffusion der Gase, als mit der angenommenen Molecularbewegung derselben unverträglich, hinzustellen suchten. Clausius, Abhandl. über die mechan. Wärmetheorie 1867, II. Abthlg., p. 260 ff. — Ferner zu vergleichen Clerk-Maxwell, Ueber mittlere Weglängen der Gase zwischen den Zusammenstössen. Referat in Zeitschrift »Der Naturforscher«, 1876, p. 419 ff.

2) Sitzungsab. d. Wiener Academie, 1874, Bd. 70, Abth. 2, p. 465.

3) Ob der Durchtritt von Gasen durch Kautschuk, sowie durch glühende Platten gewisser Metalle, ausschliesslich durch Absorption der Gase vermittelt wird, wie Graham interpretirt, oder ein gemischter Vorgang der oben erörterten Art ist, müssen Versuche entscheiden.

haut ein quellungsfähiger Körper, dessen Volumen sowohl durch alleinige Abgabe von Wasser aus intertagmatischen Räumen, wie auch durch Wasserabgabe aus den Tagmen selbst schwanken kann. Ob nach totaler Austrocknung die Membran wieder auf den früheren Zustand zurückgehen kann, ist eine Frage, welche ich nicht zu entscheiden versuchte. Wohl aber ermittelte ich durch Messung der Intensität des osmotischen Wasserstroms, dass jedesmal der den Verhältnissen entsprechende stationäre Zustand schnell erreicht ist, wenn man in einer Zelle eine concentrirte Lösung durch eine verdünnte Lösung ersetzt. Es ist dieses zu bemerken vielleicht nicht überflüssig, da nach Fick<sup>1)</sup> der durch Collodiummembran gehende Salzstrom zunächst an Intensität zunimmt und jedenfalls erst nach längerer Zeit constant zu werden scheint. Selbst sehr dichte thierische Häute, wie Hornhaut vom Ochsen, erreichen übrigens nach Eckhardt<sup>2)</sup> relativ schnell den stationären Zustand, wenn sie vor dem Gebrauche getrocknet worden waren.

Die völlige Identität beider Seiten einer Niederschlagsmembran hinsichtlich der osmotischen Wirkung kann keinem Zweifel unterliegen. Bei nicht homogenen Membranen kann es natürlich nicht ganz gleichgültig sein, ob die innere oder äussere Membranfläche der Salzlösung zugewandt ist<sup>3)</sup>.

### 8. Diösmose gelöster Körper.

Wurde in dem vorigen Abschnitte wesentlich die Art und Weise der Imbibition in Membranen mit Rücksicht auf Osmose behandelt, so sollen nun gewisse osmotische Erfolge ins Auge gefasst werden.

Der einfachste Fall von Osmose ist nicht bei wechselseitigem Austausch, sondern dann gegeben, wenn nur eine einseitige Stoffbewegung, etwa von Wasser, in Folge osmotischer Wirkung durch eine Membran geht, ein Vorgang, welcher mit Traube's Niederschlagsmembranen vielfach herzustellen ist. Bis auf Traube waren osmotische Untersuchungen fast ausschliesslich auf Ermittlung des Verhältnisses gerichtet, nach welchem sich Salz<sup>4)</sup> und Wasser austauschen, welches Verhältniss durch den Quotienten des Salzes in das Wasser ausgedrückt.

1) Moleschott's Untersuchungen, 1857, Bd. III, p. 315.

2) Poggendorff's Annalen, 1866, Bd. 128, p. 98.

3) Vgl. Eckhardt, l. c., p. 68. — Mateuci u. Cima, Annal. d. Chim. et d. Physique 1845, Bd. 13.

4) Es sei hier erlaubt, der Einfachheit halber gelöste Stoffe als Salz zu bezeichnen.

bekanntlich von Jolly als endosmotisches Aequivalent bezeichnet wurde. Von einem solchen kann dann, wenn Salz überhaupt die Membran nicht passirt, wenn also das Aequivalent unendlich würde, eigentlich keine Rede mehr sein und auch für die physiologischen Fragen tritt die Kenntniss des endosmotischen Aequivalentes in den Hintergrund. Da freilich, wo es sich um Erhellung bestimmter osmotischer Vorgänge, ferner um Erforschung und Zergliederung der Kräfte handelt, welche die Osmose bedingen und beherrschen, wird das Verhältniss der sich austauschenden Mengen immer eine bedeutungsvolle Rolle spielen.

Als einen in Geweben, speciell in vegetabilischen Zellen häufigen Fall, treffen wir diosmotischen Austausch gelöster Stoffe bei constantem Volumen der Zelle und umgekehrt, während das Volumen sich ändert, einen Wasserstrom ohne Austritt gelöster Stoffe; natürlich sind auch Combinationen gewöhnliche Erscheinungen. Ein Austausch nach endosmotischem Aequivalente, wie dieses im Experimente ohne einseitigen Ueberdruck bestimmt wird, ist weder bei Stoffwanderung, noch bei anderen von Osmose abhängigen Leistungen nothwendig und thatsächlich in der lebenden Pflanzenzelle nie realisirt, so lange der in dem Inneren herrschende Druck die Ausgiebigkeit des Wasserstroms regulirt.

Die von der Physiologie uns aufgedrängten Fragen gehen zunächst darauf hinaus, ob durch eine gegebene Membran, 1) ein Stoff überhaupt und wenn, in welchen Quantitäten unter gegebenen Verhältnissen diosmirt und 2) welche endliche Druckhöhe durch einen in eine Zelle gerichteten Strom zu Stande kommt, als Gleichgewichtszustand zwischen diesem osmotischen Strome und der unter Druck filtrirenden Flüssigkeitsmenge. Diese zweite Frage nahm ich mit Niederschlagsmembranen in Angriff, um die Ursache für die oft so sehr hohen hydrostatischen Druckkräfte in Pflanzenzellen kennen zu lernen. Die erste Frage habe ich nicht speciell zu beantworten gesucht und ich durfte auch vom physiologischen Standpunkte aus so verfahren, da die bereits vorliegenden Daten zunächst ausreichend erscheinen, um als Leitsterne beim Studium der Diosmose von Stoffen durch diejenigen Membranen zu dienen, welche für Stoffaufnahme in vegetabilische Zellen massgebend sind.

Soeben wurden die Gründe angedeutet, welche mich veranlassten, specielle Untersuchungen über Diosmose gelöster Körper und eventuell Bestimmung des endosmotischen Aequivalents zu unterlassen. Indem ich bezüglich der Diosmose einer Reihe von Körpern auf Traube's<sup>1)</sup>

---

1) L. c., 1867, p. 134.

Versuche verweise, beschränke ich mich darauf, einige wenige Beobachtungen mitzutheilen.

Membranen aus Ferrocyan kupfer fand ich für Gummi und Dextrin (reines) absolut impermeabel. Nachdem 15 und 20procentige Lösungen dieser Stoffe bis zu 14 Tagen in Zellen verweilt hatten, war in der Aussenflüssigkeit, nach Eindampfen dieser auf ein möglichst geringes Volumen und nach zuvorigem Kochen unter Zusatz von etwas Schwefelsäure, mit Fehling'scher Lösung keine Spur einer Reaction zu erhalten. Da ich die Zellen bei Gegenwart der Membranbildner stehen liess, so musste natürlich die nachherige Prüfung der Flüssigkeit den jeweiligen Verhältnissen entsprechend ausgeführt werden.

Bei Anwendung von Rohrzuckerlösung bis zu 5 Procent Gehalt konnte nach 12tägigem Stehen bei Temperaturen von 12 und von 20°C. kein Uebergang von Zucker nachgewiesen werden. Dagegen wurde in der eingedampften Aussenflüssigkeit eine ganz kleine Menge von Kupferoxydul jedesmal erhalten, wenn Zuckerlösungen von 10 Procent und mehr Gehalt in die Zelle gebracht worden waren. Die Niederschlagsmembran aus Ferrocyan kupfer lässt also Zucker, jedoch in nur sehr geringer Menge diosmiren<sup>1)</sup>. Ebenso verhielt sich eine Membran aus Calciumphosphat.

Leichter passiren Chlorkalium und Kalinitrat die Ferrocyan kupfermembran. Für letzteres Salz könnte ich einige quantitative Angaben, wie sie aus der Aenderung des specifischen Gewichtes der eingefüllten und dabei an Volumen constant gebliebenen Lösung sich ableiten lassen, hier anführen, unterlasse dieses aber, da ohnehin die unbekannte Dicke der Membran auf die in gleichen Zeiten übertretenden Salzmengen influirt. Auch für Ammoniumacetat, sowie für verdünnte Salzsäure ist die Ferrocyan kupfermembran permeabel.

Ebenso fand ich nach 6 Stunden aus einer 5procentigen Lösung von Kalisulfat geringe, aber sicher nachweisbare Mengen in die Aussenflüssigkeit übergegangen. Es ist dieses Resultat übrigens verträglich mit Traube's<sup>2)</sup> Angabe, die Ferrocyan kupfermembran sei für obiges Salz impermeabel, wenn man beachtet, dass dieser Autor mit Membranen von kleinerer Fläche und mit verdünnterer Lösung arbeitete, endlich auch seine Versuche geringere Zeit dauern liess. Das aber wird man hier-

---

1) Es muss auch die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass Diosmose erst durch Einwirkung concentrirter Lösung auf die Membran hervorgerufen werden könnte. Aus den mitgetheilten Versuchen mit Zucker folgt solches natürlich noch nicht.

2) L. c., 1867, p. 139.

nach zugeben müssen, um über eine als vollkommen anzusehende Impermeabilität zu entscheiden, wird es neuer Versuche bedürfen. Osmotische Experimente und die darauf zu bauenden Schlüsse werden freilich von dem Durchtritt minimaler Salzmengen wenig berührt, für physiologische Vorgänge aber kann schon eine ganz geringe Osmose bedeutungsvoll werden.

### 9. Osmotischer Wasserstrom ohne Osmose des wirkenden Körpers.

Am einfachsten gestaltet sich die endosmotische Wasserbewegung, wenn der osmotisch wirkende Körper die Membran nicht passiert. Dann wird durch die molecularen Kräfte, welche überhaupt der Osmose zu Grunde liegen, auf der innern Membranfläche eine Saugkraft entwickelt, welche einen Wasserstrom durch die Membran treibt, der in dieser natürlich mit gleichen Widerständen zu kämpfen hat, wie eine beliebig erzeugte Wasserbewegung.

Beiderseitig mit Wasser in Contact, fliegen in der Zeiteinheit eine gleiche Zahl von Wassermoleculen aus dem umspülenden Wasser in den Bereich der Wirkungssphäre der Membrantheile und umgekehrt aus diesem Bereiche in das Wasser zurück. Kommt nun eine Membranseite in Contact mit der Lösung eines nicht osmirenden Körpers, so prallen die Moleculé dieses an der Membran ab und da die Flächen-einheit der Membran in der Zeiteinheit jetzt von einer geringeren Zahl von Wassermoleculen getroffen wird, wie zuvor, während (*ceteris paribus*) immer noch eine wesentlich gleiche Zahl von Wassermoleculen aus der Wirkungssphäre der Membrantheilchen entflieht, so muss ein zu der Salzlösung gehender Wasserstrom nothwendig entstehen. Indess dieser so erzeugte Wasserstrom ist, wie weiterhin dargethan werden soll, immer nur ein Theil, und sehr gewöhnlich nur ein geringer Theil von der Wasserbewegung, welche zu Stande kommt, indem die der Membran genäherten Salzmoleculé anziehend auf die Wassertheilchen wirken, welche an und in dem Wirkungsbereiche der Membrantheilchen liegen.

Bedeutungsvoll müssen aber nothwendig die zwischen Membrantheilen und Salzmoleculen wirkenden Molecularkräfte eingreifen. Durch diese wird, wie aus früheren Erwägungen hervorgeht (p. 38), in der ja auch auf der Innenfläche der Membran existirenden Grenzschicht eine der Affinität (*sit venia verbo*) zwischen Wasser, Salz und Membrantheilen entsprechende Vertheilung des gelösten Körpers und des

Wassers erzielt werden, welche ihrer Zusammensetzung nach von der anstossenden Lösung verschieden sein kann. Eine solche Schicht, in welcher Wasser und Salz als Function des Abstandes von den Membrantheilchen vertheilt sind, muss sich, sobald ein Stoff nicht diosmirt, über die ganze Membranfläche hinziehen. Ich werde diese Schicht weiterhin »Diffusionszone« nennen. Die Constitution dieser Diffusionszone ist in allen Fällen ein wichtiger Factor für die Intensität des in das Zellinnere gerichteten Wasserstromes. Denn dass dieser mit der Concentrationsdifferenz in aneinandergrenzenden Elementarschichten der Lösung steigt, ist ja ohne weiteres klar.

Die Affinität zwischen Salz und Membran wird, wenn nicht besondere Wirkungen, etwa chemische, im Spiele sind, den osmotischen Wasserstrom nicht direct bedingen, sondern eben vermöge der Constitution der Diffusionszone regeln. Die Triebkraft für den Wasserstrom ist namentlich gegeben durch Anziehung zwischen Salz und Wassermoleculen, ferner auch durch den schon erwähnten Factor, durch die ungleiche Relation zwischen den auf die Flächeneinheit der Membran treffenden und den aus dieser herausfliegenden Wassermoleculen. Es sind dieses aber dieselben Molecularkräfte, welche das Ineinanderbewegen von Salz und Wassermoleculen bei der freien Hydrodiffusion bewirken; in unserer Zone ist eben unter besonderen Verhältnissen auch eine Diffusion besonderer Art als treibende Kraft des osmotischen Wasserstroms thätig. Die Entziehung von Wassermoleculen auf der Membranfläche ruft dann natürlich einen durch die Membran gehenden Nachstrom von Wasser hervor.

Die Molecularkräfte, welche die Constitution der Diffusionszone bedingen, sind natürlich auch für Erhaltung dieser auf stationärem Zustand thätig. So wird nothwendig im Wirkungsbereiche jener Molecularkräfte die Bewegung der Salzmoleculé geregelt, welche auf eine Aenderung der Diffusionszone hinzielt und ebenso suchen diese Molecularkräfte die Erweiterung der Diffusionszone zu verhindern, welche der erzeugte osmotische Wasserstrom austreibt, indem er die Salztheilchen von der Membran zurücktreibt. Da aber die lebendige Kraft dieses immer nur mässigen Wasserstromes offenbar nur gering ist, gegenüber den Molecularkräften, welche auf Erhaltung des stationären Zustandes der Diffusionszone hinarbeiten, und mit geringer Entfernung zweier Moleculé (oder anderer Massentheilchen) die anziehend wirkenden Molecularkräfte schnell zunehmen, so wird dieser Einstrom auch keine merkliche Erweiterung der Diffusionszone bewirken können. In der That steht dieses auch im Einklang mit erst später mitzutheilenden

Versuchen über das Verhältniss, welches die ohne Druck beobachteten Wasserströme unter sich, sowie die correspondirenden endlichen Druckhöhen unter einander ergeben. Ist diese Druckhöhe in einer Zelle erreicht, dann fällt die bisherige Ursache für Erweiterung der Diffusionszone ja hinweg, weil nun einwärts und auswärts gerichteter Wasserstrom von gleicher Stärke sind. Da nun die durch verschiedene Lösungen nicht diosmirender Körper erzeugten Wasserströme unter sich in demselben Verhältniss stehen, wie die von den gleichen Lösungen hervorbrachten Druckhöhen, so kann eine wesentliche Erweiterung der Diffusionszone durch die lebendige Kraft des einseitigen Wasserstroms nicht herbeigeführt werden. Beiläufig sei hier schon bemerkt, dass die von einem Wasserstrom in einer Niederschlagsmembran zu überwindenden Widerstände proportional der Intensität dieses Wasserstromes wachsen.

Indem wir, sofern nicht etwa chemische Wirkungen im Spiele sind, die osmotische Triebkraft auf einen unter besonderen Verhältnissen sich abspielenden Diffusionsvorgang zurückführen, ist wenigstens die Aussicht eröffnet, für freie Hydrodiffusion gewonnene Gesetze auch für osmotische Vorgänge, zunächst für solche, wo der wirkende Körper nicht diosmirt, verwendbar zu machen, wenn auch jene Diffusionsgesetze selbst noch nicht auf die ihnen zu Grunde liegenden molecularen Wirkungen zurückgeführt werden können. Freilich stehen einer Aufhellung der osmotischen Vorgänge auf solchem Wege immer noch grosse Schwierigkeiten entgegen und einfacher Vergleich der durch die Bewegung der Wasser- und Salztheilchen bei der Hydrodiffusion ausgedrückten Arbeitsleistung mit dem osmotischen Einstrom kann natürlich nicht ohne weiteres zu einem Resultate führen, auch wenn man zugleich durch Ermittlung der vom Wasserstrom in der Membran zu überwindenden Widerstände ein Maass für die wirklich entwickelte Saugkraft gewinnt. Es kann ja für verschiedene Stoffe die Diffusionszone nicht nur ungleich ausgedehnt sein, sondern sich sowohl in der Zusammensetzung räumlich correspondirender Zonen, als auch in der Aenderung dieser Zusammensetzung mit dem Abstände von den Membrantheilchen ganz different verhalten. Es fehlen noch alle Anhaltspunkte, um über diese Punkte eine Entscheidung fällen zu können, auch darüber ist nicht zu urtheilen, ob in concreten Fällen, dann, wenn im Bereiche der von den Membrantheilchen beherrschten Wirkungssphäre nur eine Lösung von bestimmtem Gehalte bestehen kann, ein plötzlicher, gleichsam sprungweiser Uebergang zu der Concentration der in der Zelle befindlichen Lösung vorliegt. Im allgemeinen würde

wohl der oben angedeutete Vergleich Wahrscheinlichkeitsgründe dafür beibringen können, ob die Lösung in der Diffusionszone verdünnter oder concentrirter als die anstossende Flüssigkeit ist; ersteres dürfte aus früher mitgetheilten Gründen dann meist zu erwarten sein, wenn es sich um gegen die Membransubstanz indifferente gelöste Körper handelt und die Möglichkeit liegt ja auch vor, dass bei ganz überwiegender Affinität zwischen Membransubstanz und Wasser jene zunächst mit einer reinen Wasserschicht überzogen ist.

Nach Obigem kann es nicht erwartet werden, ja wäre es rein zufällig, wenn die Schnelligkeit der Wasserbewegung bei Hydrodiffusion und bei osmotischem Einstrom für verschiedene Körper in demselben Verhältniss ständen. Die Relation der Wasserbewegung bei freier Diffusion wird durch die auf gleiche Einheiten bezogenen Diffusionsconstanten verschiedener Salze angezeigt, da ja ein dieses gleiches Wasservolumen nach entgegengesetzter Richtung strömt. Nach Beilstein und Voit's<sup>1)</sup> Versuchen berechnet sich, als Constante, wenn die des Rohrzuckers = 1 gesetzt wird, für Kalisulfat = 2,24, für Salpeter = 2,9. Für 1 procentige Lösungen<sup>2)</sup> derselben Stoffe ergeben sich aber als Mittelwerthe für den osmotischen Wasserstrom in Ferrocyanokupfermembran aus zwei vergleichenden, je mit einer Zelle durchgeführten Versuchsreihen, wenn wieder der durch Zucker erzeugte Strom als Einheit angenommen wird, für Kalisulfat 4,39 und für Salpeter 4,61<sup>3)</sup> (Belege Nr. V). Auch ohne dass die jenen Diffusionsconstanten entsprechenden Wasservolumina berechnet werden, sieht man doch, dass diese und die osmotischen Wasserströme nicht in demselben Verhältniss stehen.

Gibt auch die Diffusionschnelligkeit eines Körpers keinen bestimmten Aufschluss über dessen osmotische Wirkung, so kann man doch nach dem früher Erörterten im allgemeinen darauf rechnen, dass ein langsam diffundirender Stoff auch nur geringeren osmotischen Wasserstrom hervorbringen wird, denn die Diffusionschnelligkeit ist ja selbst

1) Voit, Poggendorffs Annalen 1867, Bd. 130, p. 233 u. 423. Die Constanten für Kali = 1 sind Salpeter = 0,912, Kalisulfat = 0,703, Rohrzucker = 0,314. Letztere Constante wurde von Voit bestimmt, die beiden anderen sind nach Beilstein's Versuchen umgerechnet.

2) Wir vergleichen hier Gewichtsprocente enthaltende Lösungen von nicht ganz gleicher Dichte, während obige Constanten auf Lösungen bezogen sind, welche gleiche Gewichtsmengen in der Volumeneinheit enthalten. Der damit begangene Fehler ist übrigens nur gering.

3) Es ist zu bemerken, dass Salpeter in geringer Menge diosmirt, wodurch der osmotische Wasserstrom etwas, jedoch nur wenig, herabgedrückt wird.

von den zwischen Wasser und Salz wirkenden Molecularkräften abhängig. Diese Erwartung findet durch das Experiment ihre volle Bestätigung, indem mit allen Colloiden, welche bekanntlich nur langsam diffundiren, geringe osmotische Druckhöhen entstanden, die hier, wo es sich um nicht diosmirende Stoffe handelt, sehr annähernd genau auch die Relation des ohne Druck stattfindenden osmotischen Wasserstromes im Vergleich zum Zucker anzeigen. Da wir auf diesen Punkt nochmals zurückkommen, so sei hier nur erwähnt, dass z. B. eine 6procentige Lösung von flüssigem Leim einen osmotischen Druck von 24 Ctm., eine 6procentige Lösung von arabischem Gummi<sup>1)</sup> von 24 bis 27 Ctm. Quecksilber ergab, während eine gleich concentrirte Zuckerlösung eine Quecksilbersäule von ungefähr 290 Ctm. gehoben haben würde (Vgl. Tab. 8 im Abschnitt 14 »Osmotische Druckhöhe«). Der flüssige Leim<sup>2)</sup>, wie auch das arabische Gummi enthielten eine nennenswerthe Menge krystalloider Salze, welche die osmotische Wirkung höher stellen, als sie reiner Leim und reines Arabin geliefert haben würden. Indess reichen ja schon die so gewonnenen Zahlen vollkommen aus, um die von der Theorie für Colloide geforderte geringe osmotische Wirkung zu erweisen, welche, wie später mitzutheilende Druckversuche zeigen, auch für Conglutin und Dextrin zutrifft.

Auch in Thierblase, Pergamentpapier und ähnlichen Häuten können Colloide geringere osmotische Wirkung als gewisse Krystalloide ausüben (Näheres später). Schon Dutrochet's<sup>3)</sup> Versuche ergaben für Lösungen gleichen specifischen Gewichtes (die für Zucker und Gummi auch hinsichtlich der Concentration nicht sehr verschieden sind) die osmotische Wirkung von Gelatinwasser, Gummi und Rohrzucker zu resp. 3; 5,17 und 11. Der die Leistung des Zuckers etwas übertreffende Werth für

1) Nach Graham's Angaben (Ann. d. Chem. u. Pharm. 1862. Bd. 121, p. 11) würde sich für arabisches Gummi und Zucker die Diffusionsgeschwindigkeit wie 2,8 zu 5 berechnen. Nach Hoppe Seyler (Medic.-chem. Untersuchungen 1866, Hft. I, p. 14) scheint aber Gummi (das ja kein bestimmtes chemisches Individuum ist) weit langsamer zu diffundiren. — Für andere Colloide ist zwar die langsame Diffusion bekannt (vgl. Graham l. c. p. 17), doch existiren keine genauen Bestimmungen der Diffusionsconstante.

2) Es war dieses Leim, wie er zur Darstellung der Zellen aus Gerbsäureleim nach Traube's Verfahren sich eignete. — Schneller als durch langes Kochen gewinnt man diesen Leim, indem man concentrirte Leimlösungen heiss in geschlossene Glasröhren bringt und einige Stunden auf 120 bis 130° C. erhitzt. Da sich der Leim nur bei einem gewissen Gehalt an gelatinirendem Leim zur Zellbildung eignet, so muss man durch nachherigen Zusatz von Gelatine eine geeignete Composition herstellen.

3) Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux 1837. p. 34 (Brüssler Ausgabe).

Hühnereiweiss = 12) ist schon deshalb incommensurabel, weil dieses erhebliche Mengen krystalloider Körper gelöst enthält<sup>1)</sup>. Für reines Albumin fand denn auch Baranetzky<sup>2)</sup> eine nur sehr geringe osmotische Wirkung, ebenso für andere Colloide, für Arabin und Gerbsäure. Baranetzky operirte auch, ausser mit Thierblase, Pergamentpapier und Collodiumhäuten, mit Cellulose, welche aus Collodiummembranen (Nitrocellulose) gewonnen waren, indem die NO<sup>2</sup> Gruppen wieder durch Wasserstoff ersetzt wurden. Das diosmotische Verhalten dieser Celluloschäute ist übrigens ein ähnliches, wie das von Thierblase und Pergamentpapier<sup>3)</sup>. — Graham's<sup>4)</sup> Angabe, den Colloiden käme im allgemeinen hohe osmotische Wirkung zu, ist einfach unrichtig. Die als Stütze angeführte Beobachtung, dass Traganthgummi auf eine Seite einer Membran gebracht schnell zu gallertartiger Masse aufschwelle, kann aus nahe liegenden Gründen als ein zu Schlüssen berechtigender Versuch überhaupt nicht angesehen werden<sup>5)</sup>.

Es ist schon darauf hingewiesen worden (p. 49), wie, unabhängig von den zwischen Salz und Wassermolectilen wirkenden Kräften, ein einseitiger Wasserstrom nach der Salzlösung hin in Folge des Bewegungszustandes der Materie zu Stande kommen muss, sobald weniger Wassermolectile in die Membran, als aus dieser in entgegengesetzter Richtung sich bewegen. Diese Differenz und damit der entsprechende Wasserstrom ist im allgemeinen (*ceteris paribus*) um so grösser, je mehr Salzmolectile in der Volumeinheit der Lösung vertheilt sind und dennoch bringt eine 1procentige Kalisulfatlösung einen höheren Druck und einen stärkeren Wasserstrom zu Stande, als eine Lösung, welche 18 Gewichtsprocente arabischen Gummis enthält: mit Ferrocyan kupfermembran wurde für jene die Druckhöhe zu 192 Ctm., für diese zu 119 Ctm. Quecksilber gefunden. Hieraus geht aber, unter Erwägung schon mitgetheilte Thatsachen und Erläuterungen, hervor, dass die osmotische Wirkung ganz wesentlich von den zwischen gelöstem Körper

1) Das flüssige Hühnereiweiss, wie es in Eiern enthalten, hinterlässt etwa 3 Procent Asche. Kühne, *physiol. Chemie* 1865, p. 553.

2) Poggenдорff's *Annal.* 1872, Bd. 147, p. 234.

3) Endosmotische Versuche wurden ausser mit den schon genannten Membranen und abgesehen von Niederschlagsmembranen, auch angestellt mit Eierschalen, Steinplatten, Thonzellen, Pflanzenblättern, Holzlamellen, coagulirtem Eiweiss und noch anderem Materiale.

4) *Annal. d. Chem. u. Pharmacie* 1862, Bd. 121, p. 75.

5) Ebenso folgt ja auch nicht aus dem Zerfliessen von Chlorcalcium, dass dieses höhere osmotische Wirkung ausübt, als ein nicht hygroskopischer Körper. — Die geringe Kraft, mit welcher manche Colloide in Lösung gehalten werden (Vgl. Graham l. c. p. 69) spricht auch nur für geringere Affinität zum Wasser.

und Wasser wirkenden Anziehungskräften abhängt und der unabhängig hiervon durch den Bewegungszustand der Wassermoleküle bedingte Wasserstrom für die durch eine Salzlösung bewirkte Osmose von nur untergeordneter Bedeutung ist.

### 10. Osmotischer Wasserstrom mit Diosmose des wirkenden Körpers.

Ehe wir die Osmose und speciell den Wasserstrom bei gleichzeitigem diosmotischen Durchgang des gelösten Körpers beleuchten, erinnere ich daran, dass capillare oder moleculare Osmose möglich sind und bei letzterer wieder der Weg um und durch die Massentheilehen der Membran führen kann. Zunächst soll der Fall ins Auge gefasst werden, welchen Brücke seiner osmotischen Theorie zu Grunde legte, dass nämlich ein enger mit Flüssigkeit gefüllter Porus gegeben ist, in welchem ein Achsencylinder ausserhalb des Bereichs der von der Wandung ausgehenden Molecularkräfte liegt. Die Consequenzen dieser Auffassung wurden ausführlich von Fick <sup>1)</sup> entwickelt und darf ich mich deshalb auf das für uns wesentliche beschränken.

In dem fraglichen Achsencylinder wird eine Lösung unverändert imbibirt, während in der Grenzschicht eine in ihrer Constitution von Molecularkräften abhängige und mit dem Abstand von der Membran veränderliche Schicht sich bildet, welche in sehr vielen Fällen wohl bestimmt gegen die Membran hin an Concentration abnimmt und unmittelbar an dieser wohl auch reines Wasser werden kann. Stösst eine Oeffnung des Porus an eine als unendlich gross zu betrachtende Wassermenge, während die andere Oeffnung in Salzlösung mündet, so muss in Folge der Diffusionsvorgänge (molecularer und capillarer) die Concentration im Porus selbst von 0 bis zur Dichte der Salzlösung oder eventuell bis zu der Concentration wachsen, welche als Maximum in den einzelnen concentrischen Zonen der Grenzschicht bestehen kann. Im capillaren Achsencylinder und in allen Cylindermänteln, in welchen Salzlösung von gleicher Concentration, wie sie der Zellinhalt besitzt, bestehen kann, ist keine Ursache für Volumzunahme des Zellinhaltes gegeben, da, wie bei Hydrodiffusion, Salz und Wasser nach gleichen Volumina sich austauschen <sup>2)</sup>. Ist aber die Concentration in einem Cylindermantel der Grenzschicht geringer, als in der Salzlösung, dann muss an der Grenze beider eine Diffusionszone sich constituiren.

1) Poggendorff's Annal. 1855, Bd. 94, p. 74 ff.

2) Ob ganz genau, das ist fraglich, wie später gezeigt werden soll.

die einen Wasserstrom in die Zelle schafft, welcher den auswärts gerichteten Salzstrom an Ausgiebigkeit übertrifft. Die Intensität dieses einseitigen Wasserstromes hängt ab von der Concentrationsdifferenz zwischen Cylindermantel und Salzlösung, der Höhe der Diffusionszone und der Natur des gelösten Körpers. Auch hier muss die Gestaltung der Diffusionszone aus schon beigebrachten Gründen durch die zwischen Salz, Wasser und Membrantheilen wirkenden Molecularkräfte bedingt sein und wird nur in geringem Maasse von dem erzeugten Wasserstrom beeinflusst werden, nicht aber wesentlich von diesem abhängen, wie Fick <sup>1)</sup> annimmt.

Durch osmotische Wirkung kommt also in gewissen Zonen der Grenzschrift eine einseitige Wasserbewegung zu Stande, welche Volumzunahme des Zellinhaltes bewirkt. Steigt in Folge dessen der Druck in der geschlossenen Zelle, dann dient dem nach aussen gerichteten Filtrationsstrom der ganze Poren canal und gerade in dem bezüglich der Volumzunahme des Zellinhaltes indifferenten Achsencylinder, geht, analog wie in einem Capillarrohre, die ausgiebigste Flüssigkeitsbewegung vor sich, welche eventuell bis zur Massenströmung gesteigert sein kann. Es ist hiernach sofort klar, wie die Druckhöhe, das endliche Gleichgewicht zwischen Einstrom und Ausstrom, für eine Membran mit weiteren Poren geringer ausfallen muss, als für eine solche mit engeren Poren und am höchsten wird, wenn die Poren sich so weit verengen, dass Salz nicht mehr diosmirt. Näher wird auf die Beziehung zwischen Membranbeschaffenheit und Druckhöhe erst weiterhin eingegangen werden.

Hinsichtlich der Diosmose durch die Massentheilchen selbst, gilt wesentlich dasselbe, wie für die unter dem Einfluss molecularer Kräfte in der Grenzschrift sich austauschenden Stoffe, wo ja auch schon der Fall geboten sein kann, dass ein Körper nicht osmirt.

Bei Durchmusterung aller über das endosmotische Aequivalent  $\left(\frac{\text{Wasser}}{\text{Salz}}\right)$  festgestellten Thatsachen findet sich keine, welche nicht, bei Würdigung der Membranbeschaffenheit, mit den entwickelten Principien in Einklang zu bringen wäre. Da es indess durchaus nicht in meinem Plane lag, specielle Studien über das endosmotische Aequivalent zu machen, so habe ich auch keine Veranlassung diesen Gegenstand einer ausführlichen Discussion zu unterwerfen, muss mich vielmehr auf Andeutung einiger wesentlicher Punkte beschränken.

Am einfachsten muss sich jedenfalls der relative Austausch durch

<sup>1)</sup> L. c., p. 77.

Thonzellen oder durch andere nicht quellungsfähige Scheidewände gestalten, in welchen sich natürlich auch eine spezifische Grenzschicht bilden wird, welche das ist festzuhalten, nothwendig mit verschiedenen Concentrationsgraden derselben Salzlösung bis zu einem gewissen Grade sich ändern muss. Dieses allein schon (obgleich auch noch andere Umstände in Betracht kommen) vermag zu erklären, warum das endosmotische Aequivalent für verschiedene Concentrationen nicht vollkommen constant ist, warum ferner, wie es Fick <sup>1)</sup> fand, der Salzstrom bei geringer Dichte der Lösung zunächst rascher wachsen und selbst ein Maximum erreichen kann. Bei Thonzellen ist die Filtration verhältnissmässig ausgiebig und deshalb wird ein geringer einseitiger Ueberdruck schon einen erheblichen Fehler herbeiführen können. Da auch bei Thierblase und anderen Membranen, auch den Niederschlagsmembranen, ein jeder Ueberdruck Filtration herbeiführt, so wird hierdurch immer ein kleiner Fehler erzeugt, welcher indess verschwindend gering ist, wenn der osmotische Einstrom gegenüber der Filtration sehr gross ist <sup>2)</sup>.

In Thierblase und ähnlichen Membranen sind zweifellos auch capillare Poren neben engeren Räumen vorhanden, welche letztere vielleicht theilweise gewisse Salze nicht diosmiren lassen. Eine solche Anordnung könnte allein schon alle beobachteten Erscheinungen der Diosmose und der Quellung erklären, doch sind diese Erscheinungen auch mit gleichzeitigem Durchtritt von Wasser oder auch von Salzmolectülen durch die Membrantheilchen verträglich <sup>3)</sup>. Ob dieser letztere Vorgang, wie es wahrscheinlich scheint, mit im Spiele ist, muss ich dahin gestellt sein lassen. Bezüglich der Relation des Austausches ist aber wohl zu beachten, dass gewisse Räume (oder Membrantheilchen)

1) Fick in Moleschott's Untersuchungen 1857, Bd. III, p. 341. — Eckhardt's Einwände Poggd f's Ann. 1866, Bd. 128, p. 91) sind mit Vorsicht aufzunehmen, weil die so ungleiche Porosität verschiedener Thonzellen wesentlich mit in Betracht kommt.

2) Eckhardt (l. c., p. 87) fand die Stärke des Salzstromes beeinflusst, wenn sich dieser in Herzbeutel entgegen einem Drucke von mehr als 8 Ctm. Quecksilber zu bewegen hatte.

3) Fick (Poggendorff's Annalen Bd. 94, p. 83 u. 85, hebt namentlich zwei Punkte hervor, welche ihm mit Diosmose durch enge Räume unverträglich scheinen. Die eine Annahme, das endosmotische Aequivalent müsse erheblich abnehmen, wenn der Salzlösung etwa feste Stoffe zugesetzt und dadurch die Beweglichkeit der Theilchen vermindert würde, trifft nicht mehr zu, sobald die Diffusionszone, wie es thatsächlich der Fall ist, durch relativ grosse Molecularkräfte constant erhalten wird (Siehe p. 50). — Die andere Ansicht, das endosmotische Aequivalent müsse schnell abnehmen, wenn stark verdünnte Lösungen zum Vergleich gewählt würden, vernachlässigt die Aenderung der Grenzschicht mit der Concentration der anstossenden Salzlösung und gilt für quellungsfähige Membranen auch deshalb nicht, weil die Durchmesser enger Poren mit der Concentration variiren.

vielleicht nur Wasserbewegung gestatten, welche in einseitig überwiegender Weise auch in der Grenzschieht, oder wenigstens in gewissen Zonen dieser zu Wege kommt. Nun ist aber bei Thierblase nicht nur die Grenzschieht in gleichem Sinne wie in Thonzellen variabel, sondern die diosmotischen Wege selbst müssen, wie es die Quellungs-fähigkeit anzeigt, mit Concentration der Salzlösung ihre Dimensionen ändern. Wenn mit wechselnden Bedingungen der Uebergang von einem zum anderen stationären Zustand in ungleichen Zeiten erfolgt, so berechtigt dieses aber nicht, wie es Fick <sup>1)</sup> versuchte, darauf einen principiellen Unterschied der Diosmose zwischen quellungs-fähigen und nicht quellungs-fähigen Körpern zu begründen. Bei Collodiummembranen dürften übrigens, der nicht vollkommenen Stabilität der Nitrocellulose halber, auch andere Umstände mitwirken, um die Erreichung eines stationären Zustandes aufzuhalten und vielleicht in weiteste Ferne zu verschieben.

Einen einfachen Hinweis auf das osmotische Verhalten gewisser Säuren glaube ich nicht unterlassen zu dürfen, da schon von Dutrochet <sup>2)</sup> mitgetheilte, von Graham <sup>3)</sup> im Princip bestätigte und theilweise erweiterte Beobachtungen, bei vielen osmotischen Studien keine Erwähnung gefunden haben; ich meine die Volumabnahme — die negative Osmose Graham's — vieler Säuren, wenn sie durch gewisse Membranen von Wasser getrennt sind. Beachtet man, dass die Grenzschieht und eventuell die Membrantheile selbst, je nach Maassgabe der wechselseitigen Affinitäten, Körper auch in relativ grösserer Menge werden aufnehmen können, als sie in der anstossenden Lösung vorhanden sind, dass aber dieses mit gewisser Concentration der Lösung sich sehr wohl umkehren kann, so wird das angedeutete Verhalten der Säuren nicht überraschen. Es wird auch leicht einzusehen sein, wie der angegebenen und auch noch anderer Umstände halber, der Concentrationsgrad, welcher gar keine Volumänderung hervorbringt, sich verschiebt und wie verschiedene Membranen ein ganz ungleiches Verhalten zeigen können, was schon Dutrochet für Thierblase gegenüber pflanzlichen Zellhäuten beobachtete. Beiläufig sei noch bemerkt, dass Lösungen von Oxalsäure und Weinsäure, von 1, resp. von  $\frac{1}{2}$  Procent Gehalt, welche nach Dutrochet bei Anwendung thierischer Blase starke Volumverminderung erfahren würden, in Ferrocyankupfermembran einen ziemlich erheblichen Wasserstrom nach der Lösung der Säuren hin hervorriefen.

1) Moleschott's Untersuchungen I. c., p. 296 u. s. w.

2) Mémoire. p. servir à l'histoire u. s. w. 1837 (Brüssel) p. 35.

3) Philosoph. transactions 1854, Bd. 144. p. 225.

Bisher ist immer angenommen, dass in den, nicht unter Einfluss der von der Membran ausgehenden Molecularkräfte stehenden Capillarräumen Salz und Wasser nach gleichen Volumina ausgetauscht werden. Dieses, bei Diffusion in etwas weiteren Gefässen selbstverständlich, ist doch in engen Poren, welche zwei Flüssigkeiten miteinander verbinden, nicht nothwendig. Würden z. B., wie bei der allgemeinen Massenanziehung, die von zwei sich anziehenden Molecülen zurückgelegten Wege im umgekehrten Verhältniss zur Masse dieser stehen, so müsste, sobald die Dichte der Salz- und Wassermolecüle verschieden ist, das Volumen zu beiden Seiten einer Ebene sich ändern, was im Porus einen einseitigen Flüssigkeitsstrom mit sich bringen würde. Nun kann allerdings die allgemeine Massenanziehung nicht als für die factische Molecularbewegung allein massgebend angesehen werden, für die ja auch die lebendige Kraft der Molecüle selbst<sup>1)</sup>, und in unserem Falle noch besondere Umstände in Betracht kommen. Allein ich wollte hier nur darauf hinweisen, dass durch Capillarräume, welche die Salzlösung unverändert aufnehmen, dennoch ein, wenn auch wenig ausgiebiger, einseitiger Flüssigkeitsstrom möglich ist.

### 11. Abhängigkeit des osmotischen Wasserstromes von Membranbeschaffenheit und Concentration der Lösung.

Bevor auf messende Versuche eingegangen wird, ist es geboten, noch einige die Niederschlagsmembranen betreffende Verhältnisse zu erwähnen. Bei unseren Zellen muss nothwendig ein Theil der gesammten Fläche der Niederschlagsmembran gegen impermeable Thonmasse angepresst sein, so dass nur die über Poren der Thonzelle ausgespannten Membrantheile beiderseitig mit Flüssigkeit in Contact stehen, während die angepressten Partien der Membran für Diosmose nur untergeordnete Bedeutung haben, nämlich insofern, als sich Flüssigkeit in der Membran parallel der Fläche bewegt. Hinsichtlich der diosmotischen Wirkung kann also die aufgelagerte Membran nur einer allseitig freien Membran von geringerem Flächeninhalt gleich kommen, was übrigens der Brauchbarkeit unserer Zellen keinen Abbruch thut.

Diosmirende Körper haben, ausser der Niederschlagsmembran, in unseren Zellen auch immer die Thonzellen zu durchwandern, deren Permeabilität für Wasser und Salz gegenüber den Niederschlagsmem-

---

1) Vermöge dieser tauschen sich bekanntlich Gasmenngen durch enge Poren im umgekehrten Verhältniss zu den Quadratwurzeln aus ihrer Dichte aus.

branen so gross ist, dass sich der Einfluss der Thonzelle kaum bemerkbar machen kann. So filtrirten durch ein 100 Qu.-Ctm. grosses Stück einer Ferrocyankupfermembran unter einem Druck von 100 Ctm. Quecksilber im Verlaufe einer Stunde in keinem beobachteten Falle 0.04 Cub.-Ctm. Wasser, während für ein gleich grosses Flächenstück der Thonzelle unter gleichen Bedingungen eine Filtrationsmenge von 950 bis 1300 Cub.-Ctm. gefunden wurde. Doch wenn auch die kleinsten Poren der ungleich porösen Thonmasse wirklich einen hemmenden Einfluss geltend machen sollten, so würde dieses auf vergleichende Versuche (wenigstens wenn es sich um die Wirkung nicht diosmirender Stoffe handelt) keinen Einfluss haben, weil in engen Poren, wie auch in der Niederschlagsmembran selbst, die Widerstände proportional den Filtrationsmengen wachsen.

Auch im Vergleich zu Thierblase ist die Filtrationsmenge, welche eine doch unverhältnissmässig dünnere Ferrocyankupfermembran liefert, immer nur sehr gering. So berechnet sich aus Versuchen von W. Schmidt<sup>1)</sup>, wenn wir einen der geringsten Werthe und ausserdem die oben angenommenen Maasse zu Grunde legen, für Schweinsblase eine Filtrationsmenge von 8.57 Cub.-Ctm., welche für andere Stücke sogar um mehr als das 200fache höher gefunden wurde. Dem gegenüber ist die mit unseren Zellen unter gleichen Bedingungen beobachtete, 0.04 Cub.-Ctm. nicht erreichende Filtrationsmenge gering, und wird dieses auch sein, wenn wir statt der aufgelagerten eine allseitig freie Membran gleicher Fläche vergleichen. An einer solchen geht freilich die Filtration dem Anscheine nach wesentlich ausgiebiger vor sich, wie sich aus dem Zusammenfallen einer allseitig geschlossenen Ferrocyankupferzelle entnehmen lässt, wenn diese in eine Zuckerlösung von bekannter osmotischer Leistung gebracht wird.

Der osmotische Wasserstrom durch Niederschlagsmembranen ist natürlich proportional der Membranfläche, ebenso ist er aber auch der Triebkraft proportional, weil, wie Filtrationsversuche ergaben, die Widerstände in gleichem Verhältniss wie die Stromstärke wachsen. Es ist wohl auch nicht daran zu zweifeln, dass die einem Wasserstrom entgegenstehenden Widerstände proportional der Membrandicke sind.

1) Poggendorff's Annalen 1856, Bd. 99, p. 348. Durch ein kreisförmiges Membrastück von 6 Ctm. Durchmesser filtrirten unter einem Wasserdruck von 227 Ctm. 0.15 Grm. Wasser. -- Der für ein anderes Stück in der gleichen Tabelle angeführte höchste Filtrationswerth ist 32.7 Grm. Wasser. -- Die Berechnung geschah unter Annahme von Proportionalität zwischen Druck und Ausflussmenge, was für Thierblase nicht genau zutrifft, jedoch immerhin annähernde Werthe liefert.

Wie schon bekannt, verdickt sich die Membran bei Gegenwart der Membranogene und dadurch, wie zugleich wegen unvermeidlicher Verstopfung durch fremde Körper, nimmt die einer osmotischen Triebkraft oder einem entsprechenden Druck entsprechende Wasserbewegung ab. Um ein annähernderes Maass für die Verdickung durch die verminderte Wasserbewegung zu gewinnen, wurde eine Zelle mit aufgelagerter Ferrocyankupfermembran während 5 Wochen mit sorgfältigst filtrirten 3procentigen Lösungen der Membranogene vollkommen vor Staub geschützt aufbewahrt. Gleich nach Herstellung der Zelle, wie nach dieser Aufbewahrung wurde bei gleicher Temperatur (14,5° C.) der Wasserstrom gemessen, welchen eine 4procentige Zuckerlösung hervorrief. Dieser Einstrom entsprach im ersten Versuche einer Steigung von 9,6 Mm. pro Stunde im Messrohr (149,6 Cub.-Mm.) und war nach 5 Wochen auf 4,9 Mm. gesunken. Da in dem Experimente Verstopfung jedenfalls nur sehr untergeordnet sein konnte, so darf man annehmen, dass die Membran in der Zwischenzeit beinahe doppelte Dicke gewonnen hatte.

Frühere Erwägungen zeigten uns, wie die in der Diffusionszone entwickelte osmotische Triebkraft auf dieselben Kräfte zurückkommt, welche bei Hydrodiffusion das Ineinanderbewegen von Salz und Flüssigkeit bewirken (p. 51). Die Intensität dieses Diffusionsstromes würde demgemäss einen Schluss auf die osmotische Kraft eines Stoffes erlauben, wenn die Höhe und überhaupt die Constitution der Diffusionszone bekannt wäre. Seit Fick's Untersuchungen ist allgemein angenommen, dass, wenn die Diffusionsconstante ( $k$ )<sup>1)</sup> — d. h. die Salzmenge,

1) Bei Diffusion in Flüssigkeiten ist nicht nur die lebendige Kraft der Molecüle, sondern auch deren Anziehung unter einander massgebend. Wo letztere verschwindet, wie bei den Gasen, lässt sich, wie Loschmidt (Berichte d. Wiener Acad. 1870, 2. Abth.) zeigte, die Constante als eine Function der Molecülgeschwindigkeit ausdrücken. Es ist nämlich so genau als erwartet werden kann,  $k = e \frac{u_1 u_2}{N}$ , wo  $e$  einen constanten Factor,  $N$  die Molecülzahl in der Volumeneinheit,  $u_1$   $u_2$  die resp. mittleren Geschwindigkeiten der beiden diffundirenden Gase bezeichnen. — Die allgemeine Regel, welche S a c h s e (Chem. Centralblatt 1874, p. 237) aus den an sich zu wenig genauen Versuchen Graham's abzuleiten suchte, bei Flüssigkeitsdiffusion falle mit wachsendem Moleculargewicht die Anzahl der aus einer Salzlösung diffundirenden Molecüle, ist noch nicht geeignet einen tieferen Einblick in die wirkenden Molecularkräfte zu gestatten. — Namentlich darf man auch nicht vergessen, dass das in üblicher Weise abgeleitete Moleculargewicht, die in Lösung bestehenden Körpertheile nicht oder wenigstens nicht immer bestimmt. Man denke nur etwa an das lösliche Eisenoxydhydrat, welches als colloidalen Körper voraussichtlich durch Aggregation von Molecülen zu Tagmen entsteht.

welche in der Zeiteinheit durch die Flächeneinheit übergeht, wenn auf die Längeneinheit die Concentration um 1 abnimmt — bekannt ist, die diffundirende Salzmenge  $s$  ausgedrückt wird<sup>1</sup> durch  $s = ka \frac{e}{l} t$ , wo  $e$  die Concentrationsabnahme auf der Strecke  $l$ ,  $a$  die Fläche und  $t$  die Zeit bezeichnet: natürlich würde ebenso die nach entgegengesetzter Richtung strömende Wassermenge bestimmt sein, wenn  $k$  den Diffusionscoefficienten des Wassers angiebt. Die angenommene Proportionalität zwischen Concentrationsdifferenz  $\left(\frac{e}{l}\right)$  und Diffusionsstrom kann aber, wie folgende Ueberlegung zeigen wird, nur innerhalb gewisser Grenzen richtig oder annähernd richtig sein.

Eine mit wachsender Moleculzahl proportionale Zunahme des Diffusionsstromes ist nur dann möglich, wenn alle neu hinzukommenden Molecüle gleiche Anziehungskräfte auf benachbarte Wassermolecüle ausüben. Das wird aber nicht der Fall sein, wenn mit weiterer Concentration eine gewisse Zahl von Moleculen seine Anziehungskraft zum Wasser nicht mehr in gleichem Maasse ausgleichen kann, also mit Bezug auf Wasser als ungesättigte Molecülverbindung in Lösung besteht, welche selbstverständlich auf in ihr Bereich kommende Wassermolecüle eine grössere Anziehungskraft ausübt. Dass dem in der That so ist, beweist, ausser anderen Argumenten, die Contraction, welche allgemein beim Mischen von Salzlösungen und Wasser eintritt und die, wie die Verdichtung beim directen Auflösen der Salze, keineswegs proportional der Anzahl gelöster Salzmoecüle sich ändert<sup>2</sup>. Sobald aber die Zahl ungesättigter Salzmoecüle schneller als die in Volumprocenten ausgedrückte Concentration wächst, muss der Diffusionsstrom, wie die treibenden Kräfte selbst, schneller zunehmen, als es die bisher angenommene Proportionalität verlangt, vorausgesetzt, dass nicht andere Ursachen, wie Viscosität der Flüssigkeit u. s. w., eine Compensation herbeiführen.

Für verdünnte Lösungen wird allerdings gewöhnlich Proportionalität zwischen Concentrations- und Diffusionsgeschwindigkeit, aber nach Obigem auch nur angenähert zutreffen und hierin, wie in den nicht zu grosse Genauigkeit gestattenden Versuchsmethoden mag es begründet

1. Vgl. z. B. Mousson, Physik II. Aufl., Bd. I, p. 282.

2. Naumann, Allgemeine Chemie 1875, p. 451, 480 etc. — Die ungleiche Färbung einer Kobaltchlorürlösung zeigt unmittelbar die Existenz ungleich constituirter Molecülverbindungen, resp. Molecüle in Lösung an. — Volumzunahme beim Lösen einiger Salze beruht auf besondern Umständen.

sein, dass eine Abweichung bisher nicht sicher gestellt wurde<sup>1)</sup>. Bei der Osmose kann diese Abweichung aber besonders gross werden, weil die Concentrationsdifferenz in aneinander grenzenden Elementarschichten sehr gross sein und eventuell eine concentrirte Lösung unmittelbar an reines Wasser stossen kann.

Gleiche Constitution der Molecüle oder Tagmen in Lösungen vorausgesetzt, wird die die Diffusion treibende Kraft proportional der Molecülzahl in der Volumeinheit wachsen und dem entsprechend muss auch die Concentration mit Rücksicht auf Diffusion durch die zur Volumeinheit gelösten Salzmenge, d. h. durch Volumprocente ausgedrückt werden. Dieses ist z. B. von Voit geschehen, während u. a. Fick und Beilstein die Concentration durch Gewichtsprocente, Jolly durch den Quotienten aus lösendem Wasser in gelöstes Salz ausdrückten

Gehen wir nun zur Musterung der für verschiedene Concentration sich ergebenden osmotischen Wasserbewegung über. Die beiden folgenden Tabellen No. 1 und 2 geben zunächst eine Uebersicht der mit Zucker und Gummi in Membranen aus Ferrocyan Kupfer gewonnenen Resultate, welche aus den im Anhang mitgetheilten Versuchen (No. I u. II) abgeleitet sind, wie an diesem Orte im Näheren zu ersehen ist. Columne  $c$  zeigt die Concentration der angewandten Lösung in Gewichtsprocenten an, in  $e$  ist die relative osmotische Leistung, auf die Leistung der 1procentigen Lösung als Einheit bezogen, aufgeführt. Die Verticalreihe  $\frac{e}{c}$  enthält die Quotienten aus Gewichtsprocenten in die entsprechenden, in  $e$  verzeichneten Wasserstromswerthe und durch Division dieser Quotienten mit dem specifischen Gewicht ( $s$ ) der zugehörigen Lösung ist die Columne  $\frac{e}{c \cdot s}$  entstanden. Da das Product aus specifischem Gewicht und Gewichtsprocenten ( $c \cdot s$  Volumprocente ergibt, so entspricht  $\frac{e}{c \cdot s}$  dem Quotient aus Volumprocenten in die zugehörigen relativen osmotischen

1) Beilstein (Annal. d. Chem. u. d. Pharm. 1865, Bd. 99, p. 187) behauptet allerdings, es wachse die Diffusionsschnelligkeit rascher als die Concentrationsdifferenz aneinandergrenzender Schichten, allein ich kann, so wenig wie Voit (Poggendorff's Annal. 1867, Bd. 130, p. 234), diese Behauptung als durch die Versuche wirklich begründet ansehen. — Voit (l. c., p. 419) fand für Zucker den Diffusionscoefficient mit steigender Concentration zunehmend, meint jedoch dieses allein auf die in Folge des Diffusionsstromes zu geringen Saccharimeterangaben schieben zu können, bleibt aber den Nachweis schuldig, dass dieser Fehler hauptsächlich die ganze und nicht blos einen Theil der Abweichung bedingt.

Leistungen, welche in Columnne  $e$  verzeichnet sind. Für 1procentige Lösungen bleibt in diesem Falle der Quotient  $\left(\frac{e}{c \cdot s} = \frac{1}{1,004}\right) = 1$ , wenn die zweite Decimale abgerundet wird.

Tabelle 1.  
Versuche mit Rohrzucker.

$c$ Concentration in Gew.-Proc.	$e$ Mittelwerthe	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	1
2 „	1,95	0,98	0,97
6 „	5,77	0,96	0,94
10 „	11,6	1,16	1,11
16 „	20,0	1,25	1,17
20 „	25,5	1,27	1,17
32 „	45,4	1,54	1,35

Tabelle 2.  
Versuche mit arabischem Gummi.

$c$ Concentration in Gew.-Proc.	$e$ Mittelwerthe	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	1
6 „	3,6	0,60	0,58
18 „	16,4	0,91	0,84

Der Wasserstrom ist, wie die Quotienten der Columnen  $\frac{e}{c}$  und  $\frac{e}{c \cdot s}$  zeigen, weder den in der Gewichtseinheit, noch den in der Volumeinheit enthaltenen Salzmengen proportional. Bei Zucker nimmt bis zu 6 Procent der Wasserstrom langsamer zu, als die Concentration nach Gewichts- oder Volumprocenten, um weiterhin schneller als die Concentration zuzunehmen. Bei 10 Procent ist diese Steigerung schon zweifellos, welche indess wohl sicher nicht gleichmässig ist, sondern nur im Allgemeinen wird der Wasserstrom schneller als die Concentration wachsen. Eine weitere Beurtheilung gestatten die hier vorliegenden Versuche nicht: auf den für 16 und 20 Procent hinsichtlich der Volumprocente gleichen Quotienten kann, da dieser aus je einem Versuche abgeleitet ist, natürlich kein Gewicht gelegt werden.

Auf einen Beobachtungsfehler kann die, freilich für 6procentige Zuckerlösung nur geringe Abnahme der Quotienten  $\frac{e}{c}$  und  $\frac{e}{c \cdot s}$  nicht geschoben werden, da das Resultat verschiedener Experimente immer in

gleichem Sinne ausfiel. Diese für Zucker nur geringe Abnahme ist aber höchst auffallend bei arabischem Gummi. Lösungen dieses von 1 und 6 Procent Gehalt zeigen, wie der Wasserstrom zunächst weit langsamer als die Concentration wächst, dann aber, wie es das mit 18 Procent gewonnene Resultat ergibt, mit höherer Concentration wieder, analog wie beim Zucker, zunimmt, jedoch selbst bei dieser hohen Concentration ist die Wasserbewegung noch nicht ganz so ausgiebig geworden, um das 18fache von der Leistung 1procentiger Lösungen auszumachen.

Das soeben namhaft gemachte Verhalten kann an sich nicht aus der Annahme erklärt werden, der in der Membran entgegenstehende Widerstand wachse in einem anderen Verhältniss als die Schnelligkeit der Wasserbewegung<sup>1)</sup> und zudem ergaben auch directe, noch mitzutheilende Versuche Proportionalität zwischen Druck und Ausflussmenge. Weiter können Gummi und Zucker, weil sie als nicht, oder so gut wie nicht diosmirende Körper nur mit der Membranoberfläche in Contact kommen, in keinem Falle derartig auf die Constitution in der Membran wirken, dass der Filtrationswiderstand in der Membran verändert wird. Gegen eine solche Annahme spricht auch das zufriedenstellend gleiche Verhältniss, welches unter sich Druckkräfte und Wasserstrom für dieselbe Concentration eines Stoffes ergaben. Dieses Ergebniss, sowie die früher namhaft gemachten Ueberlegungen, lassen auch eine in Betracht kommende Erweiterung der Diffusionszone durch den Wasserstrom nicht zu und auch die obigen Resultate selbst können aus solcher Annahme nicht abgeleitet werden.

In jedem Falle muss demnach die thatsächlich beobachtete Wasserbewegung nur aus der osmotischen Triebkraft erklärt werden, welche ja auch in einem anderen Verhältniss, als die Concentration zunehmen kann, weil sie zunächst von Constitution der Diffusionszone und der wasseranziehenden Kraft der gelösten Molecüle abhängt. Diese muss, wie vorhin erklärt ist, rascher wachsen, als die Concentration, wenn mit dieser in der Lösung die Anzahl Salztheilchen schneller zunimmt, welche ihre Affinität zum Wasser nur unvollkommen ausgleichen konnte, und für osmotische Wirkung kann dieser Umstand sehr bedeutungsvoll werden. Die Constitution der Diffusionszone wird sich mit der Concentration einer Lösung ändern und dass diese, aus den zwischen Wasser, Salz und Membran thätigen Molecularkräften, sowie aus der lebendigen

---

1) Zu einer solchen Annahme neigte Fick bezüglich der Collodiummembranen hin. (Mol. schott's Unters. I. c., p. 325.)

Kraft der Molecüle resultirende Grösse sich immer derartig ändern sollte, wie es die Erzeugung einer der Concentration proportionalen Wasserbewegung fordern würde, ist durchaus unwahrscheinlich, um nicht zu sagen unmöglich.

In stark verdünnten Lösungen dürften die Molecüle einer weiter zugesetzten Salzmenge sich in wesentlich, wenn auch nicht ganz gleicher Weise mit Wasser vereinigen, wie es die schon vorhandenen Molecüle gethan hatten. Deshalb dürfte die anfangs langsamere, mit der Concentration nicht Schritt haltende Steigerung der Wasserbewegung, wohl in der specifischen Constitution der Diffusionszone ihre Erklärung finden, während bei der späteren Zunahme des osmotischen Wasserstroms die schneller als die Concentration fortschreitende Anhäufung der mit Wasser unvollkommen gesättigten Molecülen (oder Tagmen) eine wesentliche Rolle mitspielen mag. In welcher Weise nun freilich diese Factoren im Einzelnen und combinirt in Betracht kommen, wie endlich noch andere Verhältnisse mit eingreifen, muss dahin gestellt bleiben. Uebrigens würde es auch begreiflicher Weise nicht zu verwundern sein, wenn bei gewissen Stoffen schon bei geringer Concentration ein Maximum der osmotischen Wasserbewegung beobachtet würde.

Falls ein Salz diosmirt, sind, ausser den schon namhaft gemachten, noch einige besondere Umstände zu beachten, welche die Diosmose mit sich bringt und die sich theilweise aus früheren Erörterungen (p. 55) ohne weiteres ergeben. Die nachstehende Tabelle 3 gibt eine Uebersicht über die in Ferroeyankupfermembran mit einem in immerhin erheblicher Menge diosmirenden Salze, mit Salpeter, gewonnenen Resultate.

Tabelle 3.  
Versuche mit Salpeter.  
(Belege Nr. III.)

<i>c</i> Concentration in Gew.-Proc.	<i>e</i> Mittelwerthe	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	0,99
2 „	1,79	0,89	0,88
4 „	3,41	0,85	0,83
8 „	6,46	0,81	0,77
18 „	11,69	0,66	0,59

Ein ähnliches Resultat ergab ein Versuch mit dem nur wenig diosmirenden Kalisulfat. Bei Vergleich 1procentiger und 4procentiger

Lösungen wurde für letztere der Quotient  $\frac{e}{c}$  zu 0,83 gefunden, wenn der gleiche Quotient für 1procentige Lösung = 1 gesetzt wird. (Siehe Nr. IV.)

Die in obiger Tabelle 3 stetig abnehmenden Quotienten  $\frac{e}{c}$  und  $\frac{e}{c \cdot s}$  zeigen, wie die Wasserbewegung langsamer als die Concentration zunimmt und zwar, soweit die Versuche ein Urtheil gestatten, dauernd für Lösungen, deren Concentration zwischen 1 und 18 Procent liegt. Eine einfache Beziehung zwischen Concentration und Wasserbewegung ist auch hier, wie zu erwarten war, nicht zu finden <sup>1)</sup>, wie denn auch mit Collodiumhäuten und anderen Membranen angestellte Versuche eine solche nicht geliefert haben <sup>2)</sup>.

## 12. Osmotischer Wasserstrom durch Lösungsgemische.

In jüngster Zeit hat *Marignac* <sup>3)</sup> Untersuchungen über Diffusion von Gemischen sich nicht zersetzender Salze angestellt, nach denen die Diffusionsschnelligkeit der Salze in gemischten Lösungen keine sehr erhebliche Aenderung erfährt. Zu diesem allgemeinen Resultate war auch bereits *Graham* gelangt, welcher selbst die Diffusion von Krystalloiden durch zähflüssige Colloide nur wenig verlangsamt fand <sup>4)</sup>. Hiernach muss es wahrscheinlich scheinen, dass die osmotische Wirkung von Salzgemischen und die Summe der Einzelleistungen von Salzen nicht viel differiren.

---

1) Von der Voraussetzung ausgehend, die Grenzschicht bewahre für verschiedenen concentrirte Lösungen eine gleiche Zusammensetzung, was freilich sicher nicht zutrifft, könnte man auf den Gedanken kommen, dass die Grenzschicht einen constanten Wasserstrom ( $c$ ) liefere. Dann, wenn sie an concentrirtere Lösung stösst, müsste hier eine Diffusionszone entstehen und die Wasserbewegung würde ausgedrückt werden, durch  $w = c + u \cdot n$ , wenn die Leistung der fraglichen Diffusionszone der Concentration proportional zunähme. Man kann dann aus zwei Gleichungen die beiden unbekanntes  $c$  und  $u$  bestimmen. Indess treffen die hier gemachten Voraussetzungen nicht zu, und deshalb fallen auch die beiden fraglichen Grössen ungleich aus, wenn sie aus der Leistung je zweier verschieden concentrirter Lösungen abgeleitet werden.

2) Siehe namentlich *Fick* in *Moleschott's* Untersuchungen I. c., p. 322.

3) *Annal. d. chim. et d. physique* 1874, V. ser., Bd. II, p. 546 ff. — Die Diffusion des diffusibelsten Salzes ändert sich am wenigsten, zuweilen ist eine kleine Vermehrung, öfters eine gewisse Verminderung zu erkennen, welche letztere aber stets geringer ist als für das weniger diffusible Salz.

4) *Graham*, *Annal. d. Chem. u. Pharm.* 1862, Bd. 121, p. 30. — Siehe auch ebend. 1851, Bd. 77, p. 75.

Die Lösung der eben erwähnten Frage hatte ich mir nicht als Aufgabe gestellt, und so habe ich denn auch mit zwei verschiedenen Ferrocyanokupfermembranen nur je einen Versuch mit demselben Materiale, nämlich mit arabischem Gummi und mit Salpeter, sowie mit einem Gemenge beider angestellt. Die osmotische Leistung dieser Stoffe ist, wie die folgende Tabelle 4 zeigt, im Gemenge jedenfalls nahezu dieselbe, wie in reinen wässrigen Lösungen.

Tabelle 4.

Concentration in Gew.-Proc.	1. Versuch	2. Versuch
	Mm. p. Stunde	Mm. p. Stunde
1 Proc. Salpeter	6,08 Mm.	5,4 Mm.
15 Proc. Gummi	2,06 "	1,8 "
1 Proc. Salpeter + 15 Proc. Gummi	7,9 "	7,0 "
1 Proc. Salpeter	6,06 "	5,3 "

Die mit Mm. überschriebenen Columnen geben die Erhebung der Flüssigkeit im Messrohr in Mm. an. Die Temperatur war bei Versuch 1 = 17,1° C., bei Versuch 2 = 15,5° C. — Die Gummilösung wurde in diesem Falle aus einfach lufttrockener Waare dargestellt. — Die Lösungen enthielten keine Membranogene.

Mit vorstehenden Resultaten nicht im Einklang stehen Angaben Baranetzky's<sup>1)</sup>, nach welchen geringe Beimischung von Colloiden, resp. Krystalloiden zu den Lösungen krystalloider, resp. colloidalen Körper eine sehr erhebliche Steigerung des Wasserstromes bewirken soll. Diese Angabe bezieht sich freilich auf andere Membranen (Pergamentpapier, Cellulose u. s. w.), für welche Baranetzky die osmotische Wirkung des Gemenges (bezüglich der einseitigen Volumzunahme selbst um das dreifache höher, als die Summe der Einzelleistungen der gelösten Körper angibt. Allein auch für Pergamentpapier trifft Baranetzky's Behauptung nicht zu und hiernach, sowie auf Grund anderer Beobachtungen Baranetzky's ist soviel gewiss, dass dessen Methode<sup>2)</sup> mindestens geringe Genauigkeit geboten haben muss.

Es soll nämlich eine 2 Proc. Arabin und ebenso eine 0,4 Proc. von gewissen krystalloiden Salzen enthaltende Lösung keine osmotische Volumzunahme zu Wege bringen, eine Angabe, welche auch für Pergamentpapier und Salpeter gemacht wird. Dagegen konnte ich mit leichter Mühe einen einseitigen Wasserstrom für 0,4 und 0,2procentige Salpeterlösung constatiren, welcher bei einer wirksamen Pergamentpapier-

1) Poggendorff's Annalen 1872, Bd. 147, p. 234 ff.

2) Ueber diese vgl. die citirte Arbeit p. 216.

fläche von 5,3 Qa.-Cm. und bei Anwendung 0,4procentiger Salpeterlösung in meinem Messrohre eine Erhebung von 7,2 Mm. im Laufe von 5 Stunden hervorbrachte. Diese Erhebung war für 2procentige Lösung von Gummi arabicum noch etwas ansehnlicher, betrug nämlich 1,2 Mm. in der Stunde<sup>1</sup>.

Freilich hat Baranetzky mit Arabin gearbeitet, dessen osmotische Leistung zwar schwächer sein dürfte, als die des noch Salze enthaltenden Gummi arabicum, jedoch durchaus nicht Null sein kann, weil es sich um einen so gut wie nicht diosmirenden Körper handelt und jede einseitige Trieb- und Druckkraft Wasserbewegung durch Pergamentpapier veranlasst. Bei diosmirenden Körpern ist freilich sogar Volumabnahme möglich (siehe p. 58), doch ergibt das Experiment selbst für verdünnte Salpeterlösung entschiedene Volumzunahme an. Da ich mit zwei ganz verschiedenen Sorten Pergamentpapier ein gleichsinniges Resultat erhielt, so wird man den nicht entsprechenden Befund von Seiten Baranetzky's nicht in der Qualität des Materiales zu suchen haben.

Nach obiger Kritik ist man unbedingt genöthigt, überall da, wo es sich um nicht erheblich grosse Volumänderungen handelt, Baranetzky's Messungen als unzureichend anzusehen und ich halte es nicht geboten noch im Einzelnen alle Angaben kritisch zu durchmustern. Nur auf einen Punkt will ich noch eingehen, dass nämlich ein geringer Zusatz von Colloiden zu Lösungen von Krystalloiden (und umgekehrt) eine erhebliche Steigerung der osmotischen Leistung bewirken soll. Ich habe hier die Leistungen von Chlorecalcium (1,5 Procent) und Gummi arabicum (2 Procent) in Pergamentpapier vergleichend untersucht und das in Tab. 5 verzeichnete Resultat erhalten.

Tabelle 5.

Concentration in Gew.-Procenten.	1. Versuch	2. Versuch
	Mm. p. Stunde	Mm. p. Stunde
1,5 Proc. Chlorecalcium	9,9 Mm.	10,3 Mm.
2 Proc. Gummi arabicum	1,2 " ↑	1,3 " ↓
1,5 Proc. CaCl. + 2 Proc. Gummi arabicum.	11,4 " ↑	11,3 " ↓

1) Der angewandte Apparat bestand aus einem Glasrohr, dessen eines Ende mit der Membran verschlossen war, während das andere verjüngte Ende zur Aufnahme des Messrohres diente (siehe p. 13). Es wurde hier immer so eingestellt, dass ein geringer Ueberdruck im Innern der Zelle bestand, um gleich anfangs die Membran etwas zu spannen. Da der Druck im Innern mit dem Einstrom zunahm und geringer Druck schon erheblichere Filtration durch Pergamentpapier veranlasst, so können die für den osmotischen Einstrom gewonnenen Werthe nicht sehr genau, aber nur zu gering ausgefallen sein.

Die Versuche sind mit verschiedenen Sorten Pergamentpapier angestellt, deren Fläche je 5,3 Qu.-Ctm. betrug. Die in Mm. ausgedrückten Werthe vgl. Tabelle 4 sind p. Stunde berechnet: für *G. arabic.* wurde die Beobachtungszeit auf 5 Stunden ausgedehnt. Temperatur während des Versuches 17,4° C. Die Pfeile deuten die Reihenfolge an, in welcher die Versuche angestellt wurden.

Die vorstehenden Zahlen zeigen so genau, als man es nur erwarten kann, gleiche Leistung der Componenten im isolirten, wie im gemengten Zustande an. Mit obigen Stoffen, und bei gleicher Concentration dieser, hat auch Baranetzky J. c. p. 239 einen Versuch in Pergamentpapier angestellt, nur war das mir nicht gerade zu Gebote stehende Arabin statt Gummi arabicum genommen. Als Volumzunahme innerhalb 24 Stunden gibt unser Autor für Chlorcalcium 0,5 Cub.-Ctm., für die gemischte Lösung 0,9 Cub.-Ctm. an, während Arabin als nichts leistend angesehen wird, eine freilich unbedingt unrichtige Annahme. Ob Anwendung von Arabin zu anderem Resultate führen würde, als ich es mit Gummi arabicum erhielt, ist in diesem Falle höchst unwahrscheinlich, lässt sich aber nicht ohne weiteres unbedingt entscheiden, weil ja in gewissen Fällen chemische Vorgänge solchergestalt denkbar sind, dass die Umsetzungsproducte mehr als ihre Componenten leisten. Greift aber eine chemische Umsetzung oder Vereinigung ein, dann sind selbstverständlich die osmotischen Leistungen der Componenten und der aus diesen hervorgehenden Producte nicht in unserem Sinne vergleichbar. Für einfache Mischungen aber ist Baranetzky's Behauptung, die osmotische Leistung von Krystalloiden werde durch geringen Zusatz von Colloiden erheblich gesteigert, jedenfalls unrichtig und ebenso auch die umgekehrte Annahme, dass geringe Menge von Krystalloiden die osmotische Wirkung colloidalen Körper in hohem Maasse erhöhen könne. Zwei Versuche, die ich in dieser Richtung für Gummi arabicum und Salpeter angestellt habe, fielen ganz in dem gleichen Sinne, wie die in Tabelle 5 mitgetheilten Experimente aus und glaube ich deshalb auf die specielle Mittheilung dieser Versuche verzichten zu dürfen.

### 13. Filtration unter Druck.

Die folgende Tabelle 6 ist aus Versuchen abgeleitet, welche mit zwei verschiedenen Zellen ausgeführt wurden, um für Ferrocyanokupfermembranen das Verhältniss zwischen Druckhöhe und Filtrationsmenge zu ermitteln. Indem ich bezüglich der methodischen Ausführung auf einen früheren Abschnitt (3), hinsichtlich der Belege und der Ableitung dieser Tabelle auf den Anhang verweise, bemerke ich hier nur, dass in

der ersten Columne  $d$  die Höhe der wirksamen Quecksilbersäule in Ctm. verzeichnet ist, während die Columne  $m$  die auf eine commensurable Einheit bezogenen Quotienten aus Druckhöhe in Filtrationsmenge enthält. Diese Quotienten zeigen, wie aus den speciellen Belegen Nr. VI erschen werden kann, keine grösseren Differenzen als sie unvermeidliche Fehler mit sich bringen können und zudem fallen ja auch die Abweichungen gleichmässig nach beiden Seiten. Die damit erwiesene Proportionalität zwischen Druckhöhe und Filtrationsgeschwindigkeit auch über die Beobachtungsgrenzen auszudehnen, dürfte wohl ruhig erlaubt sein. Namentlich hebe ich noch hervor, dass es, wie ja auch zu erwarten ist, keine Grenze des Filtrationswiderstandes gibt, d. h. dass jeder Ueberdruck Filtration nach der Seite geringeren Widerstandes bewirkt. Freilich ist die Filtrationsmenge durch geringen Druck sehr gering und um den Gleichgewichtszustand in nicht allzu langer Zeit herbeiführen zu können, ist es geboten, ein Druckrohr anzuwenden, dessen Durchmesser nur Bruchtheile eines Millimeters beträgt.

Tabelle 6.

$d$ Mitteldruck. Ctm. Hg.	$m$ Quotient
210,2	1,023
208,0	0,978
112,2	0,992
111,5	1,000
85,1	1,033
71,3	0,982
37,8	1,000

Proportionalität zwischen Ausflussmenge und Druckhöhe gilt, wie namentlich von Poiseulle nachgewiesen wurde, auch für enge Capillarröhren. Bei messbarer Weite dieser ist aber die Grenzschicht immer nur ein verschwindender Bruchtheil des gesammten Durchmessers, während frühere Erwägungen (p. 41) uns zeigten, dass in den Niederschlagsmembranen, auch wenn die Wirkungssphäre der Tagmen sich nicht über das gesammte Areal der intertagmatischen Räume erstrecken sollte, doch kein Wassermolecul passiren wird, ohne in den Bereich der Wirkungssphäre der Membrantheilchen zu gelangen. Deshalb kann aber auch Toricelli's Theorem, welches freie Beweglichkeit der Flüssigkeittheilchen voraussetzt und auf wesentlich gleiche Principien wie freier Fall eines Körpers in nicht widerstehendem Medium gegründet ist, trotz der geringen Dicke der Niederschlagsmembranen nicht

mit eingreifen, während, wie Poiseulle<sup>1)</sup> nachwies. Capillarröhren unterhalb gewisser, mit dem Radius schnell abnehmender Länge, der Proportionalität zwischen Druck und Ausflussmenge nicht mehr genügen. Ein Blick auf folgende von O. E. Meyer<sup>2)</sup> für die Ausflusszeiten ( $t$ ) aufgestellte allgemeine Formel kann hier sogleich über den causalen Zusammenhang Aufschluss geben: es ist:

$$t = V \left\{ \frac{1}{R^2 \cdot \pi \cdot kV^2 gh} + \frac{8 \eta \lambda}{R^4 \cdot \pi \cdot \rho \cdot g \cdot h} \right\}$$

wo  $V$  das Flüssigkeitsvolumen,  $\lambda$  die Röhrenlänge,  $R$  den Radius,  $h$  die Druckhöhe,  $\rho$  Dichte der Flüssigkeit,  $\eta$  einen Reibungscoefficienten,  $k$  einen empirischen Contractionsfactor bedeuten,  $g$  und  $\pi$  ihre übliche Bedeutung haben. Es ist sofort ersichtlich, wie auch für engere Röhren bei minimaler Länge die Ausflussmenge sich dem Toricelli'schen Theorem, bei grösserer Länge dem Poiseulle'schen Gesetz nähert.

Für thierische Häute wurde von Wilibald Schmidt<sup>3)</sup> für Druckhöhe und Filtrationsmenge zwar annähernde, doch nicht vollkommen genaue Proportionalität beobachtet. Ob sich hier schon der erste Factor obiger Formel wegen der grösseren capillaren Räume geltend macht oder ob auch die Dehnung der Membran durch Erweiterung der Capillarräume mitwirkt, lasse ich dahin gestellt.

Die von Poiseulle für die Ausflussmenge ( $Q$ ) aus Capillarröhren aufgestellte bekannte Formel  $Q = \frac{C \cdot H \cdot D^4}{L}$  ( $H$  = Druckhöhe;  $D$  = Durchmesser;  $L$  = Länge der Röhre) kann für Filtration durch einen Porus in der Niederschlagsmembran nicht ohne weiteres massgebend sein, da hier  $C$  nicht ein bei gleicher Temperatur für dieselbe Flüssigkeit constanter Factor ist, sondern mit den zwischen Flüssigkeit und Membrantheilchen wirkenden Molecularkräften, sowie mit der Weite der Interstitien in nicht bestimmbarer Weise sich ändern muss.

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Filtration durch Niederschlagsmembranen soll erst weiterhin gesprochen werden.

#### 14. Osmotische Druckhöhe.

In einer geschlossenen Zelle ist die osmotische Druckhöhe, gemäss unserer früheren Definition (p. 14) dann erreicht, wenn in der Zeit-

1) Annal. d. chim. et d. physique III ser., Bd. VII, p. 50.

2) Poggendorff's Annalen 1874, Bd. 153, p. 619.

3) Poggendorff's Annalen 1856, Bd. 99, p. 367.

einheit sich gleiche Flüssigkeitsmengen nach innen und aussen bewegen. Die osmotische Triebkraft, welche ein nicht diosmirender Stoff auf der Innenfläche der Membran entwickelt, zieht die Wassertheilchen auf gleichen Wegen in das Innere der Zelle, auf welchen sie durch Druck nach aussen filtriren; die Bahnen, wie auch die Widerstände sind für Einstrom und Ausstrom vollkommen dieselben. Anders aber, wenn ein gelöster Körper die Membran nicht zu passiren vermag. Hier wird der diosmotische Austausch in einem Porus für eine einseitig überwiegende Wasserbewegung ganz bedeutungslos sein können, wenn sich Salz und Wasser nach gleichen Volumina austauschen, während Druck durch eben diesen Capillarraum Flüssigkeit nach aussen treibt (siehe p. 55). Der Gleichgewichtszustand zwischen Einstrom und Ausstrom muss dann nothwendig schon bei geringerem Drucke eintreten, als in einer Membran, welche denselben Stoff nicht diosmiren lässt. Ist letzteres der Fall, so ist das Maximum der osmotischen Druckhöhe erreicht, welche für denselben Körper stetig um so mehr abnimmt, je mehr mit Erweiterung der Zwischenräume in einer aus gleichwerthigem Materiale gebauten Membran die Diosmose des fraglichen Körpers zunimmt.

Wenn in der variablen Grenzschicht verdünntere Lösung besteht, so ist, wie frühere Erwägungen darthun, der Wasserstrom in dieser Zone nicht durch die Concentration des Zellinhaltes, sondern durch die in der Diffusionszone zwischen Zellinhalt und Grenzschicht, nach Massgabe der Concentrationsdifferenz entwickelten osmotischen Triebkraft bedingt.

Von zwei gelösten Körpern wird in derselben Membran der eine, falls er nicht diosmirt, seine maximale osmotische Druckhöhe zu Stande bringen, während diese von einem anderen die Membran durchdringenden Körper um so weniger erreicht wird, je anschnlicher dieser diosmirt. Das zeigt nun sogleich sehr schlagend die folgende Tabelle, welche die Leistung 6procentiger Lösungen in Membranen aus Pergamentpapier, Thierblase und Ferrocyankupfer angibt. Der Druck ist hier, wie in allen folgenden Angaben, immer durch die Höhe einer nach Ctm. gemessenen Quecksilbersäule ausgedrückt. (Näheres über Ausführung der Versuche mit Pergamentpapier und Thierblase Belege Nr. VIII.)

Tabelle 7.

	Pergamentpapier	Thierblase	Cu <sup>2</sup> Fe Cy*
Gummi arabicum	17,9 Ctm.	13,2 Ctm.	25,9 Ctm.
Flüssiger Leim	21,3 "	15,4 "	23,7 "
Rohrzucker	29,0 "	11,5 "	257,7 "
Salpeter	20,4 "	5,9 "	? (700) "

Der für Salpeter angegebene Werth (700) ist nicht direct bestimmt, dürfte übrigens nach Versuchen mit Lösungen anderer Concentration eher höher sein.

Man sieht hier sogleich, wie die Krystalloide (Zucker und Salpeter) bei gleicher Concentration in einer Membran aus Ferrocyan kupfer unverhältnissmässig höheren osmotischen Druck erzeugen, als Colloide, deren Leistung aber in Thierblase und Pergamentpapier sich den Leistungen derselben Stoffe in der Ferrocyan kupfermembran nähert, während in dieser die Druckhöhe für Zucker und Salpeter um das 10 und 35fache höher ausfällt. Der Grund liegt eben darin, dass die Colloide bekanntlich durch Pergamentpapier und Thierblase nur wenig, die Krystalloide dagegen sehr leicht diosmiren. So ergibt sich, dass in dem oben mitgetheilten Versuch durch Pergamentpapier im Laufe von 3 Stunden durch dieselbe Membran von 5,3 Qu.-Ctm. Fläche annähernd diosmirt waren: von flüssigem Leim 0,007 Grm. und ein wenig mehr von Gummi, während in gleicher Zeit etwa 0,14 Grm. Zucker und 0,55 Grm. Salpeter die Membran passirten. Uebrigens diosmirt Salpeter auch durch die Ferrocyan kupfermembran in merklicher Weise und bringt demgemäss seine maximale osmotische Leistung in dieser nicht zu Stande.

Der dargelegte notwendige Zusammenhang zwischen osmotischer Druckhöhe und Diosmose wird durch obige Versuche allerdings schlagend erwiesen, doch geben die gewonnenen Werthe kein relatives Maass hinsichtlich der Porenweite in den verschiedenen Membranen ab, da ja auch die Qualität des Membranmaterials für osmotische Leistung in Betracht kommt. Indess kann es doch auch kaum zweifelhaft sein, dass die angewandte Thierblase weitere Poren als das Pergamentpapier besass; die durchgehends in Thierblase geringere osmotische Druckhöhe und die verhältnissmässig starke Verminderung dieser für Zucker und Salpeter finden so ihre natürliche Erklärung.

Die geringe osmotische Druckhöhe, welche Colloide in Ferrocyan kupfermembran bewirken, zeigt auch die nachfolgende Tabelle 8, in welcher die Columnen 0 diejenigen Druckhöhen angibt, welche die einprocentigen Lösungen der am Kopf der Horizontalreihen stehenden Körper hervorbrachten. Ausserdem wurde noch ein Versuch angestellt mit einer 2procentigen Lösung aus Conglutin<sup>1)</sup>, welches durch möglichst wenig Kali aufgelöst worden war. Es ergab sich hier in Calciumphosphatmembran eine Druckhöhe von 3,8 Ctm., während 36,1 Ctm.

1) Es war dieses von Ritthausen aus Lupinen dargestelltes Conglutin.

die Leistung einer 1procentigen Rohrzuckerlösung in derselben Membran war.

Vergleichende Messungen über osmotische Druckhöhen sind eigentlich nur von Du Trochet in Thierblase mit Gelatine, Zucker, Gummi und dem noch salzführenden Hühnereiweiss angestellt worden, welche keineswegs auf eine bevorzugte Leistung der Colloide hinweisen<sup>1)</sup>, sondern für die commensurablen Stoffe, Gummi und Zucker, ähnliche Resultate ergaben, wie sie in unserer Tabelle 7 für Pergamentpapier verzeichnet sind. Einfache Messung der Intensität des Wasserstromes, welche Baranetzky für Colloide ausführte, erlaubt natürlich nicht ohne weiteres einen Schluss auf die osmotische Druckhöhe und wo diese mit Colloiden bestimmt wurde, fehlen vergleichende Versuche mit krystalloiden Körpern<sup>2)</sup>. Alle diese Versuche wurden mit Thierblase, Pergamentpapier oder sich ähnlich verhaltendem Materiale ausgeführt und sind deshalb nicht im Stande ein Bild von der osmotischen Leistung des Inhaltes einer Pflanzenzelle zu geben, da diese Leistung nicht, wie bisher angenommen, von der Zellhaut abhängt, sondern durch die, wie eine Niederschlagsmembran wirkende Plasmamembran bedingt ist.

Tabelle 8.

Einprocentige Lösungen aus:	O		Einstrom Zucker = 1
	Druckhöhe	Zucker = 1	
Rohrzucker	47,1 Ctm.	1	1
Arab. Gummi	6,5 „	0,138	0,14
Dextrin	16,6 „	0,352	
Salpeter	175,8 „	3,733	4,61
Kalisulfat	192,3 „	4,083	4,39

Alle Angaben beziehen sich auf Lösungen, welche 1 Gew.-Proc. der genannten Stoffe enthielten. In der ersten Columne sind die Mittelwerthe gemessener Druckhöhen, in der zweiten deren Relation, wenn die Wirkung des Zuckers = 1 gesetzt wird, verzeichnet. Dieselbe Relation für Ausgiebigkeit des Wasserstromes ohne Druck ist in der letzten Verticalreihe aufgeführt. Der Werth für arabisches Gummi ist aus Versuchsreihe Nr. VIII der Belege abgeleitet und hiernach = 47,1, 0,138. Die übrigen Versuche sind unter Nr. IX in den Belegen mitgetheilt.

Ein Vergleich der auf die Wirkung des Zuckers als Einheit bezogenen relativen Leistungen, mit der von derselben Lösung erzeugten Wasserbewegung zeigt, wie für Zucker und Gummi sowohl die Druckhöhe, als auch die Wasserbewegung in fast gleichem Verhältniss stehen, was übrigens, da diese Stoffe nicht diosmiren, auch erwartet werden

1) Siehe diese Abhandlung p. 53.

2) Vergl. z. B. Hofmeister, Flora 1858, p. 11.

durfte. Dagegen diosmirt Kalisulfat in geringerer, Salpeter in erheblicherer Menge durch Ferrocyanokupfermembran. In beiden Fällen, bei Salpeter aber in höherem Maasse, stehen der Filtration nach aussen gewisse Wege uneingeschränkt offen, welche, eben weil Salzlösung darin besteht, für den nach innen gerichteten osmotischen Wasserstrom nicht so vollkommen ausgenutzt werden, als wenn das Salz nicht diosmirte. So erklärt es sich, warum für den leichter diosmirenden Salpeter der osmotische Wassereinstrom zwar relativ stärker als für Kalisulfat ist und dennoch bei jenem der endliche Gleichgewichtszustand schon bei geringerem Drucke erreicht wird, als bei schwefelsaurem Kalium. Das gleiche Verhältniss von Druckhöhe und Wassereinstrom bei den nicht diosmirenden Stoffen Gummi und Zucker zeigt, wie es auch schon direct bewiesen wurde, dass die Filtrationsmenge proportional dem Drucke zunimmt.

Aus gleichen Gründen wie beim osmotischen Wasserstrom kann auch eine einfache Beziehung zwischen Diffusionsschnelligkeit eines Stoffes und der durch diesen erzeugten Druckhöhe nicht erwartet werden, und dieses um so weniger, als ja bei eventueller Diosmose eines Körpers noch besondere Umstände in Betracht kommen. Nur ganz im allgemeinen werden schnell diffundirende Körper auch hohe Druckkräfte in Niederschlagsmembranen hervorbringen, die Krystalloide also mehr als die Colloide leisten. Die schon mitgetheilten Zahlen reichen vollkommen aus, um dieses zu beweisen, was einige weniger genaue Versuche mit anderen Stoffen einfach bestätigten. So ergab eine ungefähr 0,3 Procent wasserfreien Natriumsulfates enthaltende Lösung in Membran aus Ferrocyanokupfer die auffallend anscheinliche Druckhöhe von 97 Ctm., obgleich die Diffusionsconstante <sup>1)</sup> (0,527) geringer, als die des schwefelsauren Kaliums (0,703) ist. Ebenso wurde in gleicher Membran die osmotische Druckkraft für eine nicht ganz 0,3 Procent Ammoniumacetat enthaltende Lösung auffallend hoch, nämlich zu 87 Ctm. gefunden. Dieses Salz diosmirte dabei in erheblicher Menge, gehört aber auch zu den schnell diffundirenden Körpern.

Kommen wir nun nochmals auf die Beziehung zurück, welche zwischen der Weite der in der Membran vorhandenen Zwischenräume und der Druckhöhe, resp. zwischen dieser und der Diosmose eines Körpers besteht. Die osmotische Triebkraft, welche ein gelöster Stoff hervorbringt, muss (ceteris paribus), so lange dieser Körper nicht diosmirt,

1) Voit, Poggendorff's Annal. 1867, Bd. 130, p. 233.

dieselbe bleiben, auch wenn die Grösse der Membranzwischenräume sich ändert. Freilich nimmt die Ausgiebigkeit der Wasserbewegung mit Erweiterung dieser Zwischenräume zu, aber für Einstrom und Ausstrom, welche ja ganz gleiche Widerstände zu überwinden haben, in demselben Verhältniss <sup>1)</sup>, so dass die Druckhöhe dabei constant bleibt, und das Maximum dieser für einen gegebenen Stoff dann erreicht ist, wenn die Interstitien in einer Membran auf die spezifische Weite zurückgingen, welche fernere Diomose nicht mehr gestattet.

Leider steht kein Mittel zu Gebote, um die Zwischenräume in derselben Membran beliebig variiren lassen zu können und bei den geringen Dimensionsänderungen, welche Temperaturschwankungen ermöglichen, können stets auch andere, für die osmotische Triebkraft bedeutungsvolle Verhältnisse geändert werden. Immerhin ist es interessant, dass die Druckhöhe, welche nicht diosmirende Stoffe, wie Zucker und Gummi, in Ferrocyanpfermembran erzeugten, bei einer Temperatursteigerung von mehr als 20° C. nur um ein ganz geringes erhöht wurde, wie dieses weiterhin mitgetheilt werden soll. Auch die fast gleiche osmotische Leistung, welche flüssiger Leim in Membranen aus Ferrocyanpfer und Pergamentpapier hervorbrachte (Tab. 7), findet ihre Erklärung darin, dass die übrigens relativ viel grösseren Zwischenräume in der letztgenannten Membran, derjenigen Grenze genähert sind, unterhalb welcher flüssiger Leim nicht mehr diosmirt. Nur unterhalb dieser spezifischen Grenze (alles übrige constant gedacht) nimmt mit steigender Filtrationsschnelligkeit die osmotische Leistung desselben Stoffes ab. Oberhalb dieser spezifischen Grenze ist aber die Druckhöhe constant und wird, falls die anderen mitspielenden Factoren einmal in Rechnung gezogen werden können, ein Maass für die zwischen gelösten Salztheilen und Wasser wirkenden Molecularkräfte zu geben vermögen, deren Energie bei krystalloiden Stoffen sehr bedeutend sein muss, wie dieses die von sehr verdünnten Lösungen erzeugten hohen Druckkräfte anzeigen. Die trotzdem nur mässig schnelle Hydrodiffusion dieser Körper findet in analogen Verhältnissen ihre Erklärung, wie sie von

---

1) Es wäre denkbar, dass Saugkraft und Druckkraft gleicher Intensität nicht gleiche Wasserbewegung zu erzeugen vermöchten. Wird Wasser durch ein Rohr gesogen, so kann die Stromschnelligkeit, ohne zur Zerreissung des Fadens zu führen, ein von den obwaltenden Verhältnissen abhängiges Maass nicht überschreiten. Bei diesem Maasse kommt auch die Cohäsion in Betracht, welche mit der Verdichtung des Wassers in der Grenzschicht variirt. Indess scheint nach dem noch Mitzutheilenden etwas derartiges keine Rolle bei der Druckhöhe zu spielen, mit deren Erreichung sich ja auch die beiden entgegengesetzten Wasserbewegungen aufheben.

Clausius<sup>1)</sup> mit Rücksicht auf Diffusion und Wärmeleitung von Gasen dargelegt wurden.

Bei nicht diosmirenden Körpern kann die Membrandicke, wie aus dem oben Mitgetheilten ohne weiteres hervorgeht, nur auf die Schnelligkeit der Wasserbewegung, nicht aber auf die Druckhöhe Einfluss haben. Dieses würde auch dann noch zutreffen, wenn, was sehr unwahrscheinlich ist, der Wasserstrom sich nicht proportional der Membrandicke änderte. Die Druckhöhe gibt also ein osmotisches Maass ab, welches unabhängig ist von Dicke und Flächengrösse der Membran, sowie von der Zahl der auf die Flächeneinheit fallenden wirksamen Molecularzwischenräume, endlich auch von den Dimensionen dieser, so lange der wirkende Stoff nicht diosmirt. Trifft dieses nicht zu, dann sinkt mit fortschreitender Erweiterung der Membranzwischenräume die Druckhöhe, welche aber von den anderen Grössen unabhängig bleibt, indess von der Dicke der Membran dann beeinflusst werden kann, wenn bei der capillaren Diffusion innerhalb eines Porus Salz und Wasser sich nicht nach gleichen Volumina austauschen. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, dass die diosmotischen Eigenschaften der Membran nicht etwa durch den gelösten Körper verändert werden.

An dieser Stelle dürfte es auch geboten sein, obgleich ich keine derartigen Versuche anstellte, doch auf den Einfluss hinzuweisen, welchen Druck auf die Ausgiebigkeit der Diosmose eines Körpers ausüben kann. Gesetzt, es bestehen in einer Membran capillare Räume, in welchen sich, wenn einseitiger Druck nicht vorhanden ist, Salz und Wasser nach gleichen Volumina austauschen, so wird mit dem osmotisch steigenden Druck ein Strom von Flüssigkeit nach aussen getrieben und damit muss die in der Zeiteinheit aus der Zelle austretende Salzmenge zunehmen. Diese Zunahme wird unter sonst gleichen Umständen um so geringer sein, je enger die capillaren Räume und je geringer damit die Schnelligkeit der Wasserbewegung wird. — Falls innerhalb der Thonzelle das durch die Niederschlagsmembran diosmirte Salz nicht so gleich entfernt wird, würde mit dem Bestehen einer verdünnten Salzlösung auf der äusseren Fläche der Niederschlagsmembran natürlich die Druckhöhe sinken müssen, doch dürfte wohl bestimmt bei der immer nur mässigen Diosmose der angewandten Salze und der grossen Porosität der Thonzellen dieser Fehler stets äusserst gering ausgefallen sein.

Die mit gleicher Lösung in derselben Zelle erhaltenen Resultate fielen immer in hohem Grade übereinstimmend aus. So wurde in

---

1) Abhandl. über d. mechan. Wärmetheorie 1867, II, p. 260 u. 277.

Ferrocyanpfermembran für 1procentige Rohrzuckerlösung nur einmal eine Druckdifferenz von 1 Ctm. gefunden, während in 5 anderen Zellen mit derselben Lösung angestellte vergleichende Versuche stets einen noch geringeren Unterschied für ein und dieselbe Zelle ergaben. Dagegen weichen die in verschiedenen Zellen mit aufgelagerter Membran aus Ferrocyanpfer gewonnenen Resultate erheblicher von einander ab; für 1procentige Zuckerlösung, mit welcher die meisten Experimente ausgeführt wurden, liegen die in 16 Einzelversuchen gemessenen Druckhöhen zwischen 47,1 und 53,8 Ctm. Diese Abweichung kann, bei der sonst auffallend genauen Uebereinstimmung von zeitlich oft sehr weit getrennten Versuchen mit derselben Zelle, nicht in einem methodischen Fehler liegen, sondern muss durch die Qualität der Zelle bedingt sein. Doch kann auch nicht irgend eine schadhafte Stelle der Grund sein, da eine solche bei Gegenwart der Membranogene reparirt worden wäre und so auch nicht die grosse Uebereinstimmung der mit derselben Zelle angestellten Versuche hätte zu Stande kommen können.

Eine naheliegende Erklärung scheint mir für die eben namhaft gemachte Abweichung ausreichend zu sein. Die Bezeichnung »aufgelagerte Membran« ist ja nicht im strengsten Sinne des Wortes zu nehmen, vielmehr kann die Niederschlagsmembran, vermöge der Art und Weise ihrer Darstellung, thatsächlich sehr wohl eingelagert, d. h. ganz oder theilweise von einer dünnen Schicht Thonmasse bedeckt sein. In den Poren der Thonmasse, durch welche die Zuckerlösung an die Niederschlagsmembran gelangt, besteht aber in der Grenzschicht eine anders zusammengesetzte, in unserem Falle wohl verdünntere Lösung und da wo die Niederschlagsmembran an diese Grenzschicht stösst, wirkt diese ja nur vermöge der in ihr bestehenden Concentration. Hierdurch würde natürlich ein geringerer Druck als durch 1procentige Zuckerlösung zu Stande kommen, die Resultante aus allen einzelnen Leistungen ist aber die factisch gemessene Druckhöhe.

Die für verschiedene Zellen gefundenen Druckdifferenzen sind ja thatsächlich gering genug, um die eben gegebene Erklärung zuzulassen. Die Unterschiede werden dann zunächst davon abhängen, ob die Niederschlagsmembran ganz, theilweise oder gar nicht von Thonmasse bedeckt ist, ausserdem wird aber auch physikalische und chemische Beschaffenheit des Thonmaterials eine Rolle spielen können. Liegt die Niederschlagsmembran einmal innerhalb der Thonmasse, so muss es, wie leicht einzusehen ist, für die Druckhöhe gleichgültig sein, ob die überdeckende Thonmasse eine sehr dünne oder eine dickere Schicht bildet. Letzteres ist der Fall bei den mitten in die Thonmasse eingelagerten

Niederschlagsmembranen. Mit einer solchen Zelle aus Ferrocyankupfer stellte ich nur einen einzelnen Versuch an, welcher für 1proc. Zuckerlösung eine Druckhöhe von 47,0 Ctm. ergab, also eine gleiche, wie sie als geringster Werth für aufgelagerte Membranen gefunden wurde.

Der ungleichen Druckhöhe halber sind die mit verschiedenen Zellen gewonnenen Resultate nur unter sich vergleichbar, wenn sie auf eine commensurable Einheit reducirt werden. Als Basis dieser Reduction diente mir da, wo es sich um Vergleichung der osmotischen Leistung verschiedener Stoffe handelte, die mit 1procentiger Zuckerlösung entstehende Druckhöhe. Vollkommen fehlerfrei ist freilich ein solcher Vergleich nicht, weil die nach obigem Princip zu Stande kommende Schwächung der osmotischen Leistung schwerlich proportional der durch verschiedenartige Lösungen erzeugten Druckhöhe ist. Dass aber der begangene Fehler nicht gross sein kann, sieht man leicht ein und geht auch aus der Relation der Werthe hervor, welche in verschiedenen Zellen für gleiche Lösungen gewonnen wurden. Es bedarf keiner besonderen Auseinandersetzungen, wie die eben in Erwägung gezogenen Verhältnisse für den ohne Druck vor sich gehenden osmotischen Wasserstrom in Betracht kommen.

Von anderen Niederschlagsmembranen habe ich nur solche aus Berlinerblau und aus Calciumphosphat zu einigen wenigen Versuchen benutzt. Als Mittel aus zwei, mit verschiedenen Zellen angestellten Experimenten, ergab die Membran aus Berlinerblau für 1procentige Rohrzuckerlösung eine Druckhöhe von 38,7 Ctm., während ein einzelner Versuch mit Calciumphosphatmembran für dieselbe Lösung eine Druckhöhe von 36,1 Ctm. lieferte (vgl. Belege Nr. XVI u. XVII). Dabei stimmt das osmotische Verhalten dieser beiden Membranen mit dem der Ferrocyankupfermembran insofern überein, als auch durch jene nur bei Anwendung concentrirter Lösung nachweisbare Spuren von Rohrzucker diosmiren. Die geringere Druckhöhe wird man deshalb wohl einer weniger günstigen Constitution der Diffusionszone zuschreiben dürfen.

Sehen wir uns nun die von verschieden concentrirten Lösungen desselben Stoffes hervorgebrachten osmotischen Druckhöhen an. In den folgenden Tabellen sind die mit Zucker und Gummi gewonnenen Resultate zusammengestellt. Die beiden Columnen *O* geben die in zwei verschiedenen Zellen gemessenen Druckhöhen an, aus welchen nach Reduction auf gleiche Einheit die unter *M O* stehenden Mittelwerthe gewonnen sind. In der Verticalreihe  $\frac{M O}{c}$  stehen die durch diese

Ueberschrift gekennzeichneten Quotienten, während die folgende Columne  $\frac{e}{c}$  die correspondirenden Quotienten aus der Concentration in den Wassereinstrom (ohne Druck) enthält (siehe Tabelle 1 u. 2, p. 64). Die Versuche mit Rohrzucker, deren Belege unter Nr. VII im Anhang mitgetheilt sind, wurden bei Temperaturen zwischen 13,5 und 16,1°C. ausgeführt. Die Belege für die mit Gummi arabicum angestellten Versuche sind ebenda unter Nr. VIII mitgetheilt. Lagen für dieselbe Lösung mehrere mit derselben Zelle gewonnene Werthe vor, so ist in Tabelle 9 der Mittelwerth aufgeführt worden.

Tabelle 9.  
Versuche mit Rohrzucker.

$\frac{c}{c}$ Concentration in Gew.-Proc.	$O$ Druckhöhe	$O$ Druckhöhe	$M. O$	$\frac{M. O}{c}$	$\frac{e}{c}$
1 Proc.	53,5 Ctm.	47,2 Ctm.	1	1	1
2 "	101,6 "		1,90	0,95	0,97
2,74 "	151,8 "		2,65	0,97	
4 "	208,2 "		3,89	0,97	
6 "	307,5 "	267,9 "	5,71	0,95	0,94

Tabelle 10.  
Versuche mit arabischem Gummi.

$\frac{c}{c}$ Concentration in Gew.-Proc.	$O$ Druckhöhe	$O$ Druckhöhe	$M. O$	$\frac{M. O}{c}$	$\frac{e}{c}$
1 Proc.	7,1 Ctm.	6,7 Ctm.	1	1	1
6 "	27,5 "	24,3 "	3,75	0,62	0,60
18 "	120,0 "	118,4 "	17,28	0,96	0,91

Die Quotienten aus Concentration in Druckhöhe  $\left(\frac{M. O}{c}\right)$  und Wassereinstrom  $\left(\frac{e}{c}\right)$  fallen namentlich für Zucker, aber auch für Gummi nahezu übereinstimmend aus, d. h. Druckhöhe und Wasserstrom wachsen in demselben Verhältnisse. Das früher über Beziehung zwischen Concentration und Wasserbewegung Gesagte gilt somit auch hinsichtlich des Verhältnisses zwischen Concentration und Druckhöhe.

Bei Gummi sind die Quotienten  $\frac{e}{c}$  etwas kleiner, als  $\frac{M. O}{c}$  und hieraus würde folgen, dass die Wasserbewegung für verschieden concentrirte Lösungen dieses Stoffes etwas langsamer zunimmt, als die Druckhöhe. Die geringen Differenzen können aber sehr wohl Fehler-

quellen entstammen und berechtigen um so weniger zu bestimmten Schlussfolgerungen, als auch die Beobachtungen, aus welchen die fraglichen Werthe abgeleitet wurden, zu wenig zahlreich sind. Wären diese Quotienten fehlerfreie Werthe, so würde zunächst darans hervorgehen, dass die Diffusionszone durch den einseitigen Wasserstrom erweitert und eben dadurch eine relative Verlangsamung der Wasserbewegung herbeigeführt wurde. Eine erhebliche Erweiterung der Diffusionszone ist freilich nach den früheren Erwägungen nicht möglich, jedoch ist eine geringe Erweiterung bei Gummi und ähnlichen Stoffen noch am ehesten zu erwarten, indem hier Viscosität der Flüssigkeit und die vielleicht relativ geringere Kraft, welche auf Constanz der Diffusionszone hinarbeitet, ins Gewicht fallen.

Von diosmirenden Salzen habe ich nur einige Versuche mit verschieden concentrirten Salpeterlösungen angestellt, welche nicht recht befriedigend ausfielen. Einige mit derselben Membran und derselben Lösung angestellte Experimente, welche ich hier nicht mittheile, ergaben nicht unerheblich von einander abweichende Werthe und einigemal nahm der schon erreichte Druck ziemlich schnell nicht unbeträchtlich ab, offenbar weil die Niederschlagsmembran irgendwie schadhafte wurde, ohne dass ich einen Grund dafür anzugeben weiss. Deshalb möchte ich auch auf die in nachstehender Tabelle mitgetheilten Resultate keinen besondern Werth legen.

In der Tabelle stehen in Columne  $O$  wieder die gemessenen Druckhöhen, unter  $\frac{O}{c}$  die Quotienten aus Concentration in die Druckhöhen, endlich in der mit  $\frac{M. O}{c}$  überschriebenen Columne die Quotienten, welche sich berechnen, wenn die Leistung einer einprocentigen Lösung = 1 gesetzt wird. (Belege Nr. X.)

Tabelle 11.  
Versuche mit Salpeter.

$c$ Concentration in Gew.-Proc.	$O$ Druckhöhe	$\frac{O}{c}$	$\frac{M. O}{c}$ ( $\frac{163+171.5}{2}=1$ ) gesetzt
0,80 Proc.	130,4	163,0	1
0,86 "	147,5	171,5	
1,43 "	218,5	152,8	0,91
3,30 "	436,8	132,4	0,79

Die Quotienten aus Concentration in Wassereinstrom wurden für 1, 2 und 4procentige Salpeterlösung zu 1, 0,89 und 0,85 bestimmt (vgl. p. 66). Ich unterlasse es, hieraus angenäherte Werthe für diejenigen Concentrationen abzuleiten, deren osmotische Druckleistung gemessen wurde, da ich, wie gesagt, diese Messungen für nicht recht genau halte. Deshalb würden aber auch die, wie man ohne weiteres sieht, nicht gerade übereinstimmenden Quotienten zu keiner bestimmten Schlussfolgerung berechtigen.

### 15. Schwankungen der Druckhöhe.

Bisher wurde der Einfluss der Temperatur nicht weiter beleuchtet, da in der That, wie aus Folgendem hervorgeht, unsere bei nur um wenige Grade verschiedener Temperatur angestellten Versuche oder Versuchsreihen ohne merklichen Fehler miteinander verglichen werden durften.

Eine Temperaturerhöhung wird, wenn chemische Actionen aus dem Spiele bleiben, in der Membran den mittleren Abstand der näheren Bestandtheile, aber auch der zum Tagma aggregirten Molecüle vergrößern, zugleich in der Flüssigkeit Cohäsion und Viscosität vermindern. Ausserdem ist im Allgemeinen eine Verminderung der Adhäsion zwischen Wand und Flüssigkeit zu erwarten, welche sich ja auch durch die mit der Temperatur sinkende Capillarerhebung kund gibt und mit den massgebenden Molecularkräften kann sich dann auch die variable Grenzschicht (desgl. die Diffusionszone) ihrer Ausdehnung und Constitution nach ändern. Diese Aenderungen zu ermitteln und aus den bestimmenden Factoren abzuleiten, ist zur Zeit unmöglich, da solches selbst für den weit einfacheren Fall, für die freie Diffusion nicht gelingt, welche bekanntlich durch Temperaturerhöhung sehr beschleunigt wird<sup>1)</sup>, während doch bei Diosmose noch die Gesamtheit der zwischen Membran einerseits und lösendem Medium und gelöstem Körper andererseits wirkenden Molecularkräfte mit eingreift. Noch complicirter muss sich die Sache dann gestalten, wenn auch chemische Umlagerungen mit ins Spiel kommen.

Betrachten wir den einfachsten Fall, dass ein Körper bei keiner Untersuchungstemperatur diosmirt. Mit steigender Temperatur wird für gleiche Triebkraft die Wasserbewegung natürlich gesteigert, aber

<sup>1)</sup> Siehe z. B. Graham, *Annal. d. Chem. und Pharm.* 1862, Bd. 121, p. 27. — Fick, *Medicin. Physik* II. Aufl., p. 28.

die Druckhöhe ändert sich, weil die Widerstände und Bahnen für Einstrom und Ausstrom dieselben sind, nur dann, wenn das Verhältniss zwischen den die beiden Ströme treibenden Kräften ein anderes wird<sup>1)</sup>. In unserem Falle wird also eine Druckerhöhung eine Steigerung, eine Drucksenkung eine Verminderung der osmotischen Triebkraft anzeigen.

Zucker und Gummi sind Stoffe, welche bei den unten verzeichneten Temperaturen durch die angewandte Ferrocyankupfermembran nicht in merklicher Weise diosmiren. Den exacten Beweis hierfür lieferte die Controle des specifischen Gewichtes der Lösung und der Rückgang auf die frühere Druckhöhe bei Wiederherstellung der Ausgangstemperatur. (Siehe die Belege Nr. XI und XII.) Für diese beiden Körper wurde die Druckhöhe bei sehr weit auseinanderliegenden Temperaturen bestimmt und ist das gewonnene Resultat unten zusammengestellt. Mit Zucker wurden drei Versuchsreihen (*a*, *b*, *c*) in 3 verschiedenen Zellen ausgeführt. In jeder einzelnen Versuchsreihe blieb die Zelle während der Temperaturschwankungen ungeöffnet. Wenn zwei Bestimmungen mit derselben Zelle und Lösung bei wenig verschiedener Temperatur ausgeführt wurden, ist in Tab. 12 nur der Mittelwerth aus Temperatur und ebenso aus Druck angegeben.

1) In einer vorläufigen Mittheilung habe ich angegeben, die osmotische Druckhöhe sinke mit steigender Temperatur (Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft 2. Ang. 1875, Botan. Zeitung 1875, p. 734). Bei den ersten 3 Versuchen, welche ich bei variabler Temperatur anstellte, hatte ich allerdings jedesmal eine solche Drucksenkung beobachtet und auf diese Versuche fusste meine Anschauung. Die Druckschwankung muss aber Folge irgend eines in der Zelle entstandenen Schadens gewesen sein. Weiterhin, als mir mehr Erfahrung und Uebung in Darstellung und Behandlung der Zellen zu Gebote stand, kam mir unter ähnlichen Bedingungen, unter denen ich früher Drucksenkung beobachtet hatte, eine solche nur noch einmal vor und hier konnte ich die Ursache auch in einem Schadhafwerden der Niederschlagsmembran entdecken. Thatsächlich war die fragliche Drucksenkung die Folge einer noch nicht überwundenen technischen Schwierigkeit und durch eine weitläufigere Darlegung könnte ich allerdings zeigen, wie ich ein solches Resultat fast mit Nothwendigkeit erhalten musste, als ich, wie damals, die Zellen in etwas anderer und wie die Erfahrung weiterhin zeigte, unzureichenden Weise präparirte. Indess will ich hier keine Entschuldigungen anbringen, wohl aber nachdrücklich hervorheben, dass mein damaliger Ausspruch, die Druckhöhe erfahre mit Erhöhung der Temperatur in Folge der Verminderung des Filtrationswiderstandes eine Senkung, thatsächlich unrichtig ist und natürlich ebenso alle die Folgerungen unhaltbar sind, welche auf diese Annahme gebaut wurden. Bemerket sei noch, dass ich, wo von Beziehungen zwischen Druckhöhe und Filtrationswiderstand gesprochen wurde, natürlich immer eine Membran gleicher Dicke und sonst gleicher Qualität im Auge hatte. Indess bedarf es jetzt keiner Worte mehr, dass der osmotische Werth einer Membran durch die Grösse des Filtrationswiderstandes ungenügend bezeichnet wurde. Durch einen lapsus pennae ist in den vorläufigen Mittheilungen für 2proc. Rohrzuckerlösung eine Druckhöhe angegeben, welche thatsächlich durch 3proc. Zuckerlösung erzielt war.

Tabelle 12.

Versuche mit 1procentiger Rohrzuckerlösung.

	Temperatur	Druckhöhe
a	14,2° C.	51,0 Ctm.
	32,0 -	54,4 -
b	6,8° C.	50,5 Ctm.
	13,7 -	52,5 -
	22,0 -	54,8 -
c	15,5° C.	52,0 Ctm.
	36,0 -	56,7 -

Tabelle 13.

Versuch mit 14proc. Lösung aus arabischem Gummi.

Temperatur	Druckhöhe
13,3° C.	69,2 Ctm.
36,7 -	72,4 -

Wie man aus diesen Tabellen sieht, steigt die Druckhöhe ein wenig mit der Temperatur. Ist diese Zunahme auch nicht gross, so ist sie doch ansehnlich genug, um, bei constanter Wiederkehr in allen Versuchsreihen, dieses Factum sicher zu stellen. Auch ist den mit Zucker angestellten Versuchen zu entnehmen, dass die Druckhöhe zwischen 6, 8 und 36° C. dauernd zunimmt. Für Differenzen von 2 u. 3° C. ist indess diese Zunahme zu gering, um bei Vernachlässigung nennenswerthe Fehler mit sich zu bringen. Welchen Variablen speciell die geringe Drucksteigerung zu verdanken ist, lässt sich nicht bestimmt sagen<sup>1)</sup>.

Die erhebliche Beschleunigung des osmotischen Wasserstromes mit der Temperatur zeigt die folgende Tabelle an, welche die mit 5procentiger Rohrzuckerlösung bei verschiedener Temperatur gemessene Wasserbewegung wiedergibt<sup>2)</sup>. In der Columnne *W* sind die im Laufe einer

1) Mit der Temperatursteigerung bleibt das Volumen annähernd constant, während natürlich, der aus den Zellen herausfiltrirenden Flüssigkeitsmenge halber, die nach Gew.-Proc. geschätzte Concentration etwas zunimmt. Doch ist diese durch Dilatation der Flüssigkeit bedingte Aenderung zu gering, um beachtet werden zu müssen.

2) Hier ist Temperatur des Zellinhaltes und des umgebenden Mediums übereinstimmend. Wenn aber die beiden Membranseiten auf ungleicher Temperatur erhalten werden, so dürfte wohl in Folge dieser Differenz eine, wenn auch nur

Stunde beobachteten Steighöhen im Messrohr in Mm. wiedergegeben. die letzte Columnne  $\frac{W}{T}$  enthält die durch die Ueberschrift angezeigten Quotienten.

Tabelle 14.  
Versuche mit 5procentiger Zuckerlösung.

$T$ Temperatur	$W$ Einstrom p. Stunde	$\frac{W}{T}$
7,1 <sup>o</sup> C.	5,9 Mm.	0,831
17,6 -	9,4 -	0,534
32,5 -	13,3 -	0,409

Die Beobachtung wurde mit 17,6<sup>o</sup>C. begonnen und auch damit geschlossen: dabei ergaben sich für diese Temp. p. Stunde 9,5 und 9,3 als Einstromswerthe. Die Beobachtungszeit wurde so ausgedehnt, dass für jede Temperatur mindestens 12 Mm. Steigung im Messrohr abgelesen wurde. Beim Uebergang zu einem anderen Temperaturgrade wurde die Zelle jedesmal mit neuer Lösung gefüllt.

Ein einfaches Verhältniss zwischen Temperatur und Wasserbewegung ist aus den obigen Zahlen nicht herauszulesen und war ja auch von vornherein nicht zu erwarten. Um eine Interpolationsformel abzuleiten, sind diese Versuche nicht ausreichend und schien mir auch der Werth einer solchen empirischen Formel hier zu untergeordnet, um zahlreichere Experimente anzustellen <sup>1)</sup>. Auch unterliess ich zu bestimmen, ob Lösungen anderer Stoffe für dieselben Temperaturgrade eine gleiche Relation der Wasserbewegung ergeben, wie sie in obiger Tabelle verzeichnet ist. Voraussichtlich würden kleine Abweichungen gefunden sein, welche indess bei geringen Temperaturunterschieden, wie sie in den früher mitgetheilten vergleichenden Experimenten über Wasser-

schwache Wasserbewegung aus analogen Gründen eintreten, wie sie der sogenannten Thermodiffusion von Gasen, d. h. dem Durchgang von Gas durch eine Scheidewand in der Richtung von der kälteren zur wärmeren Membranseite zu Grunde liegen. (Vgl. Feddersen, Poggendorff's Annalen 1873, Bd. 148, p. 302. — Theoretische Betrachtungen stellte Neumann an, Berichte d. kgl. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften 1872, Sitzung vom 15. Februar.) — Auch durch elektrische Ströme kann eine einseitige Wasserbewegung zu Stande kommen, die sog. elektrische Osmose, welche übrigens mit unserer Osmose nur gemeinsam hat, dass der Einfluss der Wandung zur Erzeugung des Phänomens nothwendig ist und es sich nicht um einfache mechanische Wirkung des elektrischen Stromes handelt. Siehe Wüllner, Physik, II. Aufl., Bd. IV, p. 602 und 610.

<sup>1)</sup> Eine solche Formel, nach dem Muster von Lagrange's Interpolationsformel, suchte Eckhardt zu begründen. (Poggendorff's Annalen 1866, Bd. 128, p. 78.)

bewegung vorkamen, zweifellos zu gering sind, um auf das Resultat erheblichen Einfluss ausüben zu können.

Hier sei auch bemerkt, dass vergleichende Versuche in Dunkelheit und in hellem diffusen Licht weder für die Intensität der Wasserbewegung, noch für die Druckhöhe eine messbare Differenz ergaben. Uebrigens sind alle meine Versuche immer bei sehr schwacher Beleuchtung oder auch bei Lichtabschluss ausgeführt.

Eine directe Messung der Filtrationsgeschwindigkeit bei variabler Temperatur wurde nicht mit genügender Exactheit ausgeführt, um einer Mittheilung werth zu sein. Da die durch Zucker entstehende Druckhöhe mit der Temperatur nur wenig schwankt, so geben die oben mitgetheilten Einstromswerthe auch ein annäherndes Maass für das Verhältniss der Filtrationsgeschwindigkeit bei verschiedener Temperatur. Natürlich könnte diese Filtrationsgeschwindigkeit aus Messung des osmotischen Wasserstromes und der Druckhöhe auch genau abgeleitet werden <sup>1)</sup>.

Mit Vergrößerung der mittleren Abstände der Membrantheilchen kann Diosmose eines bestimmten Stoffes möglicherweise erst eingeleitet werden. Ganz allgemein aber wird die Diosmose eines Körpers mit der Temperatur zunehmen, namentlich in Folge der vermehrten lebendigen Kraft der Moleculle und der Erweiterung der Membranzwischenräume. Diese Beschleunigung wird indess ebensowenig, wie die Wasserbewegung, in einem einfachen Verhältniss zur Temperatursteigerung stehen. Aus naheliegenden Gründen wird Constitution und Ausdehnung der Grenzschicht mit der Temperatur variabel sein können und wenn dieses zutrifft, wird auch die Diosmose eines gelösten Stoffes nicht in gleichem Verhältniss, wie der nach entgegengesetzter Richtung gehende Wasserstrom mit der Temperatur wachsen müssen, abgesehen davon, dass auch andere Variable in diesem Sinne wirksam sein können. Allerdings fand Eckhardt <sup>2)</sup> das endosmotische Aequivalent von Koch-

1) Schmidt (Poggendorff's Annal. 1856, Bd. 99) fand für Thierblase mit steigender Temperatur eine ähnliche Beschleunigung der Filtrationsmenge, wie sie Poiseulle für Glascapillaren durch eine empirische Formel mit trinomischem Factor ausdrückte (Siehe z. B. Wüllner, Physik, II. Aufl., Bd. I, p. 294). Diese Formel dürfte übrigens bei Niederschlagsmembranen kaum zutreffen u. gibt ohnehin eine jedenfalls nur mässige Annäherung, denn nach Meyer's Formel (siehe p. 72) muss (wie es auch Hagen fand) die Ausflussmenge für eine gewisse Temperatur ein Maximum erreichen, da die mit  $\eta$  und  $\rho$  bezeichneten Factoren mit der Temperatur nicht in gleichem Verhältniss sich ändern.

2) Poggendorff's Annalen 1866, Bd. 128, p. 67. — Hiermit nicht in Einklang sind die älteren Untersuchungen Ludwig's (Zeitschrift f. rationelle Medicin 1849, Bd. 8, p. 9).

salz innerhalb grosser Temperaturdifferenzen constant, aber in diesem Falle ist ein Salz nicht massgebend für andere und auch die Natur der Membran kommt in Betracht. Ein eventueller Einfluss der variablen Grenzschrift wird natürlich um so deutlicher hervortreten, je geringer das Areal der nicht in der Wirkungssphäre der Membrantheilchen liegenden Zwischenräume ist.

Ein speciellcs physiologisches Interesse knüpft sich an Schwankungen der Druckhöhe an, welche begrciflicherweise, sowohl durch Veränderung in der Membran, als auch im Zellinhalt herbeigeführt werden können. Bei zuvor nicht diosmirenden Körpern ruft, wie wir darlegten, eine einfache Erweiterung der Membranzwischenräume nur dann eine Druckschwankung hervor, wenn eben durch diese Erweiterung die Diosmose eingeleitet wird, wohl aber kann ausserdem Hebung oder Senkung der Druckhöhe durch solche Aenderungen in der Membran erzielt werden, welche auf die Constitution der Diffusionszone influiren. Was die osmotische Leistung des Zellinhaltes betrifft, so kann diese ebensowohl durch Concentration, wie durch chemische Umlagerung eine andere werden.

Die angedeuteten Bedingungen für Druckänderungen können selbstredend auf mannigfache Weise herbeigeführt werden, namentlich aber durch Eintritt eines Stoffes in die Haut, oder in den Zellinhalt, oder durch Umsetzungen, welche durch von aussen influirende Kräfte herbeigeführt werden. Was letzteres anbelangt, so bieten uns physikalische und chemische Thatsachen, namentlich insofern es sich um Wärme und Licht handelt, Anhaltspunkte dar, welche, worauf ich im physiologischen Theil zurückkomme, als leitende Gedanken auf dem Gebiete der Physiologie fruchtbar werden können. Von diesem Gesichtspunkte aus muss die folgende Behandlung des Gegenstandes beurtheilt werden: sie soll nichts Abschliessendes sein, sondern nur Anregung geben und auf einzelne principiell wichtige Punkte aufmerksam machen.

Der einfachste Fall ist wohl gegeben, wenn in der Zelle gesättigte Lösung und daneben ungelöste Masse desselben Körpers vorhanden ist. Je nachdem die Löslichkeit mit der Temperatur zunimmt oder abnimmt, muss dann mit Erhöhung der Temperatur die Druckhöhe steigen oder fallen. Einen Beleg für diese so selbstverständliche und beliebig oft wiederholbare Schwankung führe ich nur an, weil ein entsprechendes Experiment nun einmal ausgeführt wurde. In eine Zelle mit aufgellagerter Ferrocyankupfermembran war überschüssiger Weinstein gebracht und nachdem die Druckhöhe für die bei 13,0°C. gesättigte Lösung zu

65,3 Ctm. bestimmt worden war. wurde mit Steigerung der Temperatur auf 29.2°C. eine Erhöhung des Druckes auf 115.8 Ctm. beobachtet siehe Belege Nr. XIII'. Beiläufig bemerkt löst sich Weinstein in 210 Theilen kaltem und in 14 Theilen siedendem Wasser.

Weiter kommt für uns in Betracht die Dissociation flüssiger oder gelöster Körper, welche z. B. erst beginnen kann oder gesteigert wird, wenn Licht oder Wärme die lebendige Kraft der Molecularbewegung und die Disgregation vergrössern. Je complexer der Aufbau eines gelösten Körpertheilchens ist und je schwächer die zusammenhaltenden Kräfte sind, um so leichter wird im allgemeinen vermehrte lebendige Kraft eine Trennung in einfachere Molecüle herbeiführen können, um so mehr wird die Zahl der dissociirten Molecüle steigen<sup>1</sup>. Natürlich tritt z. B. für jeden Temperaturgrad ein Gleichgewichtszustand ein, in welchem in der Zeiteinheit ebensoviel Massentheilchen dissociiren, als durch Zusammentreffen der Molecüle neu gebildet werden. Kam zuvor ein Massentheilchen — es mag ein Tagma sein — nur als einheitliches Ganzes in Betracht, so wirken nach der Dissociation nun die getrennten Molecüle und wie andere Eigenschaften des Körpers sich ändern, so würde es auch zufällig sein, wenn die osmotische Wirkung dieselbe bliebe. Als gewöhnlicher Fall ist zu erwarten, dass wo Molecüle durch Dissociation aus ihrem Verbande treten, die Druckhöhe zunehmen wird, weil ja Grösse der Körpertheilchen, von Tagmen oder Molecülen, für Diffusionsgeschwindigkeit und damit auch für osmotische Leistung (*ceteris paribus*) ungünstig ist.

Die unmittelbaren Dissociationsvorgänge, wie sie durch Temperatur herbeigeführt werden, kommen im wesentlichen auf zwei Gesichtspunkte zurück, entweder wird Wasser von den gelösten Körpertheilchen abgespalten oder es zerfallen diese unter Bildung von Basis oder eines basischen Salzes<sup>2</sup>, Vorgänge, welche wohl besser und allgemeiner als tagmatische und moleculare Dissociation (Zersprengung des Tagmas oder des Molecüls) unterschieden werden könnten. Das bei 33°C. eintretende Löslichkeitsmaximum des Natriumsulfates ( $\text{Na}_2\text{SO}_4 + 10\text{H}_2\text{O}$ ), eine Folge der Bildung wasserfreien Salzes<sup>3</sup>, ist eine der zahlreichen derartigen Dissociationserscheinungen, welche das Cobaltchlorür unmittelbar sichtbar vorführt, indem die rothe Lösung bei höherer Temperatur

1) Vgl. z. B. Naumann, allgemeine Chemie 1875 (Gmelin-Kraut's Handbuch) p. 488 u. 514. — Pfundler, Der Kampf ums Dasein unter den Molecülen, in Poggenдорff's Annalen 1874, Jubelband, p. 182.

2) Naumann, l. c., p. 551.

3) Naumann, l. c., p. 480. — Auch dessen Thermochemie, 1869, p. 76.

blau wird, weil die wasserhaltige Molekülverbindung dissociirt. Ebenso wird moleculare Dissociation durch Abscheidung von Eisenoxyd beim Erwärmen verdünnter Eisenchloridlösung unmittelbar demonstrirt. Von Interesse ist es, dass, aus übrigens nahe liegendem Grunde, in letzterem Falle die Zersetzungstemperatur durch Verdünnung der Lösung erniedrigt, bei Abspaltung von Hydratwasser dagegen erhöht wird.

Für die Ausgiebigkeit der Dissociation, welche ausser von der Temperatur auch von den specifischen Eigenschaften des Körpers abhängt, kommt, wenigstens in etwas, auch der Druck in Betracht, unter welchem die Flüssigkeit steht. Mit Erhöhung dieses muss, wenn die Dissociationsproducte ein grösseres Volumen einnehmen — und dieses ist ja der gewöhnlichste Fall — die Zerspaltung im allgemeinen ein wenig gehemmt werden, dagegen gefördert werden, wenn mit der Dissociation eine Volumverminderung eintritt. Es ist dieses Folge der gleichen Ursachen, durch welche die Schmelztemperatur des Paraffins mit Druck erhöht, des Eises dagegen erniedrigt wird, was, wie die von Clausius<sup>1)</sup> entwickelten allgemeinen Gleichungen ergeben, einfach davon abhängt, ob die Differenz zwischen specifischem Volumen des festen und flüssigen Aggregatzustandes positiv oder negativ ausfällt.

Die wenigen Versuche haben hinsichtlich der directen Bedeutung der Dissociation für Druckschwankungen zwar kein befriedigendes Resultat geliefert, allein man vergesse nicht, wie es hier auf Wahl eines passenden Körpers ankommt, und weiter werde ich schon unten andeuten, wie für physiologische Vorgänge indirecte (auslösende) Wirkungen der Dissociationsproducte in erster Linie in Betracht kommen dürften.

Ein Versuch mit 0,3 Procent wasserfreies Salz enthaltender Lösung von Natriumsulfat in Ferrocyankupfermembran ergab zunächst bei 14,3°C. eine Druckhöhe von 95,2 Ctm., welche mit Erhöhung der Temperatur bis 35,3°C. auf 98,9 Ctm. stieg und bei Rückgang auf 14,8°C. zu 91,8 Ctm. bestimmt wurde; es war eben Salz während der sechstägigen Versuchsdauer diosmirt. Deshalb, ferner weil der hohen osmotischen Leistung halber verdünnte Lösung genommen werden muss, in welcher die Dissociation, d. h. hier die Abspaltung von Hydratwasser, herabgedrückt wird, ist Natriumsulfat ein ungeeignetes Object. Soviel zeigt freilich der obige Versuch, dass verdünnte Lösung von Glaubersalz bei Temperaturschwankung zwischen 14 und 35 Grad eine grössere Schwankung der Druckhöhe nicht verursacht.

<sup>1)</sup> Die mech. Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 172.

Die relativ starke Diosmose des übrigens hohe Druckkraft erzeugenden Ammoniumacetats liess auch einen Versuch mit diesem Salze ungünstig ausfallen. In Folge der Diosmose wurde für eine eingefüllte 0,3procentige Lösung die Druckhöhe zunächst zu 57,5 Ctm., nach 6 Tagen bei derselben Temperatur (14,2°C.) zu 67,0 Ctm. bestimmt und deshalb kann man von dem inzwischen bei 36°C. gefundenen Druck von 55 Ctm. nicht sagen, in wie weit Verlust an Salz einen eventuellen Effect der Dissociation eliminirte. Immerhin lassen die Versuche wohl ersehen, dass auch hier die Drucksteigerung mit der Temperatur keine sehr erhebliche sein kann. Nach Dibbit's Angabe sollen bei 100°C. in einer Lösung von Ammoniumacetat 7 Procent des Salzes dissociirt enthalten sein, eine Angabe, die freilich auf nicht vorwurfsfreie Versuche basirt ist<sup>1</sup>.

Einige Experimente wurden auch mit Doppelsalzen ausgeführt, welche freilich nach thermochemischen Studien von Favre und Valson<sup>2)</sup>, sowie nach Diffusionsversuchen von Marniac<sup>3)</sup> nicht als solche in Lösung existiren sollen.

Zwei Versuche mit weinsaurem Natronkali (Tartarus natronatus) ergaben folgendes Resultat. (Belege Nr. XIV.) Für eine einprocentige Lösung wurde die Druckhöhe bei 13,3°C. zu 147,6 Ctm., dann bei 36,6°C. zu 156,4 Ctm. bestimmt, während inzwischen durch Diosmose die Concentration um 0,06 Procent gesunken war. Eine 0,6procentige Lösung lieferte als Druckhöhe bei 12,4°C. = 91,6 Ctm., bei 37,3°C. = 95,3 Ctm., und zum Schluss bei 14,2°C. = 90,0 Ctm. Es war also die Druckhöhe mit der Temperatursteigerung für die 1procentige Lösung mindestens um 8 Ctm., für die 0,6procentige Lösung jedenfalls um

---

<sup>1</sup> Dibbit's (siehe Naumann, Allg. Chemie p. 547) bestimmte die entziehbare Menge des Ammoniaks, wobei, eben dieser Entziehung halber, die Reaction weiter fortschreiten musste, wie ja schon Berthollet in seiner chemischen Statik (1803) ausführte, dass eine sonst nur partielle Reaction mit Entziehung eines der Zersetzungsproducte total werden könne. Aus gleichem Grunde können Versuche, in denen durch Ausschütteln mit Aether u. s. w. Berthelot et St. Martin u. a.), oder durch Diffusion und Diosmose (Graham u. a.), oder auf anderem Wege eine Trennung erzielt wird, nur angeben, ob überhaupt Dissociation stattfindet, aber kein quantitatives Maass für diese werden.

<sup>2</sup> Naumann, l. c., p. 535.

<sup>3</sup> Annal. d. chim. et d. phys. 1874, V. ser., Bd. II, p. 546. — Nicht ganz in Einklang hiermit sind Versuche Graham's, der auf Grund der diffundirenden Mengen zu dem Schlusse kommt, dass sich Doppelsalze beim Auflösen nicht zersetzen, dass dagegen die Componenten sich beim Auflösen nicht sogleich zum Doppelsalz vereinigen. Diese an sich unwahrscheinlichen Angaben sind meines Wissens später nicht wieder speciell geprüft worden (Graham in Ann. d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 77, p. 54).

7 Ctm. gestiegen. Vergleicht man diese Zunahme mit der geringeren für Zucker und Gummi bei Temperatursteigerung gefundenen Druckerhöhung, so liegt wohl der Gedanke nahe, Dissociation möchte hier mit im Spiele sein, indess beweisend sind diese Resultate durchaus nicht. Sie könnten es vielleicht werden, wenn auch die osmotischen Druckleistungen für weinsaures Kalium und weinsaures Natrium einzeln bei entsprechenden Wärmegraden bestimmt würden.

Das soeben Gesagte gilt auch für Zucker-Chlornatrium ( $C^{12}H^{22}O^{11} + NaCl$ ). Eine Lösung, welche 1,171 Procent dieses Doppelsalzes enthielt, ergab folgende Druckhöhen: bei  $14,5^{\circ}C. = 123,6$  Ctm., bei  $37,9^{\circ}C. = 129,2$  Ctm. und bei  $15,0^{\circ}C. = 120,7$  Ctm. (Belege Nr. XV). Die während der Versuchsdauer eingetretene Drucksenkung ist durch Diosmose von etwas Kochsalz herbeigeführt worden.

Ein in Berlinerblaumembran mit Eisenalaun ausgeführter Versuch gab ein zu wenig befriedigendes Resultat, namentlich hatte sich auch im Laufe einiger Tage eine nicht unerhebliche Menge Eisenoxyd ausgeschieden. Vielleicht ist die Ursache für diese Ausscheidung ein diosmotischer Uebergang der dissociirten Salzsäure in die umgebende Flüssigkeit und die dadurch bedingte weiter fortschreitende Dissociation des Eisensalzes.

Sind nun auch die mitgetheilten Versuche mit Tartarus natronatus und Zucker-Chlornatrium nicht ohne weiteres im Stande ein partielles Bestehen dieser Doppelsalze in wässriger Lösung festzustellen, so muss solches doch auch auf Grund des Bewegungszustandes der Materie wahrscheinlich erscheinen. Mit dem variablen Bewegungszustand wird auch die Anzahl existirender Moleküle oder Tagmen des Doppelsalzes eine andere werden, mit zunehmender lebendiger Kraft, also auch mit der Temperatur sich verringern müssen. Die bis dahin angestellten Versuche bieten übrigens auch keine solche Genauigkeit, um den Fortbestand einer geringen Menge des Doppelsalzes in Lösung sicher ermitteln zu können. Die Messung der osmotischen Wirkung in Niederschlagsmembranen gewährt, wenn in oben angedeuteter Weise vergleichend verfahren wird, eine neue Methode, um die Grösse der Dissociation zu ermitteln, ohne die Dissociationsproducte von einander trennen zu müssen.

Schwankungen in der Druckhöhe mit chemischen Metamorphosen im Zellinhalt sind ja selbstverständlich, weil verschiedenen Stoffen ungleiche osmotische Leistung zukommt. Wenn demnach obige Versuche zu dem gesuchten Resultate nicht führten, so liegt es eben daran, dass geeignete Zersetzungen nicht erzielt wurden.

Dissociationsvorgänge durch Wärme und namentlich auch durch Licht, sind zahlreich und in mannigfachster Weise bekannt, aber gerade für Körper mit complicirt aufgebauten Massentheilchen, welche im Organismus eine bedeutungsvolle Rolle spielen, wenig untersucht. Wie sehr z. B. die Druckhöhe sinken müsste, wenn in Folge der durch Licht oder Wärme hervorgerufenen vermehrten Molecularbewegung die Tagmen eines colloidalen Körpers in crystalloide Molecüle zerspalten würden, zeigt die so unverhältnissmässig höhere osmotische Leistung der Krystalloide. Ebenso könnte ja durch solche oder ähnliche Vorgänge die Diosmose eines Stoffes modificirt oder überhaupt erst eingeleitet werden.

Durch Wärme und Licht wird wohl meist nur ein geringer Bruchtheil eines Stoffes dissociirt erhalten; der stationäre Zustand, in welchem gleichviel Massentheilchen zersprengt und regenerirt werden, ist bald erreicht. Sobald aber eines der Dissociationsproducte dauernd entfernt wird, sei es durch chemische Bindung, durch Diosmose oder auf andere Weise, ist die Möglichkeit gegeben, dass auch minimale Dissociation zu totaler Zersetzung führt. Dieser Gesichtspunkt würde auch in osmotischer Hinsicht, sowohl für Diosmose, als auch für Druckhöhe, eine mannigfache Ausbeutung gestatten. Hier will ich nur auf einen möglichen Fall hinweisen, da ohnehin jeder, der mit den einschlägigen physikalischen und chemischen Dingen vertraut ist, eine grosse Zahl von Fragen sich leicht zurecht legen kann, welche theilweise physiologisch wichtig sind. Bei Beleuchtung dissociirt von Eisenchlorid eine jedenfalls nur geringe Menge, würde aber die frei gewordene Salzsäure in geeigneter Niederschlagsmembran durch Diosmose fortwährend entfernt, so würde die Dissociation weiter fortschreiten und nach dem was Graham<sup>1)</sup> über Bildung des löslichen Eisenoxydhydrates mittheilt, lässt sich mit Bestimmtheit voraussagen, dass ein nur wenig Salzsäure enthaltendes colloidales Ferrihydroxyd das Endproduct sein würde. Nun könnte aber durch Zufuhr von Salzsäure, also durch Einstellung der geschlossen bleibenden Zelle in Wasser, welches eine genügende Menge von Salzsäure enthält, der anfängliche Zustand wieder hergestellt werden. Die Druckhöhe würde aber mit Bildung des colloidalen Eisenoxyds sicher sehr stark herabgehen, da dem Eisenchlorid, wenigstens in Berlinerblauemembran eine sehr hohe osmotische Leistung zukommt.

1) Poggendorff's Annalen 1862, Bd. 121, p. 45. — In eleganter Weise wurde die Menge dissociirten Eisenoxyds von Wiedemann aus dem ungleichen Molecularmagnetismus des Eisenoxyds in Verbindung mit Säure und des colloidalen Eisenoxyds abgeleitet (Vgl. Naumann, allgem. Chemie 1876, p. 549).

Allgemein geht ja die Wirkung von Licht und Wärme zunächst dahin, den Verband der Moleküle zu zerschneiden, aber in Folge dessen können bei Gegenwart anderer Körper gewaltige Reactionen zu Stande kommen. Allbekannt ist die bei Belichtung so leicht mit Explosion vor sich gehende Vereinigung von Chlor mit Wasserstoff, welche erst als Folge der Zerspaltung einer Anzahl Chlormoleküle in ihre Atome zu Stande kommt, eine Dissociation, welche von Buddel<sup>1</sup> direct nachgewiesen wurde. Ebenso ist es Folge der Lockerung des molecularen Verbandes, dass am Licht höhere Oxydationsstufen von Metallsalzen bei Gegenwart oxydabler Stoffe in niedrigere Oxydationsstufen übergehen. Mit einem solchen gleichzeitigen Reductions- und Oxydationsvorgang hängt z. B. die erst am Licht eintretende, unter Umständen sehr lebhaft entwickelte Kohlensäureentwicklung aus einem Gemenge von Eisenchlorid und Oxalsäure zusammen<sup>2</sup>. Durch derartige Zersetzungen können natürlich osmotische Prozesse in mannigfachster Weise modificirt werden und wenn beispielsweise Reduction des Quecksilberchlorids herbeigeführt würde, so hätte man mit Ausscheidung des unlöslichen Quecksilberchlorürs eine Senkung der Druckhöhe zu erwarten.

Von ganz besonderer Wichtigkeit für physiologische Fragen sind diejenigen chemischen Umwandlungen, welche durch eine verhältnissmässig geringe Menge eines wirkenden Stoffes, also nöthigenfalls durch eine minimale Quantität eines durch Dissociation in Freiheit gesetzten Körpers vermittelt werden. Erst als Williamson die Aetherbildung aufklärte, fiel ein Lichtstrahl in die so geheimnissvoll erscheinenden, sogenannten katalytischen Wirkungen. Die dauernde Umsetzung zwischen Aetherschwefelsäure und Alkohol in Aether und Schwefelsäure, sowie die stetige Neubildung von Aetherschwefelsäure aus Alkohol und Schwefelsäure, diese Continuität zweier nebeneinander verlaufender Prozesse ermöglicht mit wenig Schwefelsäure viel Alkohol in Aether zu verwandeln, ja die mit einem Minimum von Schwefelsäure erzeugbare Aethermenge würde unbegrenzt sein, wenn die Reaction vollkommen glatt verlief. In analoger Weise, d. h. als Folge der Continuität der chemischen Prozesse, müssen auch die Leistungen derjenigen sog. Fermente angesehen werden, welche eine unverhältnissmässig grosse Menge eines Stoffes chemisch umwandeln können. Gerade durch sog. Fermente kommen aber grossartige chemische Prozesse im Orga-

1 Poggendorff's Annalen 1872. Bd. 144. p. 213 und ebenda 1873. Ergänzungsband 6. p. 477.

2 Vgl. Becquerel. La lumière ses causes et ses effets 1865. Bd. II. p. 71.

nismus zu Stande und gleichviel, ob solche Fermente von aussen in eine Zelle (oder ein anderes Organ) eindringen, ob sie durch Dissociation in Freiheit und Wirkung gesetzt werden, oder ob die Fermente zwar selbst schon gegeben sind, ein hinzutretender Stoff aber erst deren Action ermöglicht, in allen Fällen leuchtet ein, wie z. B. schon minimale Dissociation weitestgehende chemische Metamorphosen hervorrufen und damit auch die osmotischen Vorgänge und Leistungen in neue Bahnen lenken kann.

Für die osmotischen Vorgänge kommt aber neben dem Inhalt auch die Qualität der Membran in Betracht. Ausser den Effecten, welche z. B. Licht und Wärme ohne chemische Eingriffe hervorbringen, können auch letztere bedeutungsvoll werden, sei es, dass irgend ein Agens unmittelbar oder vermöge anderweitig erzeugter Zersetzungsproducte auf die Membran influirt. Die allmähige Zersetzung des Berlinerblaus am Licht<sup>1)</sup>, die Entziehung von Phosphorsäure aus Eisenphosphat vermittelt Alkalien, sind z. B. Vorgänge, welche ohne Vernichtung der Continuität der Niederschlagsmembran ausführbar wären. Ferner kann auch, wie Traube<sup>2)</sup> zeigte, die osmotische Eigenschaft einer Membran durch Infiltration, d. h. durch Einlagerung fremdartiger Massentheilchen in die Membran, verändert werden: Infiltration mit Bariumsulfat soll z. B. eine Haut aus gerbsaurem Leim für Ammoniumsulfat impermeabel machen.

Die Schwankung der osmotischen Vorgänge durch physikalische oder chemische Aenderung in Zellinhalt oder Membran haben zunächst nur untergeordnetes physikalisches<sup>3)</sup>, aber um so höheres physiologisches Interesse. Der physiologische Vorgang selbst wird aber erst die Fragestellung für experimentelle Studien mit leblosem Materiale zu liefern haben, Studien, an deren Hand sich dann vielleicht im Organismus abspielende Processe aufklären lassen. Sicherlich sind wohl auch die im Organismus uns sichtbar entgegnetretenden osmotischen Vorgänge immer die Resultirende aus verschiedenen und verwickelten Einzelwirkungen und eben deshalb bietet es ungeheure Schwierigkeiten, die sichtbaren Leistungen auf ihre bedingenden Ursachen reduciren und aus diesen erklären zu können. Der verwickelten Vorgänge halber bietet sich aber auch ein sehr weites und grosse Erfolge versprechendes

1) Diese Zersetzung wurde von Chevreul studirt. Vgl. Becquerel, l. c., p. 72.

2) L. c., 1867, p. 141.

3) Sofern solche Schwankungen nicht zur Entscheidung gewisser Fragen führen können.

Gebiet dem Physiologen, welcher die im Object liegenden Schwierigkeiten zu besiegen versteht.

## 16. Historischer Ueberblick.

Nachdem die einschlägige Literatur der Hauptsache nach in dieser Abhandlung geeigneten Ortes Erwähnung gefunden hat, soll hier nur noch eine kurze historische Skizze gegeben werden<sup>1)</sup>.

Schon im vergangenen Jahrhundert (1748) wurde die Osmose von Nollet entdeckt, doch so wenig beachtet, dass die spätere Wiederfindung von Fischer (1812) als eine neue Entdeckung erschien<sup>2)</sup>. Uebrigens sind auch die von den eben genannten Forschern, sowie die von dem auf Nollet fussenden Parrot mitgetheilten Thatfachen keine Untersuchungen, welche, von leitenden Gedanken regiert, nach tieferer Einsicht streben. Dieses treffen wir zuerst bei Dutrochet, welcher zwischen 1826 und 1837 zahlreiche Untersuchungen über Osmose veröffentlichte und beinahe ebensoviele verschiedene Erklärungen des Phänomens versuchte, dessen hoher physiologischer Bedeutung sich unser Autor vollkommen bewusst war. Da Dutrochet selbst die, namentlich auf Electricität und Capillarität gestützten Erklärungsversuche später verwarf und zwischen Dutrochet's erster Publication und dessen letzter zusammenfassender Darstellung<sup>3)</sup> keine andere bahnbrechende Arbeit erschien, so glaube ich hier auch nur die endlichen geläuterten Anschauungen unseres Autors zu Grunde legen zu dürfen.

Ein einfach mit einer Membran auf einer Seite verschlossenes Glasrohr, im wesentlichen die schon von Nollet und Fischer benutzte Zusammenstellung, bildete Dutrochet's Endosmometer, auf welchem im Princip auch die später zu osmotischen Versuchen benutzten Apparate fussen. Von Dutrochet wurde wesentlich nur die Volumänderung des Zellinhaltes, sowie die von gegebenen Lösungen erzeugte Druck-

1) Da ich nur die historische Entwicklung unserer Kenntniss über Osmose skizziren will, so werde ich natürlich nur auf die Arbeiten Rücksicht nehmen, welche in einer hier zu behandelnden Richtung wirklich fördernd waren.

2) Eine ausführliche Zusammenstellung der älteren Literatur bis auf Brücke (incl.) hat Vierordt (Archiv f. physiol. Heilkunde von Roser und Wunderlich V. Jahrg., 1846. p. 479 ff.) gegeben, auf welche ich hiermit verweise. — Ferner ist die Literatur bis zum Jahre 1859 ausführlich, doch nicht sehr kritisch behandelt von Jagielski, im Programm des Gymnasiums zu Trzemeszno für 1859.

3) Mémoires p. servir à l'histoire anatomique et physiologique d. végétaux et d. animaux. 1837. — Meine Citate beziehen sich auf die Brüsseler Ausgabe. — Ueber frühere Publicationen Dutrochet's gibt Vierordt's citirte Abhandlung Aufschluss.

höhe gemessen. dagegen eine quantitative Bestimmung der in die Aussenflüssigkeit übertretenden Menge des gelösten Körpers unterlassen. Wohl aber erkannte Dutrochet wie die Natur der Membran für die diosmotische Bewegung sowohl des Wassers, wie auch des gelösten Körpers massgebend, wie ferner dieser Austausch von Concentration und Temperatur abhängig ist.

Werfen wir jetzt, indem wir zunächst von theoretischen Erklärungen abschen, einen Blick auf die experimentellen Bestrebungen, welche sich nach Dutrochet geltend machten. Nachdem die Untersuchungen von Jerichau, Kürschner, sowie Matteucci und Cima zwar mannigfache Thatsachen, aber wesentlich neues weder in principieller noch methodischer Hinsicht beigebracht hatten, wurde von Vierordt<sup>1)</sup> der Austausch des gelösten Stoffes und des Wassers quantitativ gemessen und zwar mit einem Apparate, welcher wohl grössere Genauigkeit zuliess, als die in der nächstfolgenden Zeit benutzten Endosmometer. Während aber bei Vierordt die Messung als solche, und namentlich die der Wasserbewegung als Hauptsache hervortritt, legte Jolly<sup>2)</sup> den ganzen Werth auf die Bestimmung des Verhältnisses zwischen den sich austauschenden Mengen und bezeichnete bekanntlich den Quotienten aus Salz in die gleichzeitig übergehende Wassermenge als endosmotisches Aequivalent, dessen Ermittlung von nun ab fast ausschliesslich den Vorwurf zahlreicher Arbeiten bildete. Jolly's Ansicht, das endosmotische Aequivalent sei ein namentlich auch von der Concentration unabhängiges Maass, wurde freilich baldigst von Ludwig<sup>3)</sup> widerlegt, wie denn auch andere Untersuchungen, so die von Fick, Schmidt<sup>4)</sup> und Eckhardt in dieser und anderer Hinsicht aufklärend waren. Auf das endosmotische Aequivalent und damit zusammenhängende Fragen einzugehen, ist hier nicht geboten, da jenes aus früher mitgetheilten Gründen in dieser Arbeit keine besondere Berücksichtigung fand. Die speciell auf den osmotischen Wasserstrom hinzielenden Versuche haben, so weit als nöthig, an geeigneter Stelle Erwähnung gefunden, wie denn auch schon angegeben wurde, dass spätere Untersuchungen über

1) Poggendorff's Annalen 1848, Bd. 73, p. 519.

2) Zeitschrift f. rationelle Medicin von Henle und Pfeufer 1848, Bd. VII, p. 83.

3) Ebenda 1849, Bd. VIII, p. 1.

4) Poggendorff's Annalen 1857, Bd. 102, p. 122. Die Arbeiten der anderen Autoren habe ich mehrfach citirt. Weiter wurden z. B. Untersuchungen angestellt von Cloetta, Buchheim, Adrian, Hoffmann, Harzer, Schuhmacher u. a.

Pfeffer, Osmotische Untersuchungen.

die Druckhöhe, welche die schon von **Dutrochet** gewonnenen **Resultate** erweitern, nicht vorliegen.

**Graham**, dessen erste Arbeit über Osmose wenig wirklich neues und förderndes bringt<sup>1)</sup>, bahnte dann aber mit der Unterscheidung **kry- stalloider** und **colloidalen Körper** und der Feststellung der geringen **Diosmose** dieser letzteren einen erheblichen Fortschritt an<sup>2)</sup>. **Man muss** sich in der That wundern, dass gestützt hierauf, nicht speciell der Fall aus Ausgangspunkt der Theorie ins Auge gefasst wurde, wo der osmotisch wirkende Körper nicht diosmirt. Thatsächlich wurde letzteres erst von **Traube**<sup>3)</sup> gethan, dessen Entdeckung der Niederschlagsmembranen einer der wichtigsten, wenn nicht überhaupt der wichtigste Fortschritt seit Entdeckung der Osmose ist.

Die nach vielen Schwankungen endlich geläuterten Anschauungen **Dutrochet's** über Osmose und deren Ursache, bieten zwar nicht eine tiefere Zergliederung des Phänomens, bringen aber allgemeine Principien zum Ausdruck, deren Gültigkeit wir noch heute anerkennen. Als unerlässliche Vorbedingung für mögliche Diosmose fordert **Dutrochet**<sup>4)</sup>: 1) dass mindestens eine der beiden getrennten Flüssigkeiten Verwandtschaft zur Membran habe und 2) dass sich zwischen beiden Flüssigkeiten Verwandtschaften, welche zur Mischung führen, geltend machen. Weiter, namentlich geleitet durch das entgegengesetzte osmotische Verhalten von Alkohol und Wasser gegen Thierblase und Kautschuk, hebt **Dutrochet** hervor, dass derjenige Körper in grösster Menge eine Membran durchwandere, welcher die grösste Affinität zur Substanz dieser habe, ferner, dass die sich austauschenden Körper in der Membran nicht etwa getrennt, sondern gemischt enthalten seien.

Das mehr als einmal über **Dutrochet's** osmotische Untersuchungen gefällte harte Urtheil ist durchaus unbegründet, wenn wir nur die nackten Thatsachen oder auch die zuletzt so klaren Anschauungen dieses Gelehrten zum Maassstab nehmen: das Hin- und Herschwanken von einer Theorie zur anderen steht aber in diesem Falle nicht isolirt, sondern hängt innig mit **Dutrochet's** geistiger Beanlagung zusammen. Dem gewandten Experimentator und guten Beobachter wurde sein Reichthum an Ideen für nüchternes Zurechtfinden in der Welt der Erscheinungen, bei den osmotischen, wie bei so manchen anderen For-

1) **Graham**, *Philosoph. transact.* 1854, Bd. 144, I, p. 175.

2) *Annalen d. Chemie u. Pharmacie* 1862, Bd. 121, p. 1.

3) *Archiv f. Anatomie u. Physiologie von du Bois-Reymond u. Reichert* 1867, p. 87. — *Botan. Zeitung* 1875, p. 56.

4) *L. c.*, p. 58.

sungen, öfters ein Hinderniss. Begeistert von einer Idee, welche ihm das Endziel seiner Forschungen und seiner auf das Allgemeine hinausgehenden Gedanken in greifbare Nähe zu rücken schien, eilt der sonst gelegentlich so scharfe Denker öfters über Fragen hinweg, deren kritische Erwägung seinem Gedankenfluge Halt geboten haben würde und wiederholt thatsächlich in späterer Zeit ihn auf den rechten Weg führte, nachdem zuvor richtig Geschehenes in einen unnatürlichen Rahmen gezwängt worden war. Unter solchen Umständen verdient *Dutrochet* im Einzelnen thatsächlich oft herben Tadel, doch nicht nach diesem Einzelnen, sondern nach den Leistungen im Grossen und Ganzen beurtheilt, wird man in *Dutrochet*, und ganz speciell in dem Pflanzenphysiologen *Dutrochet* einen Gelehrten ersten Ranges zu feiern haben.

Nachdem die auf Capillarität fussenden Erklärungen von *Poisson* und von *Magnus*<sup>1)</sup> sich baldigst als unzureichend erwiesen hatten, wurde zuerst eine tiefer eindringende und auch noch heute für concrete Fälle ausreichende Theorie von *Brücke*<sup>2)</sup> aufgestellt. Es ist diese Theorie, wie wir früher hörten, auf eine mit dem Abstand von der Porenwandung variable Grenzschiebt gegründet, deren Bildung aus Gemischen von Terpentinöl und Baumöl von *Brücke* in einem geeigneten Apparate nachgewiesen wurde. Für einfach poröses, nicht quellendes Material gilt auch heute diese Theorie noch ungeschmälert, nur müssen wir hinzufügen, dass die Grenzschiebt mit der Concentration variabel, nicht constant ist, wie *Brücke* und andere nach ihm es anzunehmen scheinen. Dagegen hat *Brücke* die mit Quellung unvermeidliche Durchmesseränderung des Porus vernachlässigt, namentlich aber die *Diosmose* durch die Membrantheilchen selbst (die diatagmatische *Diosmose*) gar nicht in Betracht gezogen.

*Ludwig*<sup>3)</sup> lieferte dann den Nachweis, dass thierische Blase aus Salzlösung verdünntere Lösung imbibirt, was allerdings für eine aus diluirter Lösung bestehende Grenzschiebt (im Sinne *Brücke*'s) spricht, jedoch kein geradezu zwingender Beweis ist, wie *Ludwig* und andere nach ihm annahmen, da ja Aufnahme von Wasser oder verdünnter Lösung in die Membrantheilchen selbst einen gleichen Erfolg haben würde (p. 40). *Ludwig* wies bereits auf einige Folgerungen aus der *Brücke*'schen Theorie hin und bestätigte durch das Experiment die

1) Vergl. *Vierordt*, l. c., p. 507.

2) *Poggendorff's Annalen* 1843, Bd. 58, p. 77. — Dieselbe Arbeit erschien als Dissertation 1842.

3) L. c., p. 15. — Bestätigt wurde dieses auch von *Cloetta*. Diffusionsversuche. Inauguraldissertation. Zürich 1851, p. 21.

theoretisch geforderte Aenderung des endosmotischen Aequivalents mit der Concentration.

Später deducirte dann Fick<sup>1)</sup> ausführlich die Consequenzen der Brücke'schen Theorie und wenn auch die von ihm gefundenen Widersprüche zwischen theoretischer Schlussfolgerung und experimentellem Befunde wesentlich auf nicht ganz zutreffender Interpretation beruhen, so hat doch Fick das hohe Verdienst, vielfach Klarheit geschaffen und zuerst die Diosmose durch die Membrantheilchen selbst, neben der Diosmose durch capillare Räume hervorgehoben zu haben<sup>2)</sup>. Weshalb wir die soeben verschiedenem diosmotischen Durchgang entsprechende Unterscheidung von Endosmose und Porendiffusion, welche Fick vorschlug, nicht adoptirten, ist früher dargethan worden. Endlich hat Fick<sup>3)</sup> auch zuerst auf die Bedeutung des Bewegungszustandes der Salz- und Wassermolecüle hingewiesen, jedoch diese Bedeutung überschätzt, da die osmotische Bewegung wesentlich durch die zwischen heterogenen Massenthelchen wirkenden Anziehungskräfte und nur ganz untergeordnet durch die lebendige Kraft der Molecüle bedingt ist.

Nachdem die an Brücke's Theorie anknüpfenden und aus dieser hervorgegangenen Anschauungen dargelegt sind, wenden wir uns zu abweichenden Auffassungen zurück, welche Jolly<sup>4)</sup>, Liebig<sup>5)</sup> und Graham<sup>6)</sup> vertreten, die darin übereinstimmen, dass eine variable Grenzschicht und überhaupt ungleiche Zusammensetzung der imbibirten Lösung in einer parallel zur Membranfläche genommenen Schicht nicht gefordert wird. Eine solche homogene Imbibition könnte thatsächlich erreicht sein, wenn nur in die Membrantheilchen Wasser oder auch Salzlösung aufgenommen würde. Da aber wohl alle permeable Membranen anderweitige Interstitien besitzen und speciell allen Membranen, welche die genannten Autoren im Auge hatten, Zwischenräume

1) Poggendorff's Annalen 1855, Bd. 94, p. 74 ff.

2) Fick, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre 1857, Bd. III, p. 296. — Hinsichtlich einiger Einwände Eckhardt's vgl. p. 57. Schuhmacher (Die Diffusion in ihren Beziehungen zur Pflanze. 1861) bringt in theoretischer Beziehung nichts, was specielle Hervorhebung erforderte.

3) Medicinische Physik 1866, II. Aufl., p. 36.

4) L. c., p. 145.

5) Untersuchungen über einige Ursachen der Säftebewegung im thierischen Organismus 1848, namentlich p. 51. — Liebig's Darlegung des osmotischen Bewegungszustandes geht die Klarheit ab, welche man sonst bei dem grossen Gelehrten gewohnt ist. Ich hoffe aber Liebig's Ansicht richtig verstanden zu haben, indem ich mich namentlich an das hielt, was Liebig selbst als wesentlich in einer Nachschrift zu Graham's Arbeit wiedergibt.

6) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 75.

von erheblicherer Weite zukommen, so sind auch die von Jolly, Liebig und Graham angenommenen Theorien unzureichend, weil sie einen, bei realer Existenz auch mitwirkenden Factor, die variable Grenzschicht, vernachlässigen.

Im übrigen weichen die theoretischen Auffassungen von Jolly, Liebig und Graham mehr in der Form, als im Princip von einander ab. Was letzteres anbelangt, so kommen die Theorien dieser Forscher im wesentlichen darauf hinaus, dass nach Massgabe der wechselseitigen Affinitäten die Membranen Salz und Wasser imbibiren und wenn die Membran Salzlösung und Wasser trennt, die Relation der beiden entgegengesetzten Ströme von dem Imbibitionszustand und der Anziehung zwischen Salz- und Wassertheilehen abhängt. Ein einseitig überwiegender Wasserstrom wird also immer dann zu Stande kommen, wenn beim Eintauchen in Salzlösung eine verdünntere Lösung imbibirt wird. Ob Jolly nur von Anziehung spricht, Liebig und Graham von chemischer Affinität reden, ist natürlich ganz unwesentlich. Hervorzuheben ist aber, dass Jolly nicht die Contraction quellungsfähiger Körper in Salzlösung namhaft macht, während Liebig und Graham gerade den ungleichen Contractionszustand auf den beiden Seiten einer Membran, welche eine Scheidewand zwischen Salz und Wasser bildet, als Motor ansehen. Als Ausdruck für den differenten Salzgehalt existirt allerdings in quellungsfähigem Materiale ein derartiger Contractionszustand, durchaus nothwendig ist derselbe für die osmotische Bewegung aber nicht, da diese auch in nicht quellungsfähigen Scheidewänden zu Stande kommt. Die auf das Verhalten der Colloide sich stützende Annahme Graham's, Diösmose schein die einseitige osmotische Wasserbewegung (Osmose Graham's) herabzudrücken, war übrigens schon längst als eine Consequenz der Brücke'schen Theorie erkannt, welche sowohl von Liebig, wie von Graham nicht beachtet ist.

Der Umstand, dass durch alle bis dahin angewandten Membranen wenigstens die Krystalloide diösmiren, ist wohl der Grund, warum als Ausgangspunkt für die Theorie nicht der einfachste Fall gewählt wurde, nämlich der, wo der osmotisch wirkende Körper die Membran nicht zu durchwandern vermag. Dieses ist ja auch hinsichtlich der Colloide mit Thierblase und ähnlich wirkenden Membranen gegeben, auch schwebte ein solches Verhalten Graham bei Betrachtung der Osmose vor, ohne dass dasselbe indess von diesem Autor richtig und ausreichend zur Erklärung des Vorganges verwandt wurde. Erst mit der Entdeckung der Niederschlagsmembranen durch Traube lag die

unbedingte Nothwendigkeit vor, die osmotische Leistung nicht diosmirender Stoffe näher ins Auge zu fassen. Mit diesen Niederschlagsmembranen waren auch zuerst Häute gewonnen, welchen bei gleichartiger Beschaffenheit zugleich osmotische Eigenschaften zukamen, die ausserhalb des Organismus bis dahin keine andere Membran dargeboten hatte.

Bildung und Wachsthum der Niederschlagsmembranen wurde der Hauptsache nach in klarster Weise von Traube<sup>1)</sup> sogleich erledigt, der auch verschiedene Membranen auf ihre Durchlässigkeit für bestimmte Stoffe prüfte und hierbei schon auf die relativ geringe Wasserbewegung aufmerksam wurde, welche Colloide hervorrufen. In der theoretischen Erklärung des factischen diosmotischen Verhaltens hat aber Traube<sup>2)</sup> wesentlich gefehlt. Indem er die zwischen Membran einerseits und gelöstem Körper und lösendem Medium andererseits wirkenden Molecularkräfte vernachlässigte, kam dieser Gelehrte zu der unrichtigen Anschauung, die Membran wirke einfach wie ein Sieb und demgemäss könne aus Durchtritt und Nichtdurchtritt verschiedener Stoffe ein relatives Maass für die Grösse der in Lösung bestehenden Molecüle gewonnen werden<sup>3)</sup>. Die Vernachlässigung der fraglichen Molecularkräfte bringt auch eine nicht zutreffende Ansicht über die osmotische Leistung mit sich, welche zwar, wie es Traube annimmt, durch Anziehung zwischen lösendem Medium und gelöstem Körper bedingt ist, aber ihrer Ausgiebigkeit nach, was Traube übersieht, von der Constitution der Diffusionszone wesentlich abhängt.

## 17. Experimentelle Belege.

Im Folgenden sind diejenigen Versuche zusammengestellt, von welchen im Text dieser Abhandlung nur das endliche Ergebniss mitgetheilt wurde. Alle Versuchsreihen von Nr. I bis Nr. XV (incl.) sind mit Ferrocyankupfermembranen angestellt; bei den folgenden Nummern ist die Qualität der Membran speciell angegeben worden.

1) L. c. 1867, p. 131 ff.

2) L. c., 1867, p. 117. — Die gänzliche Vernachlässigung der von der Membran ausgehenden Molecularkräfte muss um so mehr Wunder nehmen, als Traube (p. 150 Anmerkung) auf das Verhalten des Kautschuks hinweist, das ja gegenüber den diosmotischen Eigenschaften von Thierblase den Einfluss der Membran in so schlagender Weise demonstrirt.

3) Moleculargewicht und Moleculargrösse (Traube sagt unrichtig Atomgewicht und Atomgrösse) gelöster Körper stehen übrigens bei verschiedenen Körpern auch deshalb nicht in demselben Verhältniss, weil sich Molecüle zu Tagmen aggregiren können.

### Messungen des osmotischen Wasserstromes.

Die angewandte Methode ist früher (p. 14) dargelegt worden und theile ich hier nur das zur näheren Erläuterung der Versuche Nothwendige mit. Ob die Experimente ohne, wie es meist der Fall war, oder mit Membranogenen angestellt wurden, ist bei den einzelnen Versuchsreihen bemerkt. Ebenso ist hier die wirksame Fläche der Niederschlagsmembran angegeben, wenn diese bestimmt wurde, was einfach durch Berechnung aus Durchmesser und Höhe der von der Membran bedeckten Fläche geschah. Ich konnte mich mit diesem allerdings nur ganz annäherndem Maasse vollkommen begnügen, da ja Dicke der Membran und andere auf die Wasserbewegung influirende Factoren unbestimmt blieben.

Die Angaben der beiden, am oberen und unteren Ende der Zelle (incl. der Verschlussstücke) endenden Thermometer, differirten bei den verschiedenen Versuchsreihen um 0,1 bis 0,3°C., doch wurde auf Constanz dieser Differenz in einer einzelnen vergleichenden Versuchsreihe genau geachtet. Der Einfachheit halber ist im Folgenden immer nur das Mittel aus diesen beiden Temperaturen angegeben worden.

Da in jeder Versuchsreihe die Temperatur constant war und die Relation der osmotischen Wasserströme bei nicht weit auseinanderliegenden Wärmegraden jedenfalls nur in unmerkbarer Weise sich ändert, so sind die bei nicht ganz gleicher Temperatur gewonnenen Resultate commensurabel, sobald sie auf dieselbe Einheit reducirt wurden. Die Versuche wurden, wie auch die Druckmessungen, in stark diffusum Licht oder in Dunkelheit ausgeführt.

Bei der geringen Menge des in einem Versuche in die Zelle geführten Wassers, nimmt die Concentration des Inhaltes nicht in zu beachtender Weise ab und, trotz gleichzeitiger Diösmose, konnte für Salpeter keine Erniedrigung des specifischen Gewichtes der Lösung gefunden werden. Es ist deshalb in den Tabellen die Bestimmung des specifischen Gewichtes nicht weiter erwähnt worden.

Zum Schluss einer Versuchsreihe wurde eine Controlbestimmung mit gleicher Lösung, wie zu Anfang, gemacht und hatte sich die Intensität der Wasserbewegung geändert, so ist (gewöhnlich) das Mittel aus beiden Bestimmungen als Maass für die Vergleichung mit den für andere Lösungen gefundenem Werthe genommen worden. Dieses an sich nicht ganz correcte Verfahren bietet jedoch, der geringen Differenzen halber, eine für unsere Messungen ausreichende Genauigkeit dar und

der um so mehr, als bei vergleichenden Versuchen mit verschiedenen Lösungen die Experimente öfters in gerade umgekehrter Reihenfolge ange stellt wurden. Wenn diese nicht zusammenfällt mit der von oben nach unten gezählten Zusammenstellung der Versuchsergebnisse, so ist die umgekehrte Richtung in welcher die Experimente angestellt wurden, durch einen neben der tabellarischen Zusammenstellung stehenden Pfeil angedeutet (z. B. Nr. 1, B.).

In Columne *c* ist die Concentration nach Gewichtsprocenten angegeben. In *z* ist die Zeitdauer eines Versuches verzeichnet, aus welchem die unter *h* stehenden pro Stunde berechneten Werthe gewonnen sind, welche die in *mm.* ausgedrückte Erhebung der Flüssigkeitssäule im Messrohr angeben. In *e* sind die Mittelwerthe der Columnen *h* auf diejenige Einheit reducirt, welche in der Ueberschrift der Verticalreihe angegeben ist. Mit  $\frac{c}{c'}$  ist der entsprechende Quotient aus Concentration in Gew. Proc. in die auf eine Einheit reducirten Einstromswerthe bezeichnet. Endlich steht unter  $\frac{c}{c' \cdot s}$  der analoge auf Volumprocente bezogene Quotient, denn  $\frac{c}{s}$  specif. Gewicht der Lösung ergibt die Concentration einer Lösung nach Volumprocenten.

Nr. 1

Versuche mit K. bromat

Stimmprobe Versuchsreihe 1 sind mit verschiedenen Zellen gemacht.

Zellen	Zeitdauer <i>z</i>	Erhebung <i>h</i>	Concentration <i>c</i>	Mittelwerth <i>e</i>	Quotient $\frac{c}{c'}$	Quotient $\frac{c}{c' \cdot s}$
1	10	10	10	10	10	10
2	10	10	10	10	10	10
3	10	10	10	10	10	10
4	10	10	10	10	10	10
5	10	10	10	10	10	10
6	10	10	10	10	10	10
7	10	10	10	10	10	10
8	10	10	10	10	10	10
9	10	10	10	10	10	10
10	10	10	10	10	10	10
11	10	10	10	10	10	10
12	10	10	10	10	10	10
13	10	10	10	10	10	10
14	10	10	10	10	10	10
15	10	10	10	10	10	10
16	10	10	10	10	10	10
17	10	10	10	10	10	10
18	10	10	10	10	10	10
19	10	10	10	10	10	10
20	10	10	10	10	10	10

## C.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e 1,8 = 1
1 Proc.	3 Std.	1,8 Mm.	
6 -	1 1/2 -	10,5 -	5,8
1 -	3 1/2 -	1,8 -	

Temp. 17,30°C. — Ohne Membranogene.

## D.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e $\frac{2,1 + 2,0}{2} = 2.$
2 Proc.	3 Std.	2,1 Mm.	
16 -	1 -	20,5 -	20,0
32 -	3/4 -	49,6 -	48,4
2 -	2 -	2,0 -	

Temp. 15,20°C. — Ohne Membranogene. — Membranfläche = 15,1 Qu.-Ctm.

## E.

Die unter »e Mittelwerthe« stehenden Zahlen sind die aus den Versuchsreihen A bis D abgeleiteten Mittelwerthe.

c Concentration in Gew.-Proc.	e Mittelwerthe	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	1
2 -	1,95	0,98	0,97
6 -	5,77	0,96	0,94
10 -	11,6	1,16	1,11
16 -	20,0	1,25	1,17
20 -	25,5	1,27	1,17
32 -	48,4	1,54	1,35

Das specif. Gew. d. Zuckerlösung bei 17,50°C. ist für: 10% = 1,004; 20% = 1,008  
6% = 1,024; 10% = 1,0404; 16% = 1,0657; 20% = 1,0832; 32% = 1,1391.

## Nr. II.

## Versuche mit Gummi arabicum.

Bei 100°C. getrocknetes arabisches Gummi wurde auf Lösung von bestimmten Gehalt gebracht, aus welcher dann die Lösungen von der unten verzeichneten Concentration dargestellt wurden. Die benutzten Zellen waren solche, die bei relativ grosser Membranfläche möglichst dünne Niederschlagsmembran besaßen. Beide Versuche wurden ohne Membranogene ausgeführt.

## A.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e 0,6 = 1
1 Proc.	6 Std.	0,6 Mm.	1
6 -	2 $\frac{1}{2}$ -	2,25 -	3,7
18 -	1 -	10,3 -	17,2

Temp. 15,10°C. — Membranfläche = 17,1 Qu.-Ctm.

## B.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e 0,65 = 1
18 Proc.	1 Std.	10,2 Mm.	15,7
6 -	2 $\frac{1}{2}$ -	2,3 -	3,5
1 -	5 $\frac{1}{2}$ -	0,65 -	1
18 -	1 -	10,4 -	

Temp. 15,50°C. — Membranfläche = 17,5 Qu.-Ctm.

## C.

## Mittelwerthe aus A und B.

c Concentration in Gew.-Proc.	e Mittelwerthe aus A und B	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	1
6 -	3,6	0,60	0,58
18 -	16,45	0,91	0,84

Das specifische Gewicht dieser Gummilösungen ist: 10% = 1,004; 6% = 1,025; 18% = 1,078.

Aus 2 Versuchen mit denselben Zellen mit 1procentigen Lösungen ergab sich, dass, die osmotische Wasserbewegung des Zuckers = 1 gesetzt, die des Gummis = 0,14 ist.

## Nr. III.

## Versuche mit Salpeter.

## A.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	$\frac{c}{\frac{1,8 + 4,2}{2}} = 1$
1 Proc.	2 Std.	4,6 Mm	
2 -	1 $\frac{1}{2}$ -	7,5 -	1,75
4 -	1 -	15,0 -	3,41
1 -	2 -	4,2 -	

Temp. 13,90°C. — Mit Membranogen en.

## B.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e $\frac{4,9 + 5,1}{2} = 1$
1 Proc.	2 Std.	4,9 Mm.	
2 -	1 $\frac{1}{2}$ -	8,2 -	1,64
4 -	1 -	16,5 -	3,3
1 -	2 -	5,1 -	

Temp. 14,10°C. — Ohne Membranogene. — Membranfläche = 15,4 Qu.-Ctm.

## C.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e $\frac{7,2 + 7,0}{2} = 1$
1 Proc.	1 $\frac{1}{2}$ Std.	7,2 Mm.	
2 -	1 -	14 -	1,97
4 -	1 -	25,1 -	3,53
8 -	$\frac{3}{4}$ -	45,9 -	6,46
18 -	$\frac{1}{2}$ -	83,0 -	11,69
1 -	1 $\frac{1}{2}$ -	7,0 -	

Temp. 17,40°C. — Ohne Membranogene. — Membranfläche = 17,1 Qu.-Ctm.

## D.

## Mittelwerthe aus A—C.

c Concentration in Gew.-Proc.	e Mittel aus A bis C	$\frac{e}{c}$	$\frac{e}{c \cdot s}$
1 Proc.	1	1	0,99
2 -	1,79	0,89	0,88
4 -	3,41	0,85	0,83
8 -	6,46	0,81	0,77
18 -	11,69	0,66	0,59

Die specif. Gew. der Lösungen sind: 10% = 1,006; 20% = 1,013; 40% = 1,025;  
80% = 1,051; 180% = 1,123.

## Nr. IV.

## Versuch mit Kalisulfat.

c Concentration in Gew.-Proc.	z Versuchsdauer	h Berechnet pr. Stunde	e 7,0 = 1	$\frac{e}{c}$
1	1 $\frac{1}{2}$ Std.	7,0 Mm.	1	1
4	1 -	23,2 -	3,31	0,83
1	1 $\frac{1}{2}$ -	7,0 -		

Temp. 15,80°C. — Ohne Membranogene.

## Nr. V.

Versuche mit 1procentigen Lösungen von Zucker, Kalisulfat und Salpeter.

Versuch *B* wurde mit Kalisulfat begonnen und beendet und aus den gefundenen Werthen 9,5 und 9,6 der verzeichnete Werth 9,7 Mm. als Mittel genommen. — Die Versuchsdauer war bei Kalisulfat und Salpeter 1½ Stunde, bei Zucker 2 und 2½ Stunde.

	<i>A.</i>		<i>B.</i>		
	<i>h</i> Berechnet pr. Stunde	<i>e</i> Zucker = 1	<i>h</i> Berechnet pr. Stunde	<i>e</i> Zucker = 1	<i>e</i> Mittel aus <i>A</i> und <i>B</i>
Zucker	1,9 Mm.				1
Kalisulfat	↑ 8,3 -	4,37	9,7 Mm.	4,41	4,39
Salpeter	↑ 8,7 -	4,55	10,2 -	4,61	4,61
Zucker	↓ 1,9 -		↓ 2,2 -		
	Temp. 15,7°C. — Ohne Membranogene.		Temp. 15,1°C. — Ohne Membranogene.		

## Filtration unter Druck.

Hinsichtlich der angewandten Methode vgl. p. 17. An diesem Orte sind auch die Correctionen bezeichnet, unter deren Beachtung aus dem mittleren Stand der Quecksilbersäule der in *d* verzeichnete wirksame Mitteldruck berechnet wurde. In Columnne *h* stehen die Zeiten, innerhalb welcher die unter *r* in Mm. angeführte Senkung der Quecksilbersäule im Druckrohr beobachtet wurde. Aus dieser Senkung wurde mit Hülfe der entsprechenden Calibrirungswerthe die Filtrationsmenge berechnet, welche auf 1 Stunde reducirt und in Cub.-Mm. ausgedrückt in *f* angeführt ist. Der Quotient  $\frac{f}{d}$ , sowie die in Columnne *m* vorgenommene Reduction sind durch die Ueberschriften gekennzeichnet. Die beiden folgenden Versuchsreihen sind mit verschiedenen Zellen ausgeführt.

## Nr. VI.

*A.*

<i>d</i> Mitteldruck	<i>h</i> Versuchsdauer	<i>r</i> Senkung des Hg.	<i>f</i> Filtrationsmenge pr. Stunde	$\frac{f}{d}$	$\frac{m}{2}$ 0,0942 + 0,0927 = 1
111,5 Ctm.	2 Std.	9,5 Mm.	10,5 Cb.-Mm.	0,0942	1,009
71,3 -	3 -	9,5 -	6,54 -	0,0917	0,952
37,8 -	6 -	8,7 -	3,52 -	0,0934	1,000
112,2 -	2 -	9,3 -	10,3 -	0,0927	0,992

Temp. d. Flüssigkeit in der Cuvette 14,0°C. — Temp. der Luft neben dem Steigrohr oben = 15,1 bis 15,7°C., unten 14,7 bis 15,2°C. — Barometer schwankte während der Versuchsdauer nur um 1 Mm. — Membranfläche = 16,5 Qu.-Ctm. Ohne Membranogene.

## B.

<i>d</i> Mitteldruck	<i>h</i> Versuchsdauer	<i>r</i> Senkung des Hg.	<i>f</i> Filtrationsmenge pr. Stunde	$\frac{f}{d}$	<i>m</i>
					$\frac{0,0880 + 0,0841}{2}$ = 1
210,2 Ctm.	1½ Std.	15,9 Mm.	18,5 Cb.-Mm.	0,0880	1,023
85,1 -	5 -	18,3 -	7,56 -	0,0888	1,033
208,0 -	1½ -	15,0 -	17,5 -	0,0841	0,978

Temp. der Cüvettenflüssigkeit 13,5°C. — Lufttemperatur neben Steigrohr oben = 14,6 bis 15,0°C., unten 14,2 bis 14,7°C. — Barometerschwankung während des Versuches 0,5 Mm. Membranfläche = 15,4 Qu.-Ctm. Ohne Membranogene.

Aus *A* und *B* sind die in Tabelle 6 auf Seite 71 zusammengestellten Zahlen combinirt (aus Columne *d* und *m*).

## Messungen der Druckhöhe.

Die angewandte Methode und Berechnung ist Seite 20 mitgetheilt. Es ist hier auch die Bedeutung von *r*<sup>0</sup>, *V*, *S* und *O* nachzusehen: von *v*<sup>0</sup> habe ich in der folgenden Zusammenstellung den Briggsischen Logarithmus angegeben. Die Temperatur von *V* wurde, wie auch an dem angegebenen Orte zu ersehen ist, durch das Thermometer gemessen, dessen Quecksilbergefäß in der Cüvettenflüssigkeit in mittlerer Höhe des luftgefüllten Theiles des Manometers eingestellt war. Die Temperaturangabe dieses Thermometers differirte gewöhnlich um 0,1—0,3°C. gegenüber dem tiefer eingesenkten, gegen das untere Ende der Zelle hin endenden Thermometer. Da indess diese Differenz während der endlichen massgebenden Ablesungen constant erhalten wurde und da geringe Temperaturunterschiede auf die osmotische Druckhöhe keinen messbaren Einfluss haben, so war eine specielle Angabe der an dem tiefer eingesenkten Thermometer abgelesenen Grade unnüthig und kann die Temperatur der im Manometer eingeschlossenen Luft auch als Temperatur des Zellinhaltes ohne weiteres angesehen werden.

Die einzelnen Versuche sind in einer Versuchsreihe immer in derselben Ordnung angeführt, wie sie ausgeführt wurden.

## Nr. VII.

## Druckhöhe für Rohrzuckerlösung verschiedener Concentration.

Die beiden Versuchsreihen *A* und *B* sind mit verschiedenen, jede aber mit derselben Zelle durchgeführt. Die Einzelversuche sind in der Reihenfolge verzeichnet, wie sie angestellt wurden.

## A

Die Membranogenlösung enthielt, wie immer, 0,1 Proc. Ferrocyan-  
kalium und 0,09 Proc. Kupfernitrat (p. 25), nur in Versuch 2 hatte die-  
selbe doppelte Concentration, also 0,2 resp. 0,18 Proc. In Versuch 4 war  
durch ein Versehen eine Zuckerlösung von unbekannter Concentration,  
aber mit dem üblichen Gehalt an Ferrocyan- kalium genommen worden.  
Auf optischem Wege (p. 30) und durch Ermittlung des specifischen Ge-  
wichts, wurde der Gehalt der benutzten Lösung zu 2,74 Proc. Rohr-  
zucker bestimmt. Das specifische Gewicht der Zuckerlösung ergab sich  
nach Beendigung der Versuche als unverändert, nur bei dem Experi-  
mente mit der 6procentigen Lösung war eine Verminderung um 2 in der  
4. Decimale eingetreten, was indess nicht weiter berücksichtigt wurde.

Nr.	c Concentration in Gew.-Proc.		log. $\epsilon^0$	$\Gamma$	Temp. von $\Gamma$	S	O Druckhöhe
1	1	Proc.	4,10489	105,1 Mm.	13,7° C.	69,9 Ctm.	53,5 Ctm.
2	1	-	-	107,7 -	13,6 -	70,9 -	53,2 -
3	2	-	-	79,4 -	14,0 -	67,0 -	101,6 -
4	2,74	-	-	61,6 -	13,5 -	65,1 -	151,5 -
5	4	-	4,10519	49,2 -	13,9 -	63,5 -	208,2 -
6	6	-	-	36,3 -	14,7 -	62,4 -	307,5 -
7	1	-	-	105,8 -	14,6 -	69,5 -	53,5 -

Membranfläche = 17,1 Qu.-Ctm.

## B.

Das specifische Gewicht wurde für beide Lösungen nach dem Ge-  
brauche unverändert gefunden.

	c Concentration in Gew.-Proc.	log. $\epsilon^0$	$\Gamma$	Temp. von $\Gamma$	S	O Druckhöhe
1	1 Proc.	4,12026	119,3 Mm.	16,1° C.	69,9 Ctm.	47,2 Ctm.
6	-	-	42,1 -	15,4 -	63,1 -	267,9 -

Aus A und B ist Tabelle 9 auf Seite 51 combinirt, indem die für  
1procentige Zuckerlösungen gefundene Druckhöhe (oder der Mittelwerth  
dieser sowohl in A als in B = 1 gesetzt wurde. Als Mittel dieser auf  
commensurable Einheit reducirten relativen Werthe wurde die Columne  
M. O genannter Tabelle gewonnen.

## Nr. VIII.

## Druckhöhe für Gummi arabicum.

Die benutzten Lösungen waren gleichzeitig, aus demselben Materiale  
und in ganz gleicher Weise dargestellt, wie diejenigen, welche zur

Bestimmung der osmotischen Wasserbewegung dienten (Nr. II). Beide, mit 2 verschiedenen Zellen angestellte Versuchsreihen *A* und *B*, wurden in üblicher Weise mit Membranogenen durchgeführt, bis auf die eingeklammerten mit 18procentiger Lösung angestellten Versuche, bei denen die Membranbildner ganz weggelassen waren. — Das specif. Gewicht änderte sich im Laufe eines Versuches nicht. — Die mit offenem Manometer angestellten Versuche sind durch die Ueberschrift gekennzeichnet.

*A.*

	<i>c</i> Concentration in Gew.-Proc.	log. $r^0$	$V$	Temp. von $V$	<i>S</i>	<i>O</i> Druckhöhe
Zucker	1 Proc.	4,11492	111,6 Mm.	15,2° C.	70,6 Ctm.	52,6 Ctm.
Gummi	1 -	4,12089	168,2 -	16,1 -	75,9 -	7,2 -
- -	6 -	- -	142,3 -	16,1 -	72,0 -	26,3 -
- -	18 -	- -	75,9 -	15,7 -	64,3 -	119,7 -
- -	18 -	- -	75,6 -	15,6 -	64,3 -	120,4 -
Zucker	1 -	4,11492	112,6 -	16,6 -	70,0 -	52,7 -

## Mit offenem Manometer.

	<i>O</i>	Temp.
1 Proc.	7,1 Ctm.	15,0° C.
6 -	28,7 -	15,7 -

Membranfläche = 16,9 Qu.-Ctm.

*B.*

	<i>c</i> Concentration in Gew.-Proc.	log. $r^0$	$V$	Temp. von $V$	<i>S</i>	<i>O</i> Druckhöhe
Zucker	1 Proc.	4,12089	117,0 Mm.	15,8° C.	71,3 Ctm.	48,1 Ctm.
Gummi	6 -	4,11492	143,6 -	15,9 -	71,4 -	24,6 -
- -	18 -	- -	74,6 -	15,5 -	65,7 -	118,9 -
- -	18 -	- -	75,0 -	15,6 -	65,6 -	118,0 -

## Mit offenem Manometer.

	<i>O</i>	Temp.
1 Proc.	6,7 Ctm.	15,4° C.
6 -	24,0 -	15,3 -

Membranfläche = 17,0 Qu.-Ctm.

Aus *A* und *B* ist Tabelle 10 (p. 81) in ganz analoger Weise zusammengestellt, wie Tabelle 9 aus *A* und *B* in Nr. VII.

Setzt man in *A* und *B* die Druckhöhe 1procentiger Gummilösung = 1, so stellt sich die 1procentiger Zuckerlösung nach *A* auf 7,41, nach

**B auf 7,18.** Im Mittel ist also das Verhältniss der durch 1procentige Lösungen erzeugten Druckhöhe:

$$\begin{array}{l} \text{Gummi} = 1 \\ \text{Zucker} = 7,29 \end{array} \quad \text{oder} \quad \begin{array}{l} 0,135 \\ 1,00. \end{array}$$

### Nr. IX.

#### Versuche mit Zucker, Dextrin, Kalisulfat und Salpeter.

Diese Versuche sind zur Ermittlung der durch 1procentige Lösungen genannter Stoffe erzeugten Druckhöhe angestellt. Von dem diosmirenden Salpeter wurde einmal eine Lösung von 1,05 Proc., das andere mal von 1,07 Proc. Gehalt eingefüllt und die Concentration am Ende des Versuches aus dem specif. Gewicht ermittelt. Die zur Füllung benutzten Lösungen von Kalisulfat enthielten 1, resp. 1,01 Proc. dieses Salzes. Bei den anderen Körpern trat im Laufe des Versuches eine Verminderung des specif. Gewichtes nicht ein. Da wo die Endconcentration nicht 1 Procent betrug, ist für diese die Druckhöhe unter Annahme von Proportionalität zwischen Druckhöhe und Concentration berechnet und in der letzten Columnne verzeichnet worden. Da das beiderseitige Verhältniss allerdings ein anderes, aber nicht genau bekanntes ist, so wurde freilich bei dieser Berechnung ein Fehler begangen, der indess bei der geringen Abweichung von 1 Proc. nur gering sein kann.

Das Dextrin war als chemisch rein von der Fabrik bezeichnet. Da ich es aber nicht einer speciellen Reinigung unterwarf, so kann ich nur sagen, dass Traubenzucker, wenn überhaupt darin vorhanden, jedenfalls nur in minimaler Menge zugegen war.

Der durch 4procentige Zuckerlösung erzeugte osmotische Wasserstrom wurde vor Beginn dieser Versuchsreihe und gleich nach Herstellung der Zelle p. Stunde zu 11,6 Mm., nach Beendigung der verzeichneten Versuche zu 5,1 Mm. gefunden, hatte sich also, wahrscheinlich zum guten Theil durch Verstopfung, um mehr als die Hälfte vermindert, ohne dass die mit Zuckerlösung gemessene Druckhöhe eine Aenderung erfahren hatte. Die Versuche wurden zwischen 2. u. 14./3. 76 ausgeführt.

	Concentrat. in Gew.- Proc.	log. $\pi^0$	$r$	Temp. von $r$	$S$ Ctm. Hg.	$O$ Druckhöhe	$O$ berechnet f. 1proc. Lösg.
R.-Zucker	1,00 Proc.	4,12011	117,3 Mm.	15,90°C	71,8 Ctm.	47,1 Ctm.	
Dextrin	1,00 -	- -	152,2 -	15,6 -	75,0 -	16,6 -	
Salpeter	0,98 -	- -	58,2 -	15,8 -	64,7 -	174,9 -	178,4 Ctm.
Kalisulfat	0,95 -	- -	55,1 -	16,1 -	64,6 -	188,8 -	192,6 -
Salpeter	1,01 -	4,14497	58,6 -	16,1 -	63,3 -	175,0 -	173,3 -
Kalisulfat	1,00 -	4,12011	54,9 -	15,5 -	62,1 -	191,9 -	
Zucker	1,00 -	- -	119,3 -	16,0 -	69,9 -	47,2 -	

Membrantfläche = 17,0 Qu.-Ctm.

Die Tabelle 8 (p. 75) ist gewonnen, indem das Mittel aus den für 1procentige Lösungen bestimmten Druckhöhen genommen wurde. Dieser Tabelle ist ausserdem noch die relative Druckhöhe des Gummis nach dem in Versuchsreihe VIII gefundenen Werthe eingereiht, nach welchem diese Druckhöhe =  $47,1 \cdot 0,138 = 6,5$  Ctm. zu setzen ist.

### Nr. X.

#### Versuche mit Salpeter.

In diesem Falle wurden Lösungen von resp. 1, 2 und 4 Proc. Gehalt eingefüllt und dann die durch Diosmose verminderte Concentration aus dem specifischen Gewichte ermittelt. Die ungleiche Abnahme der Concentration erklärt sich zum guten Theil aus der verschiedenen Zeitdauer der einzelnen Versuche. Ausgeführt wurde diese Versuchsreihe zwischen 9. und 19. 1. 1876.

$c$ Concentration in Gew. Proc.	$\log. r^0$	$r$	Temp. von $r$	$S$	$O$ Druckhöhe
0,50 Proc.	4,10489	67,4 Mm.	13,20 C.	67,6 Ctm.	130,4 Ctm.
1,43 -	- -	46,9 -	12,9 -	65,7 -	218,5 -
3,3 -	- -	26,7 -	13,0 -	62,7 -	436,8 -
0,56 -	- -	62,1 -	12,6 -	66,9 -	147,5 -

Aus obigen Werthen ist Tab. 11 auf Seite 92 abgeleitet.

#### Druckhöhe bei Temperaturschwankungen.

Die einzelnen Versuchsreihen, welche in Nr. XI bis XV verzeichnet sind, wurden ausgeführt, indem die Zelle, resp. die ganze Cuvette, erwärmt oder abgekühlt und die den Temperaturen entsprechenden Druckhöhen in üblicher Weise berechnet wurden. Durch Bestimmung des specifischen Gewichtes der Lösung wurde auch hier die eventuelle Veränderung der Concentration ermittelt, welche durch Diosmose während der Dauer einer Versuchsreihe eingetreten war.

### Nr. XI.

#### Versuche mit 1procentiger Rohrzuckerlösung.

Die Constanz des specifischen Gewichtes und der Rückgang der Druckhöhe auf die anfängliche Grösse (mit Herstellung gleicher Temperatur) zeigen, dass Zucker im Laufe der 5 bis 12 Tage, welche eine einzelne Versuchsreihe in Anspruch nahm, nicht merklich diosmirte.

*A.*

Temperatur 13,5 bis 32,0°C.

log. $\epsilon^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,15130	120,9 Mm.	13,50°C.	72,0 Ctm.	51,1 Ctm.
- -	125,6 -	32,0 -	71,6 -	54,4 -
- -	122,6 -	14,8 -	70,9 -	50,9 -

*B.*

Temperatur 6,8 bis 22,0°C.

log. $\epsilon^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,10489	107,8 Mm.	13,20°C.	71,7 Ctm.	52,1 Ctm.
- -	107,8 -	22,0 -	72,8 -	54,8 -
- -	108,0 -	13,8 -	71,6 -	52,2 -
- -	108,1 -	6,8 -	70,2 -	50,5 -
- -	108,3 -	14,2 -	70,6 -	53,1 -

*C.*

Temperatur 15,1 bis 36,0°C.

log. $\epsilon^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,11751	113,0 Mm.	15,90°C.	70,5 Ctm.	52,1 Ctm.
- -	116,3 -	36,0 -	70,8 -	56,7 -
- -	113,2 -	15,1 -	70,2 -	52,0 -

Die Resultate dieser mit 3 verschiedenen Zellen angestellten Versuchsreihen sind in Tabelle 12 p. 85 zusammengestellt.

## Nr. XII.

Versuchsreihe mit 14procentiger Lösung von arabischem Gummi.

Da diese Gummilösung nicht aus derselben Waare hergestellt war, welche zu den unter Nr. II und Nr. VIII mitgetheilten Versuchen diente, so sind auch die dort und hier gewonnenen Werthe nicht commensurabel. Diese Versuchsreihe wurde zwischen 13. und 19./4. 1876 ausgeführt.

Temperatur 13,3 bis 36,7°C.

log. $\epsilon^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,12059	98,3 Mm.	13,30°C.	70,9 Ctm.	69,9 Ctm.
- -	105,2 -	36,7 -	69,9 -	72,4 -
- -	100,7 -	13,3 -	68,9 -	68,6 -

## Nr. XIII.

## Versuch mit gesättigter Weinsteinlösung.

Vgl. Seite 88.

Temperatur 13,0 und 29,2° C.

log. $r^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,12171	100,2 Mm.	13,0° C.	70,0 Ctm.	68,3 Ctm.
- -	79,7 -	29,2 -	68,0 -	115,8 -

## Nr. XIV.

## Versuche mit Tartarus natronatus.

Siehe Seite 91.

## A.

Eingefüllt wurde eine Lösung, welche 1 Proc. von obigem Salze enthielt. Bei Schluss des Experimentes nach 8 Tagen war die Concentration auf 0,94 Proc. gesunken.

log. $r^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,14877	69,2 Mm.	13,3° C.	65,8 Ctm.	147,6 Ctm.
- -	72,0 -	36,6 -	65,5 -	156,4 -

## B.

Die eingefüllte Lösung enthielt 0,6 Proc. Tartar. natronatus. Die Concentration bei Schluss des Versuches (nach 7 Tagen) wurde nicht direct bestimmt, kann sich aber, wie die Druckhöhe zeigt, nicht viel vermindert haben.

log. $r^0$	$V$	Temp. von $V$	$S$	$O$ Druckhöhe
4,12171	85,4 Mm.	12,4° C.	70,4 Ctm.	91,6 Ctm.
- -	89,6 -	37,3 -	69,6 -	98,3 -
- -	87,3 -	14,2 -	69,5 -	90,0 -

## Nr. XV.

## Zucker-Chlornatrium.

Siehe Seite 92.

Von beiden Stoffen wurden der Zusammensetzung des krystallisirenden Doppelsalzes ( $C^{12}H^{22}O^{11} + NaCl$ ) entsprechende Mengen aufgelöst, so dass die Lösung in 100 Gramm enthielt 1 Gramm Rohrzucker und 0,171 Gramm Kochsalz. Die Ausführung des Experimentes nahm 3 Tage in Anspruch: das specif. Gewicht wurde nach Beendigung nicht bestimmt.

log c <sub>2</sub>	P	Temp. von P	S	O Druckhöhe	M.B.
4.11751	125.3 Mm.	13.2 C.	72.4 Ctm.	37.3 Ctm.	38.7 Ctm.
- - -	122.3 -	13.9 -	72.4 -	40.2 -	

**Versuche mit Membranen aus Berlinerblau und Calciumphosphat.**

**Nr. XVI.**

Messung der Druckhöhe in Berlinerblau-Membran für 1procentige Rohrzuckerlösung.

Die beiden für diese mengestellen Versuche sind mit zwei verschiedenen Zellen ausgeführt. Ueber die Concentration der Membranlösung vgl. p. 28. Das spezifische Gewicht der Lösung hatte sich während eines Versuches nicht geändert.

log c <sub>2</sub>	P	Temp. von P	S	O Druckhöhe	M.B.
4.11751	125.3 Mm.	13.2 C.	72.4 Ctm.	37.3 Ctm.	38.7 Ctm.
- - -	122.3 -	13.9 -	72.4 -	40.2 -	

**Nr. XVII.**

Messung der Druckhöhe in Calciumphosphatmembran für 1procentige Rohrzuckerlösung.

Die zum osmotischen Gleichgewicht nötige Concentration der Membranbildner Lösung wurde nur relativ, d. h. mit Bezug auf Lösungen bestimmt, deren Gehalt nicht genau ermittelt war. Uebrigens sind für 0.1 Proc. Chlorcalcium nahezu 0.4 Proc. gewöhnliches phosphorsaures Natron notwendig. Das spezifische Gewicht der eingefüllten Lösung änderte sich während des Versuches nicht.

log c <sub>2</sub>	P	Temp. von P	S	O Druckhöhe
4.12171	127.7 Mm.	15.2°C	73.3 Ctm.	36.1 Ctm.

Mit derselben Zelle wurde für eine mit etwas Kali hergestellte 2procentige Conglutinlösung mit offenem Manometer eine Druckhöhe von 3.8 Ctm. bei 17.9°C. gefunden. Vgl. p. 74.

**Versuche mit Pergamentpapier und Thierblase.**

Die Ausführung der Versuche geschah mit dem auf Seite 13 angegebenen Apparat und wurden die Druckhöhen mit offenem Manometer gemessen. Um bei Schluss des Versuches nahezu 6procentige Lösungen

im Apparate zu haben, wurde entsprechend concentrirtere Lösung eingefüllt. Der Endgehalt wurde, wie auch sonst, aus dem spezifischen Gewicht ermittelt und in Columne *c* verzeichnet. Ausführlichere Angaben unterlasse ich, da es ja überhaupt nur in diesem Falle auf ganz annähernde Werthe ankommen kann vgl. übrigens p. 73. Die Membranfläche mass in beiden Fällen 5,3 Qu.-Ctm.: der ganze Apparat fasste ungefähr 34 Cub.-Ctm. Lösung.

## Nr. XVIII.

## Versuchsreihe mit Pergamentpapier.

Das Pergamentpapier war eine ziemlich dichte, übrigens mässig dicke Waare.

	<i>c</i> Concentration in Gew. Proc.	<i>O</i> Druckhöhe	Temp.	<i>O</i> berechnet für 6proc. Lösung
Gummi arabicum	6,08 Proc.	18,0 Ctm.	24,1° C.	17,7 Ctm.
Rohrzucker	5,92 -	25,6 -	21,7 -	29,0 -
Flüssiger Leim	5,83 -	20,7 -	23,3 -	21,3 -
Salpeter	6,00 -	20,4 -	24,1 -	20,4 -
Gummi arabicum	6,15 -	18,7 -	24,3 -	18,1 -

## Nr. XIX.

## Versuchsreihe mit Thierblase Herzbeutel vom Rind).

	<i>c</i> Concentration in Gew. Proc.	<i>O</i> Druckhöhe	Temp.	<i>O</i> berechnet für 6proc. Lösung
Gummi arabicum	6,01 Proc.	14,2 Ctm.	21,4° C.	14,2 Ctm.
Rohrzucker	6,2 -	15,0 -	21,5 -	14,5 -
Flüssiger Leim	5,81 -	15,1 -	21,1 -	15,4 -
Salpeter	5,73 -	8,5 -	21,3 -	8,9 -
Gummi arabicum	5,9 -	12,1 -	21,6 -	12,3 -

Die in Nr. XVIII und XIX für 6procentige Lösungen berechneten Werthe sind in Tabelle 7 (p. 73) zusammengestellt. — Die osmotische Leistung für flüssigen Leim in Ferrocyankupfermembran wurde für 6procentige Lösung desselben Präparates, welches zu obigen Versuchen diente, mit offenem Manometer gemessen. Auch ist das hier benutzte Gummi dieselbe Waare, welche zur Bestimmung der Druckhöhe in Ferrocyankupfermembran diente.



II.

**Physiologischer Theil.**



## 18. Die Plasmamembran.

Seitdem Nägeli<sup>1)</sup> auf die Wichtigkeit der diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas hinwies, ist meines Wissens immer angenommen, dass der gesammte Protoplasmakörper, nicht etwa ein Theil dieses, diosmotisch massgebend sei. Wie aber schon aus bekannten Thatsachen gefolgert werden kann, muss eine peripherische Schicht über Nichtaufnahme oder Aufnahme eines Körpers entscheiden. Denn wenn ein gelöster Stoff durch die relativ ruhende peripherische Schicht seinen Weg in strömendes Protoplasma findet, in welchem sogar feste Körper mechanisch durcheinander geworfen werden, so muss er sich in diesem nothwendig vertheilen. Natrürlich setzen wir hier voraus, dass chemische Bindung oder anderweitige Vorgänge nicht störend eingreifen. Die Nichtaufnahme gewisser Körper, welche durch die früher zu Experimenten verwandten Häute leicht diosmiren, hat aber aufgehört eine ausschliessliche Eigenschaft des Protoplasmakörpers zu sein, seitdem Traube die Niederschlagsmembranen und deren diosmotisches Verhalten kennen lernte.

Ueber Aufnahme oder Nichtaufnahme eines Stoffes muss in qualitativer Hinsicht der physikalische Aufbau der peripherischen Schicht des Protoplasmas entscheiden, denn jeder Gedanke das Ausschliessungsvermögen aus mit der Lebensthätigkeit zusammenhängenden Prozessen erklären zu wollen, fällt damit, dass lebloses und lebensthätiges Protoplasma in allen diosmotischen Eigenschaften übereinstimmen, welche bis jetzt verfolgt wurden. Weil aber selbst leicht diosmirende Krystalloide nicht durch die fragliche, von Wasser durchtränkte peripherische Schicht dringen, müssen in dieser nothwendig die constituirenden Theilchen dicht gelagert sein, denn der Durchmesser der Zwischenräume könnte ja höchstens gleich sein dem doppelten Radius der Wirkungs-

1) Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Gramer 1855, Heft I, p. 5.

sphäre der Theilchen Plus dem Durchmesser eines krystalloiden Moleküls. Will man mit dem Princip der Causalität nicht brechen, so ist diese Forderung ganz unabweislich, um Stoffen den Durchtritt zu verwehren, welcher durch moleculare Anziehungen zwischen gelöstem Körper und Wasser eventuell auch Theilchen der peripherischen Schicht, mit bestimmter Energie angestrebt wird. Durch solche Anziehungen muss aber ebenso nothwendig eine osmotische Druckhöhe erzeugt werden, welche durch den physikalischen Aufbau der peripherischen Schicht und die Qualität der constituirenden Theilchen bestimmt wird.

Hinsichtlich des diosmotischen Austausches und der osmotischen Druckhöhe ist es gleichgültig, ob die fragliche peripherische Schicht des Protoplasmas für sich nach ihrem Cohäsionszustand als Membran anzusprechen ist oder nicht. Auch kann die Dicke dieser Schicht nur für Quantität des diosmotischen Austausches, nicht aber für osmotische Druckhöhe Bedeutung haben p. 77. Ob diese peripherische Schicht eine Membran ist, oder nicht, ist eben eine neue Frage. In keinem Falle aber kann diese diosmotisch bestimmende Schicht nur ein sog. Flüssigkeitshäutchen sein, und würde auch ein solches natürlich dann nicht sein, wenn ihre Entstehung eine Folge der veränderten Molecularwirkung an der freien Oberfläche eines flüssigen Körpers sein sollte.

Sehr dünn kann die diosmotisch bestimmende Schicht thatsächlich sein, wie die unter Umständen geringe Dicke der peripherischen Umkleidung strömenden Protoplasmas und die entsprechende Umkleidung sich nicht auffällig bewegenden Protoplasmas zeigen. Theoretisch genommen könnte ja die diosmotisch massgebende Schicht aus nur einer Lage kleinster Theilchen bestehen (und die directe Beobachtung zeigt wenigstens so viel, dass gelöste Farbstoffe schon in die äussersten Partien der Protoplasmaumhüllung nicht eindringen. Unter solchen Umständen kann man auf Grund von Aufnahme oder Nichtaufnahme gelöster Stoffe aus der äusseren Umgebung nicht sagen, ob dem hyalinen Saum, der Hautschicht, in allen concentrischen Schichten gleiche diosmotische Eigenschaften zukommen. Es muss dieses wenigstens zunächst da unwahrscheinlich erscheinen, wo, wie z. B. bei Myxomyceten, die Hautschicht grössere Mächtigkeit erlangt und die mikroskopische Wahrnehmung für eine von aussen nach innen abnehmende Dichte spricht, da *ceteris paribus* mit abnehmender Dichte eine Verminderung des diosmotischen Ausschliessungsvermögens zu erwarten ist. Den exacten Beweis hierfür kann ich freilich nicht liefern, doch sprechen dafür auch gewisse diosmotische Beobachtungen an Myxomyceten, welche ich indess nicht mitzuthemen wage, da sie nicht mit genügender Exactheit

verfolgt wurden. Es kam eben für meine physiologischen Zwecke gar nicht darauf an, welche Mächtigkeit die die Stoffaufnahme regelnde Schicht besitzt.

Nennt man aber die ganze hyaline Umkleidung des Protoplasmakörpers Hautschicht, Hautplasma oder wohl am besten Hyaloplasma, so ist da, wo dieses eine dickere Schicht bildet, wahrscheinlichst nur eine äussere Zone massgebend für die diosmotischen Vorgänge, welche wir am Protoplasma beobachten. Um dieses auszudrücken, habe ich mich entschlossen diese diosmotisch bestimmende Schicht als »Plasmahaut« oder »Plasmamembran« zu bezeichnen, und es ist natürlich möglich, dass eventuell das ganze Hyaloplasma, »Plasmamembran« ist, beide Begriffe also zusammenfallen. Das körnige Protoplasma werde ich mit Strasburger<sup>1</sup> Körnerplasma nennen und eben um die sichtbare Differenzirung sogleich mit dem Worte auszudrücken, scheint es mir besser die hyaline Umkleidung als »Hyaloplasma« zu bezeichnen. Uebrigens ist die Plasmamembran ein Theil des Protoplasmakörpers und die membranartige Umkleidung eines nicht zum Protoplasma gehörigen Körpers, wie z. B. der im Zellsaft befindlichen Gerbsäuretropfen, wird nicht als Plasmamembran zu bezeichnen sein, wenn diese Umkleidung auch in physikalischer und chemischer Hinsicht mit einer Plasmamembran identisch sein sollte.

Die obige Unterscheidung einer Plasmamembran ist nur mit Rücksicht auf diosmotisches Verhalten vorgenommen und in morphologischer Hinsicht vielleicht überhaupt nicht geboten. Ich befand mich eben, da ich eine präzise Bezeichnung für die diosmotisch massgebende Schicht haben musste, in der unangenehmen Lage, den Begriff von Hyaloplasma, Hautschicht oder Primordialschlauch in einem engeren Sinne zu nehmen<sup>2</sup>), oder die fragliche Schicht mit einem besonderen Namen

1) Zellbildung und Zelltheilung 1876, II. Aufl., p. 286. — Unter Protoplasma verstehe ich dann, wie es jetzt meist üblich ist, den ganzen Protoplasmakörper. Mit Zellsaft bezeichne ich, wie es schon von Mohl geschah, die Flüssigkeit, welche sich in den vom Protoplasmakörper umschlossenen Räumen findet. Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 2.

2) Das war meine frühere Absicht und dem entsprechend bezeichnete ich in einer vorläufigen Mittheilung (Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellschaft 5./7. 1875) unsere jetzige Plasmamembran als Primordialschlauch. Mohl bemerkt (Botan. Zeitung 1855, p. 701), der Primordialschlauch (d. h. das Hyaloplasma) sei vielleicht noch von einer besonderen membranartigen Schicht bekleidet, wie sie unser Autor als Umgrenzung der Chlorophyllkörner vermuthet. Die für solche Schicht vorgeschlagene Bezeichnung »pellicula« zur Benennung der Plasmamembran zu adoptiren, schien nicht geeignet. Mohl verwahrt sich übrigens an der citirten Stelle gegen eine solche Einschränkung des Begriffes »Primordialschlauch«, wie ich sie früher beabsichtigte.

zu belegen, welches letztere mir schliesslich vortheilhafter erschien. Ich sehe übrigens selbst die Bezeichnung »Plasmamembran« als einen Nothbehelf an und würde dieselbe mit Freude fallen lassen, sobald die Kenntniss von Structur und Qualität des Hyaloplasma solches erlauben sollte. Eine bestimmte Abgrenzung der Plasmamembran gegen innere Schichten des Hyaloplasmas ist ohnedies nicht wahrscheinlich. Die Bedingungen für Entstehung der Plasmamembran sind, gleichviel welche Ursachen massgebend sind, unter Umständen überall gegeben, wo Protoplasmanmassen freie Oberfläche darbieten. Andererseits vertheilen sich aber die Theilchen der Plasmamembran in dem Protoplasma, wenn jene allseitig von Protoplasma umgeben wird und so sind zwei entgegengesetzte Vorgänge thätig, von welchen der eine auf Bildung, der andere auf Zerstörung der Plasmamembran hinarbeitet. Als Resultante dieser antagonistischen Vorgänge kann die Plasmamembran nach innen unbestimmt begrenzt sein, ja muss dieses im allgemeinen sein, wenn der Vertheilung im Protoplasma ein Aufquellen vorausgeht<sup>1)</sup>. Eine nach dem Innern zu abnehmende Dichte wäre dann selbstverständlich und die ganze Schicht von Hyaloplasma könnte auf diesem Wege zu Stande kommen. Damit will ich nicht gesagt haben, was ich ausdrücklich bemerke, dass alles Hyaloplasma so entstehen muss, habe vielmehr gute Gründe zu glauben, dass die zuweilen relativ mächtigen Schichten hyalinen Protoplasmas bei Myxomyceten einer anderen Ursache ihre Entstehung verdanken.

So lange Bildungsmaterial zugegen ist und die Bedingungen für Bildung Wachstum gegeben sind, kann der Erfolg dehnender Kräfte über die Cohäsion der isolirten Plasmamembran ebensowenig Aufschluss geben, wie über die Festigkeit von Niederschlagsmembranen, welche in Folge einer Dehnung in die Fläche wachsen. Richtig ist allerdings, dass sich die hautartige Schicht um Protoplasma unter normalen Verhältnissen gegen Druck und Zug etwa wie ein zähflüssiger Körper verhält, aber dieses muss nicht der Cohäsionszustand der isolirt gedachten Plasmamembran sein, weil Flächenvergrösserung durch Wachstum und Flächenverminderung umgekehrt durch Auflösung so sei hier der Kürze halber gesagt möglich ist. In der That werde ich zeigen, wie, nach Vernichtung der Wachsthumsfähigkeit, das dann allerdings coagulirte Protoplasma mit einer resistenten Membran umkleidet erhalten werden kann, welche diosmotische Eigenschaften wie zuvor das lebende Proto-

<sup>1)</sup> Die unbestimmte Abgrenzung des Hyaloplasma gegen das Körnerplasma war schon Mohl (Bot. Ztg. 1844, p. 291) und Nägeli (Zeitschrift für wiss. Botanik 1841, I., p. 95) bekannt.

plasma besitzt und durch die allein das Eindringen gelöster Körper in das todtte Protoplasma verhindert wird. In wie weit Gründe dafür sprechen, dass die lebensfähiges Protoplasma umkleidende peripherische Schicht, im isolirten Zustand gedacht, als resistente Membran anzusprechen ist, wird später erwogen werden. Hier sei aber noch darauf hingewiesen, wie innere Partien des Hyaloplasmas zwar in Dichte und diosmotischen Eigenschaften von der äussersten Schicht abweichen, aber dennoch den Cohäsionszustand einer zweifellosen Membran haben könnten, um zu zeigen, ein wie mangelhafter Nothbehelf unsere vorläufige Unterscheidung der Plasmamembran ist. Es war ja meine Absicht ganz und gar nicht, speciell die Gliederung des Protoplasma-körpers und seiner Theile zu studiren, sondern diese Gliederung nur so weit zu verfolgen, als es zum Verständniss der osmotischen Vorgänge absolut nothwendig erschien. So übergehe ich denn auch gewisse unvollständige Beobachtungen, welche bei genauerm Verfolg vielleicht einigen Aufschluss über die Constitution verschiedener Zonen im Hyaloplasma geben könnten<sup>1)</sup>.

Bei Discussion über die Eigenschaften der peripherischen Umkleidung des Protoplasmas sind diosmotisches Verhalten und Wachsthumsfähigkeit dieser Umkleidung bisher nicht gewttrdigt worden. Die Cohäsion der nicht wachsthumsfähigen (isolirt gedachten Plasmamembran kommt zwar unter normalen Verhältnissen nicht in Betracht, weil unter diesen die Bedingungen für Wachstum gegeben sind, doch muss man natrlich den Cohäsionszustand der wachsthumsfähigen und nicht-wachsthumsfähigen peripherischen Schichten wohl auseinander halten. Unter normalen Verhältnissen verhält sich das Hyaloplasma (also auch die Plasmamembran), wie Nägeli<sup>2)</sup> mit Recht hervorhebt, wie zähflüssiger Schleim und diejenigen, welche den peripherischen Schichten unter diesen Umständen eine weit grössere Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zuschreiben, dieselben also als eine resistente Membran ansehen, treten mit den thatsächlichen Beobachtungen in Widerspruch. Auf den wachsthumsfähigen Zustand beziehen sich aber alle bisherigen Discussionen, doch wurde eben die Bedeutung der Wachsthumsfähigkeit für Widerstandsfähigkeit der peripherischen Schichten des Protoplasmas übersehen.

<sup>1)</sup> Aus Literaturangaben sei erwähnt, dass de Bary (Mycetozoen, II. Aufl., p. 51) Randschicht und Hülle unterscheidet. Ich lasse übrigens dahin gestellt, ob diese Hülle nicht vielleicht etwas anderes, als die eigentlich diosmotisch massgebende Schicht ist.

<sup>2)</sup> Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I., p. 19. — Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1867, p. 403.

Nach obigem glaube ich nun nicht speciell die Auffassung verschiedener Autoren beleuchten zu sollen, welche sich hinsichtlich des Aggregatzustandes des Hyaloplasmas der von Mohl<sup>1)</sup> oder der von Pringsheim<sup>2)</sup> vertretenen Anschauung anschliessen oder eine mittlere Stellung zwischen diesen beiden Anschauungen einnehmen. H. v. Mohl war eher geneigt das Hyaloplasma, den Primordialschlauch, als Membran anzusprechen, während Pringsheim das von ihm Hautschicht genannte Hyaloplasma als eine schleimige Masse ansah. Manche Autoren<sup>3)</sup> bezeichneten das Hyaloplasma auch einfach als die äussere dichtere Schicht des Protoplasmas, und liessen damit natürlich über den Aggregatzustand überhaupt in Zweifel. Uebrigens war der Streit, ob das Hyaloplasma Membran sei oder nicht, wie schon Nägeli<sup>4)</sup> hervorhob, zum guten Theile gegenstandlos, da eine Definition von »Membran« nicht gegeben wurde und dieser Begriff eben verschieden gefasst werden kann.

Mohl und Pringsheim hatten nur die äussere Begrenzungsfläche des Protoplasmakörpers im Auge, während schon Hartig<sup>5)</sup> das Protoplasma (den Ptychodesaft) als einen nach aussen und innen von Membran (der Ptychode) begrenzten Körper ansah, freilich aber unrichtige Vorstellungen über die weitere Bedeutung der Ptychode hatte. Ganz allgemein sprach dann Nägeli<sup>6)</sup> aus, dass überall wo an Proteinstoffen reiche Zellinhalte, also auch wo Protoplasma mit anderen wässerigen Medien in Contact kommen, sich eine membranartige Schicht durch einen, der Gerinnung von Eiweissstoffen zu vergleichenden Vorgang an der ganzen Berührungsfäche bilde. Als specieller Fall ist hiernach das Protoplasma auch gegen den Zellsaft von einer membranartigen Schicht abgegrenzt, was fernerhin auch theilweise angenommen zu sein scheint<sup>7)</sup> und in jüngerer Zeit von Hanstein<sup>8)</sup> energisch vertreten

1) Bot. Zeitung 1844, p. 273; 1846, p. 73; 1855, p. 689. — Mohl hat wenigstens späterhin das Hyaloplasma als Primordialschlauch bezeichnet, in seinem ersten Aufsatz aber auch das eine dünne Schicht bildende gesammte Wandprotoplasma mit diesem Namen belegt.

2) Bau und Bildung der Pflanzenzelle 1854, p. 5.

3) Z. B. M. Schultze, Kühne, Hofmeister.

4) Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I., p. 19.

5) Die erste ausführliche Darstellung in Hartig's »Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenzelle 1843« steht mir nicht zu Gebote. Ausführliche Darstellung gab Hartig auch in »Leben der Pflanzenzelle 1844 p. 8 ff.« und »Entwicklung des Pflanzenkeims 1858, p. 1 u. 23«.

6) Pflanzenphysiol. Untersuchungen, I. c., p. 9 u. 10. — Mikroskop, p. 552.

7) Vgl. z. B. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, § 4 u. 8.

8) Sitzungsab. der niederrhein. Gesellschaft 19. Dec. 1870.

wurde. Die allseitige Abgrenzung des an wässrige Flüssigkeit stossenden Protoplasmakörpers durch die diosmotisch massgebende Plasmamembran wird übrigens durch das diosmotische Verhalten, speciell durch das Verhalten gegen gelöste Farbstoffe sogleich angezeigt!).

Dass sich um Protoplasmamassen in Wasser allgemein eine membranartige Schicht bildet, wurde, wie soeben bemerkt ist, von Nägeli constatirt, welcher auch feststellte, dass lebensthätige Protoplasmakörper und beliebige kleine aus Protoplasma gebildete Vacuolen in gleicher Weise Farbstoffe nicht diosmiren lassen. In beiden Fällen bleibt das Protoplasma ungefärbt und ein Austausch von Farbstoffen ist überhaupt nicht zu bemerken, sowohl wenn diese in der äusseren Flüssigkeit, als auch wenn sie in der vom Protoplasma umschlossenen Flüssigkeit gelöst sind.

Will man mit Vacuolen operiren, so bildet man diese am besten, indem man Protoplasmamassen in geeigneten Lösungen von Zucker oder anderen indifferenten Stoffen zerdrückt, um die weitgehende Ausdehnung und endliche Zersprengung der Vacuole zu vermeiden, welche durch osmotische Wirkung der Inhaltsstoffe in reinem Wasser leicht herbeigeführt wird. Wenn man Protoplasma in gefärbter Flüssigkeit zerdrückt, so erhält man auch hier und da Vacuolen mit gefärbtem Inhalt. Ich habe vielfach Vacuolen auf ihr diosmotisches Verhalten geprüft, namentlich solche, welche aus Protoplasma der *Vaucheria geminata* Walz<sup>2)</sup>, der Wurzelhaare von *Hydrocharis morsus ranae*, der rothen Rübe und des Plasmodium von *Aethalium septicum* in 2 bis 10procentiger Zuckerlösung entstanden waren. Zuweilen erhielten sich Vacuolen während 8 Tagen in intensiv gefärbter und auf gleicher Concentration gehaltener Flüssigkeit, ohne dass eine merkliche Spur von Farbstoff in das Protoplasma eingedrungen wäre, wie namentlich dann entscheidend beurtheilt werden konnte, wenn die gefärbte Flüssigkeit schnell durch

1) Strasburger's »Studien über Protoplasma 1876«, welche erst nach Abschluss dieses Manuscriptes erschienen, geben mir keine Veranlassung meine Anschauungen in irgend einem Punkte zu ändern. Die diosmotischen Verhältnisse hat Strasburger gar nicht berücksichtigt und was Strasburger gegen Existenz einer Membran geltend macht, bedarf nach den von mir hier gegebenen und noch zu gebenden Auseinandersetzungen einer besonderen Widerlegung nicht. Einige wenige Anmerkungen über Anschauungen Strasburger's werde ich an geeignetem Orte anbringen.

2) Wo ich in Folgendem einfach von *Vaucheria* spreche, meine ich diese Species.

eine übrigens gleich concentrirte Zuckerlösung verdrängt wurde. Endlich gehen die Vacuolen zu Grunde und mit dem immer plötzlichen Zusammenfallen dringt auch Farbstoff sogleich ein, resp. heraus und wird zugleich in bekannter Weise in dem Protoplasma aufgespeichert.

In besagter Weise habe ich mit in Wasser löslichem Anilinblau, Carmin, Haematoxylin (mit Spur von Ammoniak aufgelöst und gefärbten Fruchtsäften experimentirt und das Eindringen einer Spur von Farbstoff ebenso wenig an Vacuolen, wie an lebensfähigem Protoplasma bemerken können. Das diosmotische Verhalten beider zeigte sich auch in anderer Hinsicht, wie erst späterhin mitgetheilt werden soll, übereinstimmend. Diese Uebereinstimmung gilt auch für Vacuolen, welche von möglichst dünner Schicht von Protoplasma umgeben wurden, und in gleicher Weise für die Vacuolen, welche aus Hyaloplasma oder Körnerplasma entstanden waren.

An isolirten Massen von Körnerplasma bildet sich schliesslich die hyaline Umgrenzung in üblicher Weise aus, ob aber solche allein aus Körnerplasma gebildete Massen auch lebensfähig sein können, habe ich nicht in genügender Weise festzustellen versucht. Für Myxomyceten scheint dieses wohl wahrscheinlich, ohne weiteres behaupten kann man es aber nicht. Das Heilen von Wundflächen, wie es für Vaucheria und andere Objecte bekannt ist<sup>1)</sup>, kommt theilweise durch Zusammenneigen der Wundstellen zu Stande und wenn auch Hyaloplasma partiell aus Körnerplasma gebildet sein sollte, so waren doch immer noch Körnerplasma und vor der Verwundung vorhandenes Hyaloplasma in dem fortlebenden Objecte vereint geblieben.

---

Für meine physiologischen Zwecke war es ausreichend zu wissen, dass die Plasmamembran an der freien Oberfläche von Protoplasma-massen, welche sich in wässriger Flüssigkeit befinden, immer entsteht und aus diesem Grunde habe ich die hinsichtlich der Bildung sich auf-

---

1) Siehe Nägeli in Zeitschrift f. wissenschaftl. Botanik von Schleiden u. Nägeli 1844, Heft I, p. 91 und Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft I, p. 9. — Ferner Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 76; Hanstein, Sitzungsber. der nieder-rhein. Gesellschaft 4. Nov. 1872. — Auch Strasburger, Studien über Protoplasma 1876, p. 26. Die Thatsache, welche hier Strasburger hinsichtlich des Körnerplasmas und Hyaloplasmas von Vaucheria mittheilt, war mir selbst bekannt und ich könnte sogar noch einige weitere bezügliche Facta bringen. Die Schlussfolgerung aber, welche Strasburger zieht, aus Körnerplasma allein könne ein Cellulose bildender Körper nicht entstehen, zog ich nicht, weil mir diese zu vortheilig schien und auch jetzt noch scheint.

drängenden Fragen nicht nach allen Seiten verfolgt. Eben weil die Plasmamembran (auch Hyaloplasma) sich erst an der freien Oberfläche bildet, muss mit dieser auch die Ursache zur Bildung hergestellt sein. Es wäre nun zunächst zu entscheiden, ob es hierzu einer äusseren Einwirkung bedarf, oder ob unabhängig hiervon, mit und in der freien Oberfläche schon die Bedingungen für Entstehung der Plasmamembran gegeben sind. Das Verhalten in Wasser und ebenso in anderen Medien würde in dieser Richtung erst entschieden sein, wenn ohne die Einwirkung dieser Medien die Plasmamembran nicht entstände und für gewisse Fälle fehlt auch noch der Nachweis, dass sie thatsächlich vorhanden ist. So umkleiden sich Protoplasmanmassen in fettem Oele und in Luft<sup>1)</sup> mit hyalinem Saume, aber ohne dass mindestens die diosmotischen Eigenschaften ermittelt sind, wird man nicht positiv behaupten können, dass hier auch Plasmamembran entstanden ist. Die Wahrscheinlichkeit spricht ja wohl dafür und wenn nicht, so ist doch wenigstens Hyaloplasma an der freien Oberfläche gebildet; die oben aufgeworfene Frage wird aber so allein nicht entschieden, da immer noch äussere Einflüsse im Spiele waren. Man vergesse hier nicht, wie z. B. auch Verdunstung und damit zusammenhängende Vorgänge, sowie die Ansammlung von einer dünnen Wasserschicht, etwa zwischen Oel und Protoplasma wirkende Factoren sein könnten. Dieser und anderer Umstände halber ist aber die vorliegende Frage schwierig zu entscheiden, falls nicht unter bestimmten Verhältnissen die Bildung der Plasmamembran (oder des Hyaloplasmas) unterbleibt.

Jedenfalls kann die hyaline Umkleidung des Protoplasmas nicht, wie es Hofmeister<sup>2)</sup> will, der unmittelbar sichtbare Ausdruck der Eigenschaft flüssiger Körper sein, sich mit einer Oberfläche veränderter Dichte zu umgeben. Allerdings befinden sich ja die Theilchen an der freien Oberfläche einer Flüssigkeit in einem andern Zustand der Dichte und Beweglichkeit als die Theilchen im Inneren der Flüssigkeit, aber die Voraussetzung, welche den Theorien von Laplace und Poisson zu Grunde liegt, dass die massgebenden Molecularkräfte nur auf minimale Entfernung wirken, ist mit der obigen Auffassung unvereinbar, da die hyaline Umkleidung immerhin messbare Dicke erreicht. Beiläufig sei hier bemerkt, dass nach der Theorie von Laplace und Poisson Verdichtung an der Adhäsionsfläche, d. h. da wo die Molecular-

1) Die diosmotischen Eigenschaften von in Oel liegenden Protoplasmanmassen könnten vielleicht durch Anwendung geeigneter in Oel und in Wasser löslicher Körper ermittelt werden. Für in Luft liegende Protoplasmanmassen wären Schlussfolgerungen vielleicht aus dem diosmotischen Verhalten gegen Gase abzuleiten.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 3.

wirkung zwischen flüssigem und festem Körper überwiegt, eintreten muss<sup>1)</sup>, während im entgegengesetzten Falle, also an der freien Oberfläche von Flüssigkeiten, eine unmessbare dünne Schicht von geringerer Dichte entstehen muss<sup>2)</sup>. Letzteres ist zwar noch nicht experimentell erwiesen, doch spricht auch nichts gegen diese Consequenz der Theorie und jedenfalls kann für das Protoplasma nicht eine dichtere Oberfläche auf Grund einer Eigenschaft flüssiger Körper angenommen werden, nach welcher gerade eine minder dichte Oberfläche zu erwarten ist. Dass übrigens das diosmotische Ausschliessungsvermögen der peripherischen Schicht protoplasmatischer Massen nicht durch eine, nach Analogie des sog. Flüssigkeitshäutchens veränderten Schicht erklärt werden kann, ist so leicht einzusehen, dass ich eine besondere Beweisführung hier für unnöthig halte<sup>3)</sup>.

Eine ganz andere Frage ist es, ob die veränderte Molecularwirkung an der Oberflächengrenze protoplasmatischer Massen die Bildung von Plasmamembran, resp. Hyaloplasma herbeiführen kann. Es fehlt ja nicht an Beispielen, dass schon durch einen minimalen Anstoss z. B. die Ausscheidung gewisser Stoffe veranlasst wird und man wird hier mit seinem Urtheil vorsichtig sein müssen, so lange über Qualität des Bildungsmateriales für Plasmamembran, resp. Hyaloplasma nichts bestimmtes bekannt ist, um so mehr, als ja das Verhalten eiweissartiger Stoffe noch in so mancher Beziehung räthselhaft ist. Dazu kommt, dass selbst an der Oberfläche ganz reiner und homogener Flüssigkeiten unter Umständen Erscheinungen sich abwickeln, welche bislang noch nicht genügend aufgeklärt sind<sup>4)</sup>.

Bei der derzeitigen Sachlage kann nur durch das Experiment entschieden werden, ob schon veränderte Molecularwirkung an der Oberfläche die Entstehung von Plasmamembran, resp. Hyaloplasma herbeiführt oder ob dazu äussere Einflüsse irgend welcher Art nothwendig sind. Letzteres scheint wohl wahrscheinlicher, und eine Reihe von

1) Vgl. diese Abhandlung p. 38.

2) Poisson, Poggendorff's Annalen 1833, Bd. 27, p. 193. — Ferner z. B. Mousson, ebenda 1871, Bd. 142, p. 405 und dessen Physik, II. Aufl., Bd. I, p. 253.

3) Durch ein solches »physikalisches Oberflächenhäutchen« dürften, so meint Strasburger (Studien über Protoplasma p. 38), auch Vacuolen gewöhnlich allein abgegrenzt sein. Des diosmotischen Verhaltens halber geht dieses aber nicht an.

4) Siehe z. B. B. du Bois-Reymond, Poggendorff's Annalen 1870, Bd. 139, p. 262 und Bd. 104. — Quincke, Poggendorff's Annalen 1870, Bd. 139, p. 1 ff. — Andere Anschauungen macht Cintesoli geltend, die im Naturforscher 1876, p. 299, referirt wurden.

Wahrscheinlichkeitsgründen liessen sich allerdings anführen, doch unterlasse ich eine Discussion, welche zu definitiver Entscheidung doch nicht führen würde. Wenn ich nun trotzdem die Entstehung der Plasmamembran in Wasser unter der Voraussetzung behandle, dass äussere Einwirkungen nothwendig sind, so geschieht dieses mit dem Bewusstsein, dass meine Schlussfolgerungen zusammenfallen, wenn die gemachte Voraussetzung nicht zutrifft. Ich glaube aber die mir vorliegenden Beobachtungen nicht zurückhalten zu sollen, weil sie selbst dann einiges brauchbare Material liefern dürften, wenn allein schon die veränderte Molecularwirkung in der Oberfläche des Protoplasmas massgebend ist. Uebrigens ist Folgendes immer nur als Fragment aufzunehmen, weil die Entstehung der peripherischen Umkleidung des Protoplasmas unter anderen Bedingungen als in wässriger Flüssigkeit nicht behandelt wird <sup>1)</sup>.

Zur Bildung der Plasmamembran (und des Hyaloplasmas) müssen entweder schon unlösliche Körpertheilchen zusammengeführt oder gelöste Körper aus ihrer Lösung ausgeschieden werden. Letzteres scheint nothwendig, um die Einschiebung neuer Theilchen beim Wachsthum durch Intussusception zu ermöglichen, welches in ausgedehntester Weise möglich ist, indem z. B. die hyaline Schicht, welche das eine Vacuole umgebende Protoplasma überzog, um mehr als das 40fache an Fläche gewann, ohne dass ihre Dicke merklich abgenommen hatte. Auch wird weiterhin gezeigt werden, dass mit gewissen Ausscheidungen innerhalb des Protoplasmas die Wachsthumfähigkeit in der Plasmamembran erlischt. Müssen wir hiernach die Existenz einer Lösung des Membranbildners im Protoplasma fordern, so ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, dass zur Bildung der Plasmamembran auch schon ungelöste Theilchen zusammengeführt werden, welche durch Ausscheidung zuvor gelöster Theilchen gleichsam verkittet werden könnten. Falls aus minder dichten Schichten von Hyaloplasma durch einfache Verdichtung Plasmamembran entstehen sollte, so ist auch dieser Fall schon unter obigen Gesichtspunkten mit inbegriffen. Es scheint mir in der That wahrscheinlich, dass etwas derartiges stattfindet, was ja für schnelles Flächenwachsthum der Plasmamembran auch nur vortheilhaft sein könnte. Thatsächlich habe ich einigemal beobachtet, wie bei sehr schneller Flächenvergrösserung die hyaline Schicht an Dicke merklich abnahm, nach einiger Zeit aber die frühere Mächtigkeit wieder gewann.

1) Es ist z. B. auch eine noch offene Frage, ob Krystalle und andere Körper schon innerhalb der Zelle mit membranartiger Plasmamasse umkleidet sind oder diese Schicht erst mit Tödtung der Zelle entsteht.

Sobald irgend eine membranartige Schicht durch Fällung, d. h. durch Ausscheidung eines Körpers aus einer Lösung zu Stande kommt, kann man diese als Niederschlagsmembran, entsprechend dem Sinne dieses Wortes, ansehen, dagegen würde keine Niederschlagsmembran vorliegen, wenn nur ungelöste Theilchen zusammentreten. Sind dieser Vorgang und Ausscheidung zugleich thätig, so wird man von Niederschlagsmembran immer noch reden dürfen, insofern die Fällung ein integrierender Factor ist: eine besondere Bezeichnung in solchem Falle einzuführen, scheint mir vorläufig nicht geboten. Wie die Fällung zu Stande kommt und welcher Qualität das Material ist, das ist für den Begriff »Niederschlagsmembran« vollkommen gleichgültig und deshalb gelten die oben bezüglich der Plasmamembran angestellten Erwägungen auch z. B. für den Fall, dass diese in Folge der veränderten Molecularwirkung in der oberflächlichen Schicht entstehen sollte<sup>1)</sup>.

Unter der oben gemachten Voraussetzung muss also durch die Einwirkung des Wassers auf das Protoplasma die Plasmamembran (resp. das Hyaloplasma) entstehen, da thatsächlich schon reines Wasser zur Erzeugung der Plasmamembran ausreicht. Lassen wir nun den Fall ausser Acht, dass vielleicht die Zusammenlagerung ungelöster Theilchen bei der Bildung der Membran mitwirkt und richten unser Augenmerk speciell auf die Ausfällung des gelösten Membranbildners, so bieten sich hier zunächst zwei Möglichkeiten dar: entweder wird diese Fällung eine Folge der Verdünnung mit Wasser oder der Entziehung eines Lösungsmediums sein. Dass letzteres für sich allein Membranbildung bewirken kann, ergibt sich bei Anwendung wasserentziehender, übrigens indifferenten Lösungen. Zerdrückt man nämlich Protoplasmanmassen in Zuckerlösung, welche genügend wasserentziehend wirkt (ich wandte Lösung von 10 bis 30 Proc. Gehalt an<sup>2)</sup>, so ist Verdünnung mit Wasser an der Contactfläche ausgeschlossen, dessenungeachtet bildet sich aber eine hyaline Umkleidung und das Verhalten gegen Farbstoffe zeigt die Existenz der Plasmamembran an, welche auch in normaler Weise, d. h. ohne Unterbrechung der Continuität, in die Fläche wächst, wenn man die concentrirtere durch verdünntere Zuckerlösung ersetzt. Darnach

1) So entsteht auch die Zellhaut als Niederschlagsmembran, weil die constituirenden Theilchen nur in gelöster Form durch die peripherischen Schichten des Protoplasma dringen können. Wie Strasburger den Begriff »Niederschlagsmembran« fassen will, wenn die Zellhaut keine solche sein soll (wie p. 37 in Studien über Protoplasma ausdrücklich bemerkt wird, weiss ich nicht. Unter allen Umständen unrichtig ist aber Strasburger's Meinung p. 37., aus dem Vorhandensein gewisser Structurverhältnisse in der Hautschicht einiger Objecte gehe hervor, dass diese keine Niederschlagsmembran sein könne.

kann man wohl sagen, dass alleinige Entziehung des Lösungsmediums zur Ausfällung und Membranbildung ausreicht, aber es ist damit nicht ausgeschlossen, dass in gleicher Weise schon einfache Verdünnung der Lösung des Membranbildners eine Ausscheidung dieses und Bildung von Plasmamembran herbeiführen kann.

Wie eine Niederschlagsmembran durch einfache Berührung mit Wasser entstehen kann, wurde bereits von Traube<sup>1)</sup> gezeigt. Concentrirtere, nicht aber verdünnte Lösung von Gerbsäure löst gerbsauren Leim auf und wenn ein Tropfen einer solchen Lösung in Wasser gebracht wird, scheidet sich deshalb an der Berührungsfläche gerbsaurer Leim und zwar als Membran aus. Hier bringt Verdünnung mit Wasser thatsächlich Ausfällung hervor, ob auch in diesem speciellen Falle die Entziehung des Lösungsmediums, der Gerbsäure, allein schon zur Membranbildung führen kann, müsste das Experiment entscheiden. Eine Membranbildung auf diesem Wege würde übrigens unschwer zu erzielen sein, wenn man auf Herstellung geeigneter Lösungen ausginge.

Um sicher zu sein, dass reines Wasser die Ausfällung des gelösten Membranbildners herbeiführe, bedurfte es besonderer Versuche. Zunächst ist leicht festzustellen, dass die Plasmamembran in normaler Weise weiter wächst, wenn das Wasser ausser Zucker oder Dextrin keine festen Körper enthält, indem man Vacuolen sorgfältig mit reinen Lösungen der genannten Stoffe abwäscht und dann durch Verdünnung dieser Lösungen die Volumzunahme der Vacuole herbeiführt. Diese Vergrößerung, durch osmotische Wirkung der gelösten Inhaltsstoffe hervorgebracht, ist an sich schon ein Beweis für die Existenz der Plasmamembran, welche auch dadurch sich kenntlich macht, dass sie indifferenten Farbstoffen den Eintritt verwehrt. Ein ganz gleiches Verhalten wurde auch beobachtet, wenn die Zuckerlösung Sauerstoff und Kohlensäure<sup>2)</sup> nicht enthielt. Zur Ausführung dieser Versuche brachte ich einzelne, in einem Tröpfchen reiner Zuckerlösung liegende Vacuolen in den ein wenig erweiterten Raum eines Glasröhrchens, durch welches nun einige Stunden lang ein Strom von reinem, namentlich von Sauerstoff und Kohlensäure freiem Wasserstoffgas geleitet wurde. In

1) Archiv f. Anatomie und Physiologie 1867, p. 129. — Auf die möglicherweise analoge Entstehung der Plasmamembran (des Primordialschlauches) habe ich bereits bei früherer Gelegenheit hingewiesen in »Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 134, Anmerkung«.

2) In gewissen Lösungen von Proteinstoffen erzeugt Kohlensäure einen Niederschlag. Siehe z. B. Heynsius, Pflüger's Archiv 1874, Bd. IX, p. 544. — An eine Wirkung des Sauerstoffes könnte man aus nahe liegenden Gründen denken.

einem zweiten etwas erweiterten Raume befand sich ein klein wenig Wasser, welches durch Neigung der Glasröhre zur Zuckerlösung gebracht werden konnte. Die mikroskopische Beobachtung ergab das schon namhaft gemachte Resultat.

Wahrscheinlich ist der Membranbildner, wie noch gezeigt werden soll, ein Proteinstoff, welcher Art das lösende Vehikel ist, kann ich aber nicht sagen. Nur das kann man auf Grund noch mitzutheilender Thatsachen behaupten, dass weder Membranbildner, noch lösendes Vehikel in erheblicher Menge durch die Plasmamembran diosmiren.

Obige Darlegungen zeigen, wie die Entstehung der Plasmamembran durch Berührung mit reinem Wasser sehr wohl möglich ist; ob unsere bezüglichen Schlussfolgerungen richtig sind, kann aber, wie ich darthat, erst nach Erledigung bestimmter anderer Fragen beurtheilt werden. Ganz allgemein wird man wohl sagen dürfen, dass die Plasmamembran entsteht, resp. wächst, wenn die Lösung des Membranbildners an der Oberfläche einer Protoplasma-masse zersetzt wird.

---

Die Art und Weise der Entstehung der Plasmamembran ist von keiner wesentlichen Bedeutung für folgende Untersuchungen und Folgerungen, durch welche gezeigt werden soll, in wie weit Gründe dafür vorliegen, dass die diosmotisch massgebende Schicht den Aggregatzustand einer Membran besitzt.

Schnitte aus rother Rübe unter Deckglas in 20procentige Zuckerlösung gebracht, deren Concentration fortwährend constant erhalten wurde, zeigten nach 4 bis 5 Tagen noch ziemlich viele Zellen, in welchen das contrahirte Protoplasma, den anscheinend ebenso intensiv, wie zu Beginn des Versuches gefärbten Zellsaft umschloss. Bei ganz allmäliger Verdünnung der Zuckerlösung ergab sich aber jetzt eine partielle oder totale Vernichtung der Fähigkeit des Protoplasmas sich wieder auszudehnen und der Zellwand anzulegen. In manchen Zellen trat bei Verdünnung der Zuckerlösung der Farbstoff schnell aus der Protoplasma-hülle in die umgebende Flüssigkeit über, noch ehe der contrahirte Körper merklich an Volumen zugenommen hatte, in anderen Zellen geschah jener Austritt nach zuvoriger geringerer oder erheblicherer Vergrößerung des Protoplasma-körpers. Dieses Verhalten, welches in ganz analoger Weise auch an anderen Objecten beobachtet wurde, ist dadurch bedingt, dass das Wachsthumsmaterial für die Plasmamembran fehlt oder nur in geringer Menge vorhanden ist und demgemäss diese, die diosmotischen Eigenschaften bedingende Plasmamembran durch den

steigenden osmotischen Druck des Inhaltes sogleich oder nach gewissem Flächenwachsthum zersprengt wird.

Ganz analoge Erscheinungen wurden beobachtet am Inhalt der Blumenblattzellen von *Pulmonaria officinalis*, welcher mit 14procentiger Zuckerlösung contrahirt war und ferner an Vacuolen, welche sich aus Protoplasma von *Vaucheria* oder *Aethalium* in 3 oder 6procentiger Zuckerlösung gebildet hatten, die mit in Wasser löslichem Anilinblau gefärbt war. Der Eintritt dieses Farbstoffes in das ungefärbte Protoplasma und in die zuvor ungefärbte Vacuolenflüssigkeit zeigte hier die Zersprengung der Plasmamembran an.

Schneller ist die Ausdehnungsfähigkeit der Plasmamembran und damit des ganzen umschlossenen Protoplasma durch Salzsäure zu vernichten, welche ich in solcher Verdünnung anwandte, dass auf 15 bis 35 Cub.-Ctm. des zu benutzenden Mediums 1 Tropfen käufliche Salzsäure kam. Bringt man so angesäuertes Wasser in Berührung mit Zellen der rothen Rübe, der Blumenblätter von *Pulmonaria* oder anderer geeigneter Objecte, so zeigt die oft fast augenblickliche Röthung des Zellsaftes das sofortige Eindringen der Säure, welche, wie die mehr oder minder vollständige Rückkehr des ursprünglichen Farbtones beim Auswaschen mit Wasser ergibt, auf diosmotischem Wege auch wieder aus der Zelle entfernt werden kann.

Wurde der Zellinhalt an Schnitten aus rother Rübe zunächst mit 20procentiger Zuckerlösung contrahirt, dann diese unter Deckglas durch gleich concentrirte, aber Salzsäure in angegebenen Verhältniss enthaltende Lösung verdrängt, so war gewöhnlich schon nach 2 bis 5 Stunden die Ausdehnungsfähigkeit des Protoplasmas theilweise oder total vernichtet<sup>1</sup>. Bei Zutritt verdünnterer Zuckerlösung wurde der gefärbte Zellsaft aus schon angegebenen Gründen schnell entfernt, während, wenn die Concentration der umgebenden Zuckerlösung sorgfältig constant erhalten wird, Zellen Tage lang nichts von ihrem Farbstoff abzugeben scheinen. Namentlich dann, wenn die salzsäurehaltige Zuckerlösung nach mehrstündiger Einwirkung durch eine gleich concentrirte Zuckerlösung ersetzt wird, kann man wohl noch nach 5 oder 6 Tagen Zellen mit Zellsaft von unveränderter Färbung finden. Endlich freilich sind alle Zellen entfärbt, aber nicht etwa ganz allmähig, sondern immer

---

1. Die Vernichtung des Membranbildungsmaterials kann bei rothen Rüben dadurch beschleunigt werden, dass einzelne Zellen in Schnitten absterben und nun die in die Aussenflüssigkeit tretende Säure des Zellinhaltes wirkt. Uebrigens zeigt das Verhalten einer isolirten Vacuole, dass auch ohne äusseren Zutritt von Säure die Lösung des Membranbildners mit der Zeit zerstört wird.

ziemlich schnell geht die Entfärbung der Zellen vor sich, also sicher erst dann, wenn die Plasmamembran zerriss oder eine ihre osmotischen Eigenschaften modificirende Veränderung erfuhr. und Zersetzung des wahrscheinlich eiweissartigen Membranmaterials ist ja nach Vernichtung des Lebens endlich zu erwarten. Uebrigens führt Behandlung mit salzsäurehaltigem Wasser zu gleichem Resultate, indem sich die Zellen nach mehrstündiger Einwirkung nicht mehr durch Zuckerlösung contrahiren lassen und der Farbstoff bei einem solchen Versuche aus ihnen hervortritt.

Analoge Resultate wurden durch Behandlung mit Salzsäure von angegebener Verdünnung in Blumenblattzellen von *Pulmonaria officinalis* und *Anchusa officinalis* (in 14procentiger Zuckerlösung), sowie mit Vacuolen aus Protoplasma von *Vaucheria*, *Aethalium* und Wurzelhaaren von *Hydrocharis* (in 2 bis 6procentiger Zuckerlösung) erhalten, welche letzteren, wie schon mitgetheilt ist, in mit Anilinblau oder auch mit Cochenille gefärbter Zuckerlösung beobachtet wurden. Auch war der Erfolg mit rother Rülbe und mit Vacuolen aus *Vaucheria*-Protoplasma ein ähnlicher, als an Stelle der Salzsäure Essigsäure oder Schwefelsäure in ungefähr gleicher Verdünnung zur Anwendung kamen.

Bildet das Protoplasma genügend mächtige Schichten und ist es ausserdem zur Beobachtung geeignet, wie an jüngeren Wurzelhaaren von *Hydrocharis* und an grösseren aus *Vaucheria* ausgetretenen Protoplasmanmassen, so kann man die durch eingedrungene Salzsäure bewirkten, sichtbaren Veränderungen im Protoplasma verfolgen, welche sich an in Zuckerlösung liegenden und an nicht contrahirten Objecten in gleicher Weise abspielen. Die Strömungen im Protoplasma von *Hydrocharis*-Haaren werden bald nach Zugabe des salzsäurehaltigen Wassers sistirt und oft sieht man schon ein wenig später das Protoplasma sich allmählig trüben und in kürzerer Zeit, oder auch erst nach 1 Stunde, ist das Protoplasma in eine ähnliche trübe und granulirte Masse verwandelt, wie sie für getödtetes Protoplasma bekannt ist. Dessenungeachtet dringen Farbstoffe wie Anilinblau, Cochenille und Hämatoxylin so wenig wie zuvor in das lebende Protoplasma ein und es ist ja auch schon berichtet, dass gefärbter Zellsaft in mit Salzsäure behandelten Zellen zurückgehalten wird, an denen gleichfalls der granulirte Zustand des farblos bleibenden Protoplasmas constatirt werden kann. Natürlich muss die umgebende Flüssigkeit durchaus auf gleicher Concentration gehalten werden, denn mit Zerreißen der Plasmamembran stellt den Farbstoffen Eintritt und Austritt offen und nun speichert auch das bis

dahin farblose Protoplasma die Farbstoffe in gleicher Weise, wie todttes Protoplasma in sich auf.

Die mitgetheilten Thatsachen können keinen Zweifel darüber lassen, dass die allseitige peripherische, hautartig erscheinende Umhüllung des nach Aussehen und Verhalten todtten Protoplasma, den Farbstoffen den Eintritt verwehrt. Dieses konnte ich denn auch durch directe Beobachtung in augenfälligster Weise verfolgen. Wird durch Verdünnung der umgebenden Lösung der osmotische Druck in einem contrahirten Protoplasmakörper, dessen Ausdehnungsfähigkeit vernichtet ist, gesteigert, so reißt die Plasmamembran zuweilen an nur einer Stelle ein. Dem entsprechend sieht man an einem Punkte den gefärbten Zellsaft z. B. aus einer Zelle der rothen Rübe hervordringen und sich in der umgebenden Zuckerlösung verbreiten. Weniger gut ist an diesem Objecte der Eintritt von Farbstoff in das Protoplasma zu verfolgen, was mir indess einigemal sehr schön an jungen Wurzelhaaren von Hydrocharis gelang, deren Protoplasmakörper mit Zuckerlösung contrahirt und durch Salzsäure seiner Expansionsfähigkeit beraubt war. Hier drang dann von der durch osmotischen Druck erzeugten Rissstelle aus der Farbstoff nicht nur in den Zellsaft, sondern verbreitete sich auch von jener Rissstelle aus allmählig in dem zwischen den Plasmamembranen eingeschlossenen todtten Protoplasma. In einem Falle war dieses fast schon ganz gefärbt, ehe Farbstoff in den Zellsaft trat, offenbar, weil zunächst nur in der äusseren Plasmamembran ein Riss entstanden war, welcher freilich hier, wie überhaupt in den meisten Fällen, nicht direct sichtbar war, dessen Existenz aber nach dem schon Gesagten keiner besonderen Beweisführung bedarf. Es ist in der Natur der Sache begründet, dass solche Experimente, selbst bei Anwendung aller Vorsicht, doch nur vereinzelt ein günstiges Resultat ergeben können.

Die mitgetheilten Beobachtungen liefern zunächst den exacten Beweis, dass die peripherische, membranartig erscheinende Schicht, welche das getödtete (coagulirte) Protoplasma umkleidet, diosmotische Eigenschaften wie das lebende Protoplasma zeigt, während in dem umschlossenen coagulirten Protoplasma die Farbstoffe sich leicht verbreiten. Dass diese peripherische Schicht eine zweifellose Membran ist, d. h. die Cohäsion eines festen Körpers besitzt, zeigt eben ihr Zerreißen bei Steigerung des osmotischen Druckes. Da dieses Zerreißen eintreten kann, ehe der Protoplasmakörper an Grösse merklich gewann, so ist damit die jedenfalls nur sehr geringe Dehnbarkeit dieser Plasmamembran dargethan, denn wirkliche Flächenzunahme der Membran ist offenbar eine Folge davon, dass die allmählige Vernichtung des Membran-

bildungsmaterials noch nicht vollendet und eben deshalb gewisses Wachstum der Membran möglich war. Näheres über Dehnbarkeit und Elasticität dieser Plasmamembran vermag ich aus meinen Beobachtungen nicht zu folgern, doch genügt ja das Obige, um einen anderen, als festen Aggregatzustand auszuschliessen.

Lebendes Protoplasma ist ohne Bildungsmaterial für Plasmamembran undenkbar und da Entfernung oder Unschädlichmachen dieses ohne Vernichtung des lebenden Zustandes bisher unmöglich war und vielleicht überhaupt unmöglich ist, so konnte die Cohäsion der noch mit lebensfähigem Protoplasma verbundenen peripherischen Schicht nicht bestimmt und auf diesem Wege nicht entschieden werden, ob die isolirt gedachte Plasmamembran eine zweifellose, feste Membran ist. Zieht man nun die diosmotischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmakörpers in Betracht, so kann zunächst darüber kein Zweifel sein, dass schon die peripherische Schicht diejenigen Stoffe nicht passiren lässt, welche unfähig sind in lebendes Protoplasma einzudringen. Bei Farbstoffen ist dieses unmittelbar zu sehen, für andere Körper ist es als eine Nothwendigkeit zu folgern. Denn wenn ein gelöster Körper in die inneren strömenden Partien eines Protoplasmakörpers gelangt, dann muss er auch in diesem vertheilt werden, so gut oder vielmehr weit eher als feste Körper, welche mechanisch durcheinander geworfen werden; natürlich sind hier solche Fälle ausser Acht zu lassen, wo durch Bindung an bestimmte Theile des Protoplasmas ein neues Vertheilungsmoment hinzutritt. Ausserdem ist ja in lebensthätigen Zellen das Protoplasma, mag nun sein Aggregatzustand und seine Structur sein welche auch immer, jedenfalls kein wirklich fester, vielmehr ein wasserreicher und verhältnissmässig an fester Substanz armer Körper und für einen solchen ist es in der That undenkbar, dass ein leicht diosmirender und sonst indifferenten Körper sich nicht verbreiten sollte. In sehr schleimigen und in gelatinösen Körpern diffundiren und diosmiren erfahrungsgemäss Krystalloide mit grösster Leichtigkeit<sup>1)</sup> und um die Diosmose dieser zu verhindern, müssen ja nothwendig alle mit Wasser erfüllten Räume zwischen den constituirenden Theilchen eines Körpers von entsprechend geringer Weite sein Vgl. p. 121.

---

1 Vgl. Graham, Annal. d. Chem. u. Pharmacie 1862, Bd. 121, p. 30. Ganz richtig dürfte Graham's Angabe nicht sein, nach welcher die Diffusibilität durch Einfluss der Colloide gar nicht vermindert wird. Denn nach Marignac wird in Lösungsgemischen die Diffusionsschnelligkeit jedes einzelnen Körpers vermindert, doch ist diese Verminderung nur eine geringe für den diffusibelsten Körper. Marignac, Annal. d. Chim. et de Physique 1874, V ser., Bd. II, p. 561.

Die factisch beobachteten diosmotischen Eigenschaften <sup>1)</sup> des lebenden Protoplasmas sind aber thatsächlich nur solche, welche auch gewisse von Traube's Niederschlagsmembranen darbieten, mit deren Kenntniss somit jene Eigenschaften unbedingt nicht mehr als ausschliessliche Eigenthümlichkeit des lebenden Organismus angesprochen werden konnten. Von vornherein lag es jetzt nahe, in der peripherischen Schicht, welche ja thatsächlich über Aufnahme oder Nichtaufnahme eines Stoffes entscheidet, eine Membran zu vermuthen, die natürlich ohne Beeinträchtigung des qualitativen diosmotischen Verhaltens, so gut wie eine Niederschlagsmembran, sogar von minimaler Dicke sein könnte. Zu Gunsten einer Membran spricht auch der schon erwähnte Umstand, dass durch schleimige und gelatinöse Massen krystalloide Stoffe leicht diosmiren, welche die peripherische Schicht des Protoplasmas nicht zu durchdringen vermögen. Da ferner die peripherische Schicht aus einem an sich (in wasserfreiem Zustand festen Körper gebildet wird und die mit Rücksicht auf die diosmotischen Eigenschaften nothwendig engen Interstitien eine dichte Lagerung der die peripherische Schicht constituirenden Theilchen (Tagmen) fordern, so wird auch aus diesem Gesichtspunkt der feste Aggregatzustand für diese diosmotisch bestimmende Schicht wenigstens wahrscheinlich. Weiter ist in vorhin erörterter Weise getödtetes Protoplasma von einer zweifellosen Membran umkleidet, welche in ihren diosmotischen Eigenschaften mit der peripherischen Umhüllung des lebenden Protoplasma übereinstimmt. Auf Grund dieser gesammten Erwägungen ist es aber im höchsten Grade wahrscheinlich, dass auch schon der lebende Protoplasmakörper allseitig, gegen Zellhaut und Zellsaft hin, von einer wirklichen, im nicht wachstumsfähigen Zustand widerstandsfähigen Membran umgeben ist, über deren vielleicht nur geringe Dicke und unbestimmte Abgrenzung gegen das Hyaloplasma schon das Nöthige gesagt wurde.

Zur Beurtheilung der diosmotischen Vorgänge in lebenden Zellen ist es übrigens gleichgültig, ob die peripherische Umkleidung des Protoplasmas als resistente Membran oder als zähflüssige Schleimschicht betrachtet wird, jedenfalls folgt ja diese Umhüllung vermöge ihrer Wachstumsfähigkeit einer mechanischen Dehnung wie ein zähflüssiger Körper. Darüber kann aber bei gesunder Erwägung der Thatsachen kein Zweifel sein, dass die bekannten diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas

<sup>1)</sup> Hierzu gehört auch die ansehnliche Druckhöhe, welche in Pflanzenzellen trotz geringer Concentration der wirkenden Lösung zu Stande kommt. Auch in dieser Hinsicht wirkt die Plasmamembran analog wie eine Niederschlagsmembran mit engen Interstitien. Mehr darüber bringen spätere Kapitel.

durch die peripherische Schicht bestimmt werden. Gleiches Aussehen, gleiche Entstehung, sowie Uebereinstimmung in diosmotischen und anderweitigen Eigenschaften lässt kaum Zweifel darüber zu, dass die hyaline membranartige Schicht um lebensfähige Protoplasmakörper und zu Lebensäusserungen unfähige Vacuolen, wie sie in Wasser tretendes Protoplasma bilden kann, ihrem physikalischen Aufbau nach gleichwerthig ist<sup>1</sup>. Für solche Gleichwerthigkeit, auch derjenigen Plasmamembran welche coagulirtes und zur Vermittelung des Wachstums unfähiges Protoplasma umschliesst, sprechen noch andere diosmotische Eigenschaften, welche in Folgendem dargelegt werden sollen. Freilich vermag eine Anzahl übereinstimmender diosmotischer Beobachtungen physikalische und chemische Identität zweier Membranen nicht zu zweifelloser Gewissheit zu erheben und unmöglich ist es ja in unserem Falle nicht, dass eben dieselben Ursachen, welche in dem umschlossenen Protoplasma Zersetzungen bewirken, auch an der Membran nicht spurlos vorübergehen, ohne doch solche Structuränderungen herbeizuführen, welche eine auffallende Aenderung der diosmotischen Eigenschaften mit sich bringen. Zu endgültiger Entscheidung über Zweifel dieser Art fehlen thatsächliche Anhaltspunkte.

Das Verhalten gegen verdünnte Säuren und Alkalien, sowie gegen Quecksilberchlorid und Jod, wurde ganz übereinstimmend gefunden, sowohl für die Plasmamembran, welche lebendes, als die, welche todttes Protoplasma umkleidet. Es wurde schon bei anderer Gelegenheit (p. 135) mitgetheilt, wie Aenderung der Färbung in gefärbten Zellsäften das rapide Eindringen selbst äusserst verdünnter Salzsäure — und gleiches gilt für Essigsäure und Schwefelsäure — anzeigt, wie weiter die Säure wieder diosmotisch entfernt und der alte Farbenton restaurirt werden kann. Analoges gilt nun auch für Ammoniak, das ich in sehr grosser Verdünnung (1 Tropfen Liqu. Amm. caust. auf 15 bis 30 Cub.-Ctm. Flüssigkeit) auf Pflanzenzellen einwirken liess. Röthlicher Zellsaft in Blumenblättern von Pulmonaria und Staubfadenhaaren von Tradescantia<sup>2</sup>) bläut sich sogleich, um mit weiterem Zutritt von

1) Diejenigen, welche annehmen wollen, dass die Plasmamembran zwar um Vacuolen sich bilde, um lebendes Protoplasma aber nicht bestehe, müssen das in diosmotischer und anderer Hinsicht identische Verhalten, d. h. ein Factum, erklären, ehe solche Annahme Berechtigung hat, welche auch nicht einmal in den optischen Wahrnehmungen eine Stütze findet. Es kommt bei diesen Fragen über physikalische Constitution der oberflächlichen Protoplasmabegrenzung natürlich gar nicht darauf an, welche besonderen Functionen während der Lebensthätigkeit in der Plasmamembran und vermittelst dieser ausgeführt werden.

2) Säuren und Ammoniak dringen nur äusserst langsam durch die Cuticular-

Ammoniak allmählig grünliche und grauliche Färbung anzunehmen<sup>1)</sup>. Doch kehrt auch hier, wenn das Ammoniak nicht zu lange einwirkte, die blaue Färbung bei Auswaschen mit Wasser langsam zurück. Dabei wurde das Protoplasma während dieses diosmotischen Austausches nicht getötet, denn die Protoplasmaströmungen in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia*, welche die Einwirkung des Ammoniaks aufgehoben hatten, werden mit Entfernung dieses allmählig wieder in normaler Weise hergestellt<sup>2</sup>. Ganz ähnlich wie Ammoniak wirken auch verdünnte Lösungen von Kali und Kalicarbonat.

Wenn verdünnte Säuren und Alkalien die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran nicht ändern, so geschieht dieses doch in auffallender Weise durch Jod und Quecksilberchlorid. Ganz verdünnte Lösungen beider (ich wandte Sublimatlösung von  $\frac{1}{5}$  und  $\frac{1}{2}$  Procent Gehalt und durch Jod schwach gefärbtes Wasser an) dringen schnell in Protoplasma und Zellsaft, wie die Färbung von Proteinstoffen und eventuell von Stärkekörnern durch Jod und die sehr entschiedene Farbenänderung anzeigt, welche Sublimat in gefärbten Zellsäften hervorruft. Bald beginnt dann eine nur allmähliche diosmotische Entfernung des Farbstoffes, und eben dieses beweist, dass es sich hier nur um moleculare Aenderungen in der Plasmamembran, nicht um Zerreißung dieser handelt. Die zur Entfärbung nöthige Zeit kann auf Stunden ausgedehnt werden, wenn man die genannten Reagentien nach kurzer Einwirkung auswäscht und in diesem Falle ist es auch klar, dass der Farbstoff nicht durch Zerstörung, sondern durch Diosmose verschwindet. Ob nun Jod und Sublimat schon durch die normale Plasmamembran diosmotiren oder erst eindringen, nachdem sie moleculare Veränderungen in dieser hervorriefen, kann ich zur Zeit nicht entscheiden<sup>3)</sup>.

schicht der Staubfadenhaare von *Tradescantia*, wohl aber schnell durch die die Zellen trennende Querwand. Infolge dessen verbreiten sich diese Stoffe von einer durchschnittenen Zelle aus und die Reaction ist in den aneinandergereihten Zellen in entsprechend verschiedener Intensität zu finden.

1) Diese Wirkung von Ammoniak wurde schon von de Vries beobachtet. De Vries, *Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges* p. 5 des Separatabdruckes und *Sur la mort des cellules végétales* p. 36 d. Separatabdruckes. Beide Arbeiten finden sich in *Archives Néerlandaises* 1871, Bd. VI.

2) Vgl. auch Hofmeister, *Pflanzenzelle* p. 53, wo gleiches für Kalilösung mitgetheilt wird.

3) Auf das Protoplasma können Stoffe natürlich nur dann wirken, wenn sie die Plasmamembran zu durchdringen vermögen. Ob sich der Indifferentismus gegen entschiedene Gifte, wie gegen Veratrin so erklärt, oder ob diese Körper für das Protoplasma nicht schädlich sind, muss durch das Experiment entschieden werden. Kühne Untersuchungen über das Protoplasma 1864, p. 100 fand das Protoplasma in Staubfadenhaaren von *Tradescantia* noch in strömender Bewegung, nachdem das

Aus schon mitgetheilten Thatsachen lässt sich ganz allgemein ableiten, dass im Protoplasma und Zellsaft enthaltene Stoffe auch durch die coagulirte Protoplasma umkleidende Membran nicht in erheblicher Weise diosmiren. Denn eine Verminderung oder Vermehrung osmotisch wirkender Stoffe innerhalb des Protoplasmas oder Zellsaftes müsste auch eine veränderte osmotische Druckwirkung, im negativen oder positiven Sinne, zur Folge haben und hierdurch würde die nicht mehr wachstumsfähige und einer Widerlage nicht angepresste Plasmamembran zersprengt werden, was erfahrungsgemäss nicht zutrifft. Thatsächlich reicht aber zu solcher Zersprengung, sobald die Wachstumsfähigkeit total vernichtet ist, der durch geringe Concentrationsdifferenz bewirkte osmotische Ueberdruck aus, indem die Plasmamembran der Zellen in rother Rübe schon zerriss, wenn die zur Contraction angewandte Zuckerlösung durch eine andere,  $\frac{1}{4}$  Procent Zucker weniger enthaltende verdrängt wurde. Das soeben Gesagte ist zur Beurtheilung solcher Versuche wohl ins Auge zu fassen, in welchen die Bedingungen zur Wachstumsfähigkeit der Plasmamembran aufgehoben werden. Denn durch Coagulation von Proteinstoffen und ebenso durch andere chemische Processe, wird der osmotische Druck des Zellinhaltes variiren und Zersprengung der Plasmamembran herbeiführen können, wenn diese Druckschwankungen eintreten, nachdem die Plasmamembran nicht mehr wachstumsfähig ist. In dieser Hinsicht sind natürlich specifische Verschiedenheiten an ungleichen Objecten möglich und es ist auch nicht undenkbar, dass derartige Druckverhältnisse bei der endlichen Entfärbung der von mir zu Experimenten benutzten Objecte eine Rolle mit spielten.

---

Die einmal ausgeschiedene Plasmamembran ist gegen Reagentien auffallend widerstandsfähig. Mässig verdünnte Säuren und Alkalien lassen bei längerem Stehen in gewöhnlicher Temperatur, wie auch beim Kochen, die allerdings zuweilen in Stücke gerissene Plasmamembran ungelöst zurück: so fand ich es wenigstens für Staubfadenhaare

---

Object während 17 Stunden in wässriger Veratrinlösung gelegen hatte. Dagegen sollen nach demselben Autor (l. c., p. 86) Myxomyceten in wässriger Veratrinlösung absterben. — An mikroskopischen Schnitten aus rothen Rüben, welche in eine gesättigte ungefähr 5procentige Lösung von Morphiunacetat gelegt waren, fand ich noch nach 10 Tagen einzelne Zellen mit normal gefärbtem Zellsaft erhalten. Näheren Aufschluss über die Art und Weise der Wirkung dieses und anderer Gifte zu bekommen, habe ich nicht versucht.

von *Tradescantia*. Wurzelhaare von *Hydrocharis* und auch für die eben erst aus *Vaucheria*-Protoplasma gebildeten Vacuolen. In allen diesen Fällen waren übrigens auch gewisse Partien des übrigen Protoplasma-körpers ungelöst geblieben, wie namentlich nach Färbung mit Jod zu übersehen war. Trotz dieser Resistenz gegen die genannten und auch andere Reagentien vermag das Protoplasma die Plasmamembran zu lösen oder wenigstens in einen erweichten Zustand überzuführen, der eine Vertheilung der Substanz im Protoplasma ermöglicht. Es geht dieses aus dem Verschmelzen von Plasmodien, Schwärmosporen und anderen Objecten hervor und thatsächlich war ich nicht im Stande in der Masse, welche durch Vereinigung ganz winziger Plasmodien von *Aethalium* gebildet worden war<sup>1)</sup>, weder direct, noch nach Behandlung mit Kali und Säure eine Spur von Membranstücken zu entdecken. Uebrigens habe ich auch an zwei Vacuolen, welche sich aus Protoplasma der Wurzelhaare von *Hydrocharis* in 3procentiger Zuckerlösung gebildet hatten, eine Verschmelzung der nur dünnen Protoplasmaschicht verfolgen können. Es geht hieraus hervor, dass die Auflösung der Plasmamembran nicht unmittelbar von der Lebensthätigkeit des Organismus abhängt, sondern, wie ja auch nicht anders zu erwarten, durch die Existenz eines specifischen Lösungsmediums bedingt ist.

Vermag aber das Protoplasma die Substanz der Membran zu lösen<sup>2)</sup>, so wird diese nothwendig nur eine bestimmte Dicke erreichen können, welche aus dem Widerstreit der Auflösung von Innen her und der Neubildung durch Fällung bei Contact mit Wasser resultirt (vgl. p. 124). Die Beachtung dieses Vorganges ist unerlässlich, wenn es sich um Deutung der bekannten Erscheinungen handelt, welche bei Contraction von Protoplasmakörpern durch wasserentziehende Mittel beobachtet werden. Contrahirte Protoplasmakörper zeigen bekanntlich, auch wenn die Volumabnahme sehr ansehnlich war, doch keine gefaltete Oberfläche und dieser Umstand würde ein schlagender Beweis gegen die Existenz einer resistenten und nur wenig elastisch gedehnten Membran sein, wenn nicht dasselbe Phänomen, in Folge der auflösenden Wirkung

1) Es wurden diese Plasmodien zuvor einmal in Wasser getaucht, um die Existenz der Plasmamembran ausser Zweifel zu setzen. An contractilen Vacuolen kann die Plasmamembran unter den obwaltenden Umständen vorhanden sein, auch wenn jene vorübergehend vollkommen verschwinden. — Vgl. Strasburger, Studien über Protoplasma p. 37.

2) Ich spreche hier der Kürze halber von »lösen«, obgleich einfache Auflockerung und Vertheilung der Membrantheilchen möglich ist. Hierüber ist übrigens an einer früheren Stelle gesprochen worden.

des Protoplasmas, bei Vorhandensein einer dünnen Niederschlagsmembran herbeigeführt werden könnte<sup>1</sup>.

Eine minimale elastische Spannung ist für eine Niederschlagsmembran, auch bei Gegenwart der Membranogene, zuzugeben und die dann mit nachlassender dehnender Kraft unausbleibliche minimale Verdickung der Membran wird in unserem Falle durch die auflösende oder auflockernde Wirkung des Protoplasmas ausgeglichen, welche, *ceteris paribus*, die Membran auf die anfängliche Dicke reduciren muss. Mit partieller oder totaler Auflösung einzelner Membrantheilchen (Tagmen) ändern sich die Resultanten der die relative Lagerung der Tagmen bestimmenden Molecularkräfte und mit dem Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage ist auch in fester Membran natürlich eine Verschiebung der Tagmen möglich. Bei Continuität dieser Vorgänge kann dann aber eine beliebige Flächenabnahme der auf gleicher, geringer Dicke verharrenden Membran zu Stande kommen.

Ich muss dahin gestellt sein lassen, ob die unregelmässige Gestaltung der Oberfläche, welche Protoplasmakörper, während sie sich contrahiren, nicht selten zeigen, in Beziehung zu dem fraglichen Auflösungs Vorgang steht, da dieser Erscheinung ebensowohl andere Ursachen zu Grunde liegen können. Jedenfalls fordert aber, eine an sich resistente Membran zugegeben, die verhältnissmässig schnelle Abrundung der Oberfläche eine verhältnissmässig schnelle Abwicklung des soeben seinem Principe nach entwickelten Vorganges. Indess vermag dieses Postulat kein Bedenken zu erwecken, da schliesslich die Entfernung constituirender Tagmen ebenso schnell möglich sein kann, als der umgekehrte Vorgang, die Einschiebung neuer Tagmen bei dem eventuell ja sehr rapidem Flächenwachsthum der Membran<sup>2</sup>. Eine Reihe von Fragen, welche sich an dieses hier behandelte Thema knüpfen, übergehe ich, da es mir wesentlich nur darum zu thun war, zu demonstrieren, dass die Contractionserscheinungen am Protoplasma nicht ohne weiteres als Argument gegen das Vorhandensein einer an sich widerstandsfähigen Membran zu Felde geführt werden können.

1) Nach Vernichtung der Wachsthumfähigkeit wurde die Plasmamembran bei versuchter Contraction zu leicht zersprengt und so konnte nicht verfolgt werden, wie sich die Faltung in diesem Falle gestalten würde. — Eine künstliche Niederschlagsmembran wird natürlich Falten bilden, wenn nicht analoge Vorgänge wie die hier in Betracht gezogenen im Spiele sind.

2) Gleich schnelles Flächenwachsthum durch Intussusception nicht durch Eruption ist übrigens an anorganischen Zellen aus gerbsaurem Leim möglich.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Plasmamembran kann ich zwar kein endgültiges Urtheil fällen. doch spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, dass, wie auch schon Mohl<sup>1)</sup> für den Primordialschlauch annahm, Proteinstoffe mindestens am Aufbau der Plasmamembran Theil nehmen, falls diese nicht ganz aus diesen Körpern besteht. Eine gelbbraune Färbung mit Jod glaube ich, soweit an dünnen Objecten überhaupt ein Urtheil möglich ist, in dem ganzen hyalinen Saum und auch da noch wahrnehmen zu können, wo dieser eine so geringe Dicke besitzt, dass er wohl nur Plasmamembran sein dürfte. Gleiche Reaction gibt auch Chlorzinkjod, sowohl bei directer Anwendung, wie auch nach zuvoriger Behandlung der Objecte mit Kali und Säure. Auch Anilinblau scheint aufgespeichert zu werden, dagegen bin ich nicht im Stande zu sagen, ob mit Millon's Reagens und mit Salpetersäure die für eiweissartige Stoffe bekannte Reaction eintritt.

Wie die vorgenannten Reactionen spricht auch das früher (p. 141) mitgetheilte Verhalten der Plasmamembran gegen Quecksilberchlorid, welches auf eine chemische Verbindung des Quecksilbers mit einem Membranbestandtheil entschieden hinweist, für Anwesenheit eiweissartiger Körper. Wenigstens ist es Thatsache, dass diese mit Sublimat chemische Verbindungen eingehen, während gleiches für Kohlehydrate und Pectinstoffe, welche man ausserdem zunächst als Constituanten der Membran vermuthen könnte, nicht bekannt ist.

Die Unlöslichkeit der Plasmamembran in mässig verdünntem Kali stimmt allerdings nicht mit dem Verhalten derjenigen Proteinstoffe, welche bis dahin aus vegetabilischen Organismen dargestellt wurden. Allein sich ähnlich verhaltende, scheinbar eiweissartige Stoffe, wie Chitin, Elastin u. a. sind aus dem Thierreiche längst bekannt, und aus Pflanzen konnten diese Körper bei der bisher üblichen Darstellung der Proteinstoffe überhaupt nicht erhalten werden. Thatsächlich scheint aber Protoplasma sehr gewöhnlich, wenn nicht immer, bei Behandlung mit mässig concentrirten Alkalien und Säuren, auch noch ausser der Plasmamembran unlösliche Stoffe zurückzulassen, welche die gewöhnlichen Reactionen von Proteinstoffen zeigen<sup>2)</sup>. Ehe aber diese unlöslichen Stoffe chemisch untersucht worden sind, kann man keine sicheren

1) Bot. Zeitung 1844, p. 305 u. 1855, p. 694.

2) Solche Proteinstoffe könnten im lebenden Protoplasma eventuell gelöst sein und erst mit der Tödtung ausgeschieden werden. Dann würde auch die Art und Weise der Behandlung lebender Zellen auf die Löslichkeit der Proteinstoffe Einfluss haben können. — Siehe auch de Vries, Sur la mort des cellules végétales p. 18 u. 31 des Separatabdruckes aus Archiv. Néerlandaises Bd. VI, 1871.

Schlussfolgerungen auf Grund des Verhaltens gegen die genannten Reagentien ziehen und so kann z. B. auch das Vorhandensein von Pektinstoffen nicht deshalb negirt werden, weil alle bis jetzt bekannten Körper dieser in chemischer Hinsicht noch so dunklen Gruppe durch Kali in lösliche Form übergeführt werden.

So lange die chemische Beschaffenheit der Plasmamembran und des Membranbildners nicht sicher gestellt sind, wird sich über das im Protoplasma vorhandene lösende Vehikel kaum Aufschluss erhalten lassen. Das Verhalten der Plasmamembran gegen Kali und andere Reagentien kann natürlich hinsichtlich der Existenz einer Lösung des Membranbildners und der lösenden Wirkung des Protoplasmas auf die Plasmahaut kein Bedenken erwecken<sup>1)</sup>. Die Frage nach den Mitteln, durch welche jene Lösung bewerkstelligt wird, muss offen bleiben, doch wird man, falls es sich um Proteinstoffe handelt, an Pepsin oder ähnlich wirkende Stoffe zunächst denken, da jenes ja thatsächlich unter bestimmten Bedingungen coagulierte Eiweissstoffe ziemlich schnell löst, welche durch verdünntes Kali kaum in Lösung gebracht werden.

Die Aufhebung der Bedingungen zur Bildung der Plasmamembran dürfte auf chemischer Zersetzung der Lösung des Membranbildners, ohne diosmotische Entfernung des lösenden oder des gelösten Stoffes, in dem Falle beruhen, wo ohne Aenderung der diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran die Wachstumsfähigkeit dieser vernichtet wird. Es spricht jedenfalls hierfür die schnelle Wirkung von Salzsäure im Vergleich zu der verhältnissmässig langen Zeitdauer, welche ohne Zuthun von Reagentien zur Erreichung des fraglichen Zustandes nothwendig ist und es liegt die Annahme nahe, dass unter den durch Salzsäure im Protoplasma ausgeschiedenen Stoffen auch der zuvor gelöste Membranbildner sich befindet. Anwesenheit von etwas Kali oder Ammoniak und ebenso das gleichzeitige Vorhandensein von Kochsalz in der umgebenden Flüssigkeit hebt weder die Wachstumsfähigkeit der Plasmamembran auf, noch wird dadurch die Bildung dieser verhindert, wie sich bei Zerdrücken von Protoplasmanmassen in einer Flüssigkeit ergibt, welche jene Körper gelöst enthält. Zu diesen Versuchen veranlasste mich die Thatsache, dass im Hühnereiweiss eine kleine Menge eines Proteinstoffes durch Salze gelöst erhalten wird und sich sowohl

1) Auch Zellhaut würde durch die genannten Reagentien nicht gelöst werden, während sie doch durch und in vegetabilischen Organismen gelöst wird. Solches kommt z. B. vor beim Eindringen von Pilzen, bei gewissen Keimungsprocessen und beim Uebergang von Sclerotien der Myxomyceten in bewegliche Plasmodien.

beim Verdünnen mit Wasser, als auch bei diosmotischer Entziehung der lösenden Salze mehr oder weniger vollständig ausscheidet<sup>1</sup>.

Nach den empirischen Erfahrungen wird eine Plasmamembran überall vorhanden sein, wo Protoplasma an eine andere wässrige Flüssigkeit stösst, aber wir können, wie früher gezeigt wurde, nicht behaupten, dass allein unter dieser Bedingung Plasmamembran gebildet wird. Dieses ist auch zu beachten, wenn wir uns die Frage vorlegen, ob innerhalb des Protoplasmakörpers vorkommende und selbst aus protoplasmatischer Masse bestehende Gebilde, wie z. B. Zellkern und Farbstoffkörper von einer Plasmamembran begrenzt sind, eine Frage, welche, wie aus Folgendem zu ersehen ist, in mehrfacher Hinsicht bedeutungsvoll ist.

Wird ein Zellkern oder ein Chlorophyllkorn isolirt in solche Zuckerlösung gebracht, welche eine eben bemerkliche Abhebung des Protoplasmakörpers von der Zellhaut zu bewirken vermochte, so ist Gestalt und Aussehen wesentlich dasselbe, wie es die im Protoplasma liegenden Gebilde darbieten. Bei Verdünnung der Zuckerlösung nimmt das Volumen dieser Gebilde zu und in reinem Wasser ist Desorganisation in bekannter Weise das endliche Resultat<sup>2</sup>. Das Vorhandensein der Plasmamembran folgt aus dem zu beobachtenden diosmotischen Verhalten und aus der soeben bezeichneten osmotischen Wirkung der Inhaltsstoffe; zugleich zeigt das so bewirkte Flächenwachsthum, dass verwendbares Bildungsmaterial für die Plasmamembran vorhanden ist. Ob die Plasmamembran schon innerhalb des Protoplasmas besteht, kann natür-

1. Vgl. Aronstein, Pflüger's Archiv 1873, Bd. VIII, p. 82. und Heyninus, ebenda 1874, Bd. IX, p. 528. — Saugt man etwas Hühnereiweiss in eine Glascapillare und taucht dann die Spitze dieser in Wasser, so bildet sich um den hervortretenden Tropfen scheinbar eine Membran, welche aber thatsächlich keine geschlossene Membran, sondern ein loses Aggregat von Stücken der Häute ist, welche das Eiweiss von Vogeleiern durchsetzen. So bilden sich auch beim Eintragen von Eiweisstropfen in Wasser Aggregate von Häutchen, welche Monoyer irrigerweise als eine das Eiweiss umgebende geschlossene Membran anzusehen scheint (Bullet. d. l. soc. chim. d. Paris 1866, p. 444). Enthäutetes Eiweiss zeigt denn auch diese Erscheinung nicht mehr, sondern es trübt sich einfach der in Wasser übertretende und sich darin diosmotisch vertheilende Tropfen, weil aus dem im Text angegebenen Grunde eine nur kleine Menge eines Eiweissstoffes ausgeschieden wird. — Das Enthäuten des Eiweisses ist schneller, als durch anhaltendes Zerschneiden mit der Scheere Kühne, Physiol. Chemie 1868, p. 352, durch kräftiges Zusammenschütteln mit kleinen Glasscherben zu erreichen.

2. Ueber die Veränderung der Chlorophyllkörner vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1867, p. 553.

lich aus diesen Beobachtungen nicht sicher entnommen werden und zur Zeit vermag ich diese Frage nicht zu beantworten. Wie hier besondere Schwierigkeiten entgegenstehen, wie namentlich auch aus der Beschränkung von an sich vielleicht in Wasser löslichen Farbstoffen auf gewisse Farbstoffkörper kein Schluss hinsichtlich der Plasmamembran gezogen werden kann, ist ja ohne weiteres ersichtlich.

Ein Bestehen der Plasmamembran würde aber nicht möglich sein, wenn im Zellkern, resp. Chlorophyllkorn und dem umgebenden Protoplasma Bildungsmaterial und Lösungsmedium für jene in ganz identischer Weise vorhanden wären und eben mit Rücksicht hierauf verdient die aufgeworfene Frage ganz besondere Beachtung. Allerdings sind ja jene differenzierte Gebilde sicher nicht qualitativ identisch und mit der Differenzierung selbst könnte möglicherweise die Ursache zur Abgrenzung durch eine besondere peripherische Umkleidung gegeben sein, wie dem aber auch sei, eine Reihe offener Fragen bietet sich jedenfalls hier dar, welche ich nicht speciell ausmalen will. Thatsächlich ist ja auch hinsichtlich der causalen Entstehung der Plasmamembran (resp. des Hyaloplasmas), wie ich schon früher darlegte, noch mancher dunkle Punkt zu erledigen und ich möchte deshalb nachdrücklich davor warnen, das Auftreten membranartiger Schichten bei Zellbildung und Zelltheilung voreilig causal erklären zu wollen. Auf unsere Erfahrungen gestützt können wir nur behaupten, dass Plasmamembran (vielleicht auch Hyaloplasma) dann entstehen muss, wenn durch irgend welche vitale Vorgänge eine Sonderung herbeigeführt wird, in Folge derer Protoplasmanmassen in eine andere wässrige Flüssigkeit eingebettet werden, welche nicht auflösend auf die Plasmamembran wirkt, aber wir können nicht sagen, dass eine Sonderung dieser Art zur Erzeugung einer Plasmamembran nothwendig ist.

Finden sich membranartige Schichten um in Zellsaft befindliche Körper, so darf man diese, gemäss unserer früheren Definition, nicht als Plasmamembran bezeichnen, auch wenn sie mit dieser in chemischer und physikalischer Hinsicht übereinstimmen sollten. Solches könnte sehr wohl dann möglich sein, wenn farblose Vacuolen im Zellsaft herumschwimmen<sup>1)</sup>. Eine zweifellose Niederschlagsmembran, über deren Entstehungsmodus freilich Untersuchungen erst noch Licht schaffen müssen, umkleidet die Gerbsäuretropfen, welche sich in den Gelenkzellen von *Mimosa pudica* besonders schön finden<sup>2)</sup>. Ob die Oelkörper

1) Siehe z. B. Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I, p. 9.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 12. — Nach Hildebrandt (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III, p. 61) finden sich im Zellsaft der Blüten von *Strelitzia*

der Lebermoose, Proteinkörner und andere Gebilde im Zellsaft der lebenden Zelle mit einer diosmotisch massgebenden Membran umkleidet sind, lasse ich dahin gestellt. In dem wässrigen Zellsaft sind begreiflicherweise Bedingungen für Bildung einer Niederschlagsmembran nicht in der Weise, wie im Protoplasma gegeben, ob dieses aber dann der Fall ist, wenn der Zellsaft reicher an Proteinstoffen wird, wie in reifen Samen, muss erst noch entschieden werden. Positiven Falles würden hier ähnliche Fragen aufzuwerfen sein, wie hinsichtlich der Abgrenzung von Gebilden, welche innerhalb des Protoplasmas liegen.

Es muss sich nothwendig die Frage aufdrängen, ob die in und um Protoplasma und ebenso die im Zellsaft sich findenden Niederschlagsmembranen physikalisch und chemisch identisch sind. Hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung fehlt jeder Anhaltspunkt für ein Urtheil und einen physikalischen Unterschied haben die bis dahin beobachteten diosmotischen Eigenschaften nicht zu Tage gefördert. Allein dieses will wenig sagen, da die Beobachtungen kleine Differenzen übersehen lassen mussten und weil ferner die diosmotische Ungleichwerthigkeit zwar durch ein einziges positives Resultat bewiesen, durch einige negative Resultate aber nicht ausser Frage gestellt wird. In der That muss man diosmotische Differenzen eher für wahrscheinlich, als für unwahrscheinlich halten, schon deshalb, weil unsere Membranen in verschiedenen Fällen an ungleich zusammengesetzte Medien stossen, welche die Eigenschaften möglicherweise schon dadurch modificiren könnten, dass sie Quellung oder Schrumpfung der Membran bewirken oder auch indem sie zur Entstehung einer in ihrem molecularen Aufbau abweichenden Membran Veranlassung geben. Es ist ja möglich, dass ein nicht in allen Fällen vorhandener Körper eine chemische Vereinigung mit dem Membranbildner eingeht und weiter ist zu berücksichtigen, dass Infiltration, d. h. Einschlebung fremdartiger Theilchen, wie Traube<sup>1)</sup> zeigte, das diosmotische Verhalten von Niederschlagsmembranen verändern kann.

### 19. Bemerkungen über Molecularstructur.

Sehen wir die Plasmamembran als Niederschlagsmembran an, so werden wir jener auch einen analogen Aufbau zuerkennen, d. h. die

---

Regina und Tillandsia amoena Farbstoffkörper mit einem in Wasser löslichen Farbstoff. Ob dieser durch eine umkleidende Membran oder anderweitig zurückgehalten wird, müsste erst entschieden werden.

1. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1867, p. 141.

Plasma-membran als Syntagma ansprechen. Hierfür spricht ja auch die Wahrscheinlichkeit, indem Proteinstoffe, aus welchen die Plasma-membran zu bestehen scheint, sicher Colloide<sup>1</sup> sind und angeführt könnte wohl auch werden, dass Niederschlagsmembranen bis dahin nur für colloidale Körper bekannt sind, für welche wir nach früherer Discussion eine Zusammenlagerung der Molecüle zu Tagmen anzunehmen haben (vgl. p. 33). Ob nun die constituirenden Tagmen an sich wasserhaltig sind oder ob sich nur intertagmatisches Wasser in der imbibirten Niederschlagsmembran findet, lässt sich zur Zeit nicht mit einiger Gewissheit folgern und ebenso muss die Gestalt der Tagmen dahin gestellt bleiben, deren chemische Qualität ja auch noch endgültig zu ermitteln ist.

Eine künstliche Niederschlagsmembran ist auch ein organisirter Körper, dessen molecularer Aufbau, wie ihn Nägeli erschloss, nur einen speciellen Fall eines Syntagmas ausmacht. Syntagma haben wir einen aus Tagmen aufgebauten Körper genannt, gleichviel ob er quellungsfähig ist oder nicht (siehe p. 34), wenn aber ein Syntagma in begrenzter Weise quellungsfähig ist, dann liegt ein organisirter Körper im Sinne Nägeli's vor.

Nägeli hat in die Definition organisirter Substanz, wie er sie späterhin aufstellte<sup>2</sup>, krystallinische oder wenigstens polyedrische Form der Tagmen aufgenommen, kommt damit aber in Widerspruch mit seinen eigenen scharfsinnigen Erwägungen, nach welchen in jugendlichen Stärkekörnern und Zellmembranen die Tagmen Kugelgestalt haben müssen<sup>3</sup>, und thatsächlich sind ja auch begrenzte Quellungsfähigkeit und andere wahrnehmbare Eigenschaften der organisirten Körper mit jeder Form der Tagmen verträglich. Auch die Forderung, Wasser solle nur intertagmatisch, nicht aber in die Tagmen selbst aufgenommen werden, muss man fallen lassen. Dass Wasser in die Constitution eines Tagmas eintreten kann, ist ja fraglos (vgl. p. 35, und Nägeli<sup>4</sup>, selbst

1, Graham, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 61.

2, Botanische Mittheilungen I, p. 203 Sitzungsber. der Münchener Academie 8./3. 1862) und Mikroskop 1867, p. 420. — Nach Abschluss dieses Manuscriptes erschienen die 2. Auflage des Mikroskopes von Nägeli und Schwendener, in welcher die näheren Bestandtheile der organisirten Substanz Micellen genannt sind (p. 421). Demgemäss wird hiermit nur eine besondere Art von Molecülverbindung (Tagma) bezeichnet und in der Chemie wird man schwerlich das an Zelle erinnernde Wort in erweitertem Sinne für Molecülverbindung einführen wollen.

3, Die Stärkekörner 1858, p. 336 u. 361.

4) Ebenda, p. 353.

hat diese Möglichkeit früher erwähnt. später aber nicht mehr discutirt. Constitutionswasser zugegeben. werden aber Körper beim Trocknen jenes oder einen Theil jenes verlieren und bei Wasserzutritt wieder aufnehmen, was ja bei manchen Hydraten colloidalen Körper thatsächlich zutrifft. Kehrt ein solcher Körper bei erneuerter Wasseraufnahme wieder auf den ursprünglichen Zustand zurück. dann ist kein Grund vorhanden. ihn nicht organisirt zu nennen. wenn er solches nach seinen anderen Eigenschaften ist. Natürlich ändert sich mit solchem schwankenden Wassergehalt vorübergehend die Constitution des Tagmas und absolute Constanz dieser Constitution unter variablen Bedingungen darf nicht in der Definition der organisirten Substanz aufgenommen werden. Der Aufbau organisirter Körper aus zwei chemisch differenten Stoffen ist von N ä g e l i selbst nur als eine den bisherigen Erfahrungen entsprechende Eigenthümlichkeit hingestellt worden und bedarf deshalb hier keiner besonderen Berücksichtigung.

Der Zusammenhalt eines Syntagmas, in welches Flüssigkeit eindringt, ist eine Function der wechselseitigen Anziehung der Tagmen unter sich und dieser zur Flüssigkeit. Mit diesen Grössen kann der Zusammenhalt sich ändern und in einem bestimmten Medium werden sich die Tagmen so vertheilen können, dass eine Lösung entsteht. während derselbe Körper in einer anderen Flüssigkeit nur begrenzt aufquillt. Es ist dieses zu selbstverständlich, um es durch besondere Beispiele zu erläutern, doch möchte vielleicht Gummi oder Dextrin gegenüber Wasser, resp. wasserhaltigem Alkohol ein Demonstrationsobject abgeben. Es wird also ein Körper in Bezug auf eine Flüssigkeit organisirt sein können. während er solches gegenüber einer anderen Flüssigkeit nicht ist und dieses muss auch ins Auge gefasst werden, wenn es sich um Beurtheilung der Structur innerhalb des Organismus befindlicher Körper handelt, welche ja meist in Lösungen, nicht in reinem Wasser liegen.

Mit Rücksicht auf eine bestimmte Flüssigkeit ist also ein »organisirter Körper« ein Syntagma, welches begrenzter und rückgängig zu machender Quellung fähig ist und hierbei Flüssigkeit jedenfalls in intertagmatische Räume, eventuell auch noch in die Tagmen selbst aufnimmt, resp. aus diesen und den intertagmatischen Räumen abgibt. Abgesehen von etwas erweiternden oder beschränkenden Bestimmungen ist dieses übrigens wesentlich N ä g e l i's Definition der organisirten Substanz. Diese ist im Sinne dieses Forschers jedenfalls nur durch bestimmten molecularen Aufbau, nicht aber durch den Ort ihres Vorkommens charakterisirt und es ist keine Forderung a priori, dass alle

gebildeten organischen Körperbestandteile eines Organismus auch enthalten sind. Lagerten verknüpft Brücke: keine ganz bestimmte physikalische Vorstellung mit der Bezeichnung Organismus o., welche im Gegentheil nur aussagen will, dass im lebenden Organismus eine gewisse spezifische, wohl unbekannte Structur vorliegt und in diesem Sinne ist auch vielfach der lebende Organismus resp. dessen Theile als ein organisirter Körper bezeichnet worden. Ich lehne hier von einer Dissensyn Abstand, ob es nicht vortheilhafter ist, diese letztere Bedeutung der Bezeichnung Organismus beizulegen und bemerke nur, dass ich vorläufig organisirter Körper im Sinne Nägeli's und als synonym quellungsfähiges Syntagma gebrauchen werde.

Die Frage, ob das Protoplasma organisirt ist oder nicht, fordert die Berücksichtigung des umgebenden Mediums, freilich auch noch anderer Verhältnisse, welche mit der Existenz der umschliessenden Plasmamembran zusammenhängen. Vermöge dieser bringen osmotisch wirksame Stoffe einen Druck hervor, welcher bei vielen frei in Wasser gebachten Protoplasmakörpern zur Ausdehnung dieser und zur endlichen Zerstörung der Molecularstructur führt, während solches unterbleibt, wenn die umgebende Flüssigkeit entsprechend concentrirt ist. Die Plasmamembran verhindert aber auch die Entfernung gelöster Stoffe aus dem Protoplasma, welche eine weitgehende Structuränderung des Protoplasmas nach sich ziehen würde. Ist, so muss nun die Frage lauten, das Protoplasma unter den in der lebensfähigen Zelle gebotenen Bedingungen ein organisirter Körper? Diese rein physikalische Frage hat natürlich zunächst nur einen statischen Zustand ins Auge zu fassen, wie er ja auch im leblosen oder lebensfähigen Protoplasma thatsächlich vorliegen kann, denn die mit der Lebensthätigkeit verknüpfte rastlose Veränderung ist in jedem Falle nur eine Folge der stetigen Aufhebung des Gleichgewichtszustandes durch ein noch dunkles Spiel von Kräften.

Sachs<sup>2)</sup> hat wohl zuerst die Ansicht Nägeli's über den molecularen Aufbau der organisirten Substanz auf das Protoplasma, resp. auf die Grundsubstanz des Protoplasmakörpers zu übertragen versucht. Diejenigen Argumente, welche auf scharfe Abgrenzung des Protoplasmas gegen andere Medien und auf diosmotische Eigenschaften gebaut

1) Sitzungsberichte der Wiener Academie 1861, Bd. 44, Abth. 2, p. 386.

2) Experimentalphysiologie 1865, p. 443.

warden, sind jetzt, wie ich nicht speciell darzuthun brauche, unhaltbar und darüber ob Tagmen vorliegen oder nicht, kann auch die Cohäsion des Protoplasmas nicht entscheiden. Existenz von Tagmen macht der Umstand wahrscheinlich, dass die Grundmasse des Protoplasmas augenscheinlich aus Proteinstoffen besteht, welchen wir, weil sie colloidale Körper sind, zu Tagmen aggregirte Molecüle zuerkennen werden<sup>1)</sup>. Die durch reichliche Wasserzufuhr veranlasste Entstehung von Vacuolen spricht dafür, dass der von Plasmamembran umkleidete Protoplasmakörper Wasser nur in beschränktem Maasse aufnehmen kann, ohne übrigens, was ich hier nicht speciell zeigen will, ein zweifelloses Argument zu sein. Unter den in der Zelle gegebenen Bedingungen ist die Aufnahme von Wasser in das Protoplasma thatsächlich durch osmotische Wirkungen in bestimmte Grenzen gewiesen, wie dieses weiterhin dargelegt werden soll. Hiernach wird man den Protoplasmakörper, resp. die Grundmasse dieses, weil er aus Tagmen aufgebaut und unter gegebenen Bedingungen begrenzt quellungsfähig ist, einen organisirten Körper nennen, falls für einen solchen nicht ein wirklich fester Aggregatzustand gefordert wird. Denn wirklich fest ist das wasserreiche Protoplasma unbedingt nicht, welches dehrenden Kräften höchstens einen Widerstand wie ein etwas gelatinöser Körper entgegensetzt. Man darf sich hier aber nicht auf die höhere Cohäsion berufen, welche manche geformte protoplasmatische Körper zeigen, da ja der Begriff *organisirt* nicht an chemische Qualität des Materiales, sondern an physikalischen Aufbau geknüpft ist und derselbe chemische Körper, je nach dem Zusammenhalt der Tagmen, organisirt oder nicht organisirt sein könnte. Ich selbst möchte übrigens auch einen nicht wirklich festen Körper, sofern er nur tagmatisch aufgebaut ist und in begrenztem Maasse unter gegebenen Bedingungen, Wasser aufnimmt, und demgemäss auch das Protoplasma, organisirt nennen.

Die Sachlage hinsichtlich der Organisation bleibt im Princip dieselbe, wenn nur irgend ein Theil des Protoplasmas, sei dieses nun

<sup>1)</sup> Nach Pflüger's Archiv f. Physiologie 1875, Bd. X, p. 367, 342 und 344 Auffassung würde der eigentliche lebensthätige Theil des Protoplasmakörpers, analog wie die wirksamen Theile eines Nerven, als ein einziges Riesenmolecül von sog. lebendigem Eiweiss, oder als ein aus netzartiger Verkettung solcher Riesenmolecüle entstandener Körper anzufassen sein. Soweit es sich einfach um den molecularen Aufbau handelt, besteht zwischen dieser Anschauung und derjenigen, welche tagmatische Structur annimmt, kein wesentlich anderer Unterschied, als ihn die für concrete Fälle noch unerledigte Streitfrage bietet, ob bei chemischer Verbindung atomistische oder moleculare Verkettung stattfand.

Grundsubstanz (oder Hyaloplasma oder ein anderes abgegrenztes Gebilde ins Auge zu fassen ist. Sichtbare Structurverhältnisse, wie sie zuweilen im Hyaloplasma beobachtet wurden<sup>2</sup>, können nur zu Gunsten der Organisation und zugleich wohl auch für polyedrische Tagmen sprechen. Es ist übrigens bei solchen Erwägungen nicht immer beachtet worden, dass eine sichtbare Structur auch möglich ist, wenn nicht Tagmen, sondern Moleküle die näheren Körperbestandtheile sind, also dass aus der Structur allein der organisierte Aufbau nicht folgt.

Im Anschluss an das über Plasmamembran Gesagte schien mir obige Darlegung geboten, doch glaube ich die Discussion nicht weiter ausführen zu sollen und auch die Frage, welche näheren Beziehungen zwischen Plasmamembran, Hyaloplasma und Grundsubstanz des Protoplasmas bestehen, will ich nicht an der Hand unzureichender That-sachen beleuchten<sup>3</sup>. Absolut, d. h. auch physikalisch identisch mit der Plasmamembran kann die eventuelle Grundsubstanz des Protoplasmas mit Rücksicht auf die diosmotischen Vorgänge nicht sein. Beachtet man nun weiter, dass das Baumaterial für die Plasmamembran als Lösung in dem Protoplasma enthalten sein dürfte, so ergeben sich hieraus schon eine Reihe von Gesichtspunkten, welche im Vereine mit anderen Erwägungen wohl im Stande sind, Beurtheilungsmomente und Angriffspunkte zur Aufhellung der soeben aufgeworfenen Fragen abzugeben.

## 20. Diosmose durch die Plasmamembran.

Die im physikalischen Theil mitgetheilten Untersuchungen wurden angestellt, um Gesichtspunkte zur Beurtheilung der osmotischen Vorgänge in der lebenden Zelle zu gewinnen, deren Protoplasmakörper, wie gezeigt ist, mit einer Plasmamembran<sup>4</sup>, umkleidet ist, welcher

1. Ueber netzförmigen Bau in manchen Protoplasmakörpern vgl. Strasburger, Studien über Protoplasma 1876, p. 20.

2. Hofmeister, Pflanzenzelle p. 24 u. 369; Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung II. Aufl., p. 287. — Solche Structurverhältnisse in dem Hyaloplasma (oder der Plasmamembran, und ebenso besondere Gestaltungen, wie z. B. die Wimpern an Schwärmsporen, hatte ich natürlich nicht nöthig speciell ins Auge zu fassen, während ich die Entstehung der Plasmamembran im allgemeinen verfolgte. Eine Anzahl thatsächliche Beobachtungen theilt Strasburger in »Studien über Protoplasma« mit.

3. Sachs/Lehrb. IV. Aufl., p. 41: hält die Hautschicht für die körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasmas. — Vgl. Strasburger, Studien über Protoplasma p. 24.

4. Ich bemerke hier nochmals ausdrücklich, dass es für die osmotischen Vorgänge und Leistungen gleichgültig ist, ob das Protoplasma von einer wirklichen Membran oder von einer peripherischen Schicht anderer Cohäsion umkleidet ist.

ähnliche diosmotische Eigenschaften wie gewissen künstlichen Niederschlagsmembranen zukommen. Nach diesen fundamentalen Vorarbeiten wird es nun die Aufgabe künftiger Forschungen sein, die osmotischen Vorgänge im Organismus zu verfolgen, um die davon abhängigen Erscheinungen auf die causalen Bedingungen zurückzuführen. Zahlreiche und oft recht schwierige Fragen sind hier zu lösen, welche die wichtigsten Probleme der Physiologie betreffen, da ja Osmose bei Ernährung, Wachstum und noch anderen Vorgängen eine hervorragende Rolle spielt.

Die Aufgabe der folgenden Abschnitte ist es nun weit weniger neue empirische Untersuchungen zu bringen, sondern vielmehr zu zeigen, in wie weit bekannte Thatsachen eine Erklärung zulassen und ferner noch offene Fragen zu beleuchten, um so hoffentlich den Anstoss zu geben, dass auch andere auf einem Gebiete thätig eingreifen, dessen Ausdehnung die Arbeitskraft eines Einzelnen übersteigt.

Zunächst wollen wir den diosmotischen Austausch von Stoffen ins Auge fassen und diesen Betrachtungen eine von Zellhaut umkleidete Zelle zu Grunde legen, in welcher das Protoplasma eine einfache Wandschicht bildet. Ein gelöster Körper kann natürlich nur dann in das Protoplasma gelangen, wenn er durch Zellhaut und die anliegende Plasmamembran zu diosmiren vermag und um in den Zellsaft zu kommen, muss dieser Körper sich im Protoplasma vertheilen und auch die Plasmamembran durchwandern können, welche das Protoplasma gegen den Zellsaft hin begrenzt. Diese Abgrenzung ist immer eine ganz vollständige, gleichviel ob das Protoplasma eine einfache Wandschicht bildet, in Strängen oder Bändern den Zellraum durchsetzt oder ob der Zellsaft in zahlreichen Vacuolen vertheilt ist und es bleibt die Sache deshalb im Princip stets dieselbe, welche Gestaltung der Protoplasma-körper auch besitzt. Die diosmotischen Eigenschaften der mit Wasser imbibirten Zellhaut sind erfahrungsgemäss derart, dass diese sicher alle diejenigen Stoffe durchlässt, welche die Plasmamembran zu durchwandern vermögen und so gilt hinsichtlich der diosmotischen Aufnahme in das Protoplasma für eine mit Zellhaut umkleidete Zelle und für eine Primordialzelle wesentlich dasselbe. Man muss hier übrigens cuticularisirte, verkorkte und überhaupt solche Zellhäute ausschliessen, welche sich mit Wasser kaum oder nur in sehr untergeordneter Weise imbibiren, denn diese werden allerdings Körpern den Durchtritt verwehren können, welche durch die Plasmamembran diosmiren.

Die Beweise, dass die Plasmamembran die diosmotischen Eigen-

schaften des Protoplasmas bestimmt, sind früher beigebracht und ebenso sind schon die Gründe angegeben, warum ein gelöster Körper, falls er durch die Plasmamembran diosmirt, sich auch im Protoplasma verbreiten muss, wenn nicht etwa eine chemische Bindung die Verbreitung hemmt. Es folgt solches, wie gezeigt wurde, aus den sichtbaren Bewegungserscheinungen im strömenden Protoplasma, in welchem auch indifferenten feste Körper durcheinander geworfen werden und ferner aus dem Umstand, dass der Aggregatzustand des Protoplasmas die diosmotische Ausbreitung von Krystalloiden — und solche allein vermögen die Plasmamembran zu durchwandern — höchstens bis zu einem gewissen Grade verzögern, aber nicht aufheben kann. Diese Erwägungen können durchaus keinen Zweifel lassen, dass gelöste Stoffe, welche durch die Plasmahaut diosmiren, sich auch nothwendig im Protoplasma verbreiten müssen. Gelöste Farbstoffe, welche durch ihre Vertheilung solche Ausbreitung direct demonstrieren könnten, sind mir als Bestandtheile des Protoplasmas nicht bekannt. Vielleicht gelingt es aber, was ich zu versuchen versäumte, Körnchen löslicher Farbstoffe in grössere Protoplasmakörper, ohne Beschädigung dieser, zu bringen, indem ja eine erzeugte Verwundung sogleich wieder durch Plasmamembran geschlossen wird. Möglicherweise kann die Art und Weise der Vertheilung des Farbstoffes auch anderweitige Aufschlüsse über Aufbau des lebenden Protoplasmakörpers geben, weil nur ungelöste Proteinstoffe Farbstoffe aufzuspeichern vermögen. Aus dem Factum, dass Körper, welche, wie Ammoniak und Salzsäure, die Plasmamembran durchdringen, sich auch im Protoplasma sogleich verbreiten, ist eine zwingende Schlussfolgerung in der uns vorliegenden Frage nicht abzuleiten, da Verbreitung auch dann stattfinden würde, wenn die diosmotischen Eigenschaften von Plasmamembran und Protoplasma einfach identisch wären.

Vielleicht ist es nicht ganz überflüssig hier nochmals hervorzuheben, dass die todtes und lebendes Protoplasma umschliessende Plasmamembranen, soweit Beobachtungen vorliegen, identische diosmotische Eigenschaften besitzen und dass diese Identität auch zwischen lebenthätigem und leblosem Protoplasma besteht. Denn gleiches diosmotisches Verhalten zeigen lebende Protoplasmakörper, wie auch aus Protoplasma-theilen gebildete Vacuolen in jedem beliebigen Zustand der durch osmotischen Druck bewirkten Ausdehnung und ebenso bleiben die diosmotischen Eigenschaften unverändert, wenn die Lebensthätigkeit in irgend einer Weise, z. B. durch Ausschluss von Sauerstoff sistirt wurde. So weit es sich einfach um Aufnahme oder Nichtaufnahme eines Stoffes

in das Protoplasma handelt, kommt nur der spezifische Aufbau der Plasmamembran und die Lebensthätigkeit nur insofern in Betracht, als durch sie der physikalische Aufbau der Plasmamembran Modificationen erfahren könnte.

Aus Erwägungen, wie sie oben angestellt wurden, folgt mit aller Strenge, dass das Protoplasma jeden Stoff aufnehmen muss, welcher durch die Plasmamembran diosmirt und dass weiter ein jeder Körper, falls er im Protoplasma nicht durch Bindung zurückgehalten wird, auch in den Zellsaft übergehen muss, wenn die diesen begrenzende Plasmamembran die Diosmose gestattet. Diese Aufnahme (resp. Abgabe) muss so lange andauern, als in der Concentrationsdifferenz innerhalb und ausserhalb der Zelle eine Ursache zu einseitiger diosmotischer Bewegung gegeben ist. Die Grenze der Aufnahme ist hiermit für einen sich indifferent verhaltenden Körper ebensowohl bestimmt, wie für einen Stoff, welcher in der Zelle in unlösliche Form gebracht wird, oder überhaupt geeignete Metamorphosen erfährt, denn für einen solchen Körper muss die Aufnahme so lange fort dauern, als die Erreichung eines osmotischen Gleichgewichtszustandes verhindert wird.

Für obige streng logische Forderungen ist der experimentelle Beweis noch nicht erschöpfend geführt worden. Immerhin kann hervorgehoben werden, dass erfahrungsgemäss eine Anzahl unorganischer Stoffe, welche die Pflanze nicht bedarf, in diese aufgenommen werden und für die keine unlöslichen Salze bildenden Alkalien, wie Caesium, Rubidium und Lithium kann man mit Gewissheit annehmen, dass sie sich auch innerhalb der Zelle und nicht nur in der Zellhaut finden. Auch ist für gewisse Stoffe, welche durch die Plasmamembran diosmiren, ihre Verbreitung innerhalb der Zelle erwiesen, so für Salzsäure und für Ammoniak und wie für letzteres, ist auch die Aufnahme des für die Pflanze entbehrlichen Lithiumcarbonates durch Bläuung rother Zellsäfte zu constatiren. Freilich sind dieses, wie auch Sublimat und Jod, keine indifferenten Stoffe, doch vernichten sehr verdünnte Lösungen der Alkalien das Leben nicht, indem Protoplasmaströmung erst gewisse Zeit nach der Aufnahme dieser Stoffe stille steht und mit deren diosmotischen Entfernung auch baldigst wiederkehrt.

Abgesehen von Farbstoffen und den Körpern, welche ihren Eintritt durch Reaction im gefärbten Zellsaft kenntlich machen, ist über die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran sehr wenig bekannt und um den Uebertritt kleiner Mengen anderer Stoffe direct feststellen zu können, reichen auch bisher angewandte Methoden nicht aus. Während längerer Zeitdauer wird aber auch eine geringe Diosmose grössere

Die diosmotischen Eigenschaften sind natürlich von dem jeweiligen Zustand der Plasmamembran abhängig und es kann nicht a priori behauptet werden, dass dieser immer derselbe ist. Schon bei früherer Gelegenheit p. 149 habe ich darauf hingewiesen, wie möglicherweise die Berührung mit verschiedenen zusammengesetzten Medien durch Quellung<sup>1</sup> oder Schrumpfung<sup>2</sup> oder wie Infiltrationen modificirend eingreifen konnten. Ueber diese Fragen, welche für Stoffaufnahme und Stoffwanderung in concreten Fällen vielleicht von Bedeutung sind, ist ebensowenig etwas bekannt, wie über den Einfluss der Temperatur auf die diosmotischen Eigenschaften der Membran. Ebenso muss es unentschieden bleiben, ob Plasmamembranen verschiedener Zellen immer identische Eigenschaften besitzen und ob Innen- und Aussenseite an derselben Membran gleichwerthig sind<sup>3</sup>.

Die Dicke der Plasmamembran, welche nicht in allen Fällen eine gleiche sein mag, wird zwar nicht in qualitativer, wohl aber in quantitativer Hinsicht auf den diosmotischen Austausch Einfluss haben und hierdurch für Aufnahme und Wanderung von Stoffen unter Umständen in Betracht kommen können. Direct ohne Bedeutung für den diosmotischen Austausch wird aber ein stationärer osmotischer Druck in der Zelle sein, während Schwankungen dieses, falls sie Aufnahme und Abgabe von Wasser mit sich bringen, vermöge dieser Wasserströmung etwas fördernd oder hemmend eingreifen können<sup>3</sup>.

Natürlich sind für Stoffaufnahme und alle damit zusammenhängenden Fragen nicht nur die diosmotischen Eigenschaften der Membran, sondern auch die Eigenschaften der in Lösung befindlichen Stoffe von Bedeutung und chemische Metamorphosen dieser Körper, wie sie auch immer zu Stande kommen, werden die Diosmose einleiten, aufheben oder modificiren können.

Die Eigenschaften der Plasmamembran, Wunden sogleich wieder zu schliessen, machen Aufnahme fester Körper in die lebende Zelle möglich, wie solches ja auch an den Plasmodien von Myxomyceten und

---

1 Bei gleichzeitiger Behandlung mit etwas Ammoniak und Anilinblau oder Lakmus drangen diese Farbstoffe, so wenig wie sonst, in die aus Protoplasma von Vaucheria oder Hydrocharis gebildeten Vacuolen.

2 Vgl. p. 46. Es könnten auch ventilartige Vorrichtungen bewirken, dass durch Druck Flüssigkeit in einer Richtung, nicht aber in entgegengesetzter Richtung durch eine Membran getrieben wird. Etwas derartiges soll nach Meckel citirt in Ranke's Physiologie des Menschen 1872, p. 122, für die Poren im Schalenhäutchen der Eier zutreffen, indem Flüssigkeit leicht von Schalen- zur Eiweissseite, nicht aber umgekehrt filtrire.

3 Vgl. den vorhin citirten Aufsatz in den Landwirthschaftl. Jahrbüchern p. 121.

an anderen Objecten beobachtet wurde<sup>1)</sup>. Auch innerhalb der Zelle dürfte analoges vorkommen, wenigstens scheinen nach Beobachtungen z. B. Krystalle und Stärkekörner aus dem Protoplasma in den Zellsaft und umgekehrt befördert zu werden, doch ist noch zu ermitteln, ob solche Vorgänge eine beachtenswerthe Rolle bei der Stoffbewegung innerhalb der Zelle spielen. In dem Protoplasmakörper, welcher mit Zellhaut umkleidet ist, können durch diese natürlich feste Körper nicht gelangen, doch wäre es denkbar, wenn es auch unwahrscheinlich erscheint, dass ein in Lösung die Zellhaut durchdringender Körper, zwischen dieser und der Plasmamembran in unlösliche Form überginge und in solcher von dem Protoplasma aufgenommen würde.

Im Vorausgehenden wurden die wichtigsten Gesichtspunkte entwickelt, welche für Aufnahme und Ausgabe von Stoffen in Pflanzenzellen in Betracht kommen werden. Diosmotische Bewegung, welche Erreichung eines Gleichgewichtszustandes anstrebt und Störung dieses Gleichgewichtes durch Metamorphosen<sup>2)</sup> der diosmirenden Körper, endlich spezifische diosmotische Eigenschaften von Zellhaut und Plasmamembran sind im Princip Motoren und Regulatoren der Bewegung und Ansammlung von Stoffen innerhalb der Pflanze. Die Gesamtheit aller bekannten physiologischen Thatsachen bietet keine Beobachtung, welche mit diesen Principien nicht in Einklang zu bringen wäre und das schon längst erkannte Gesetz<sup>3)</sup>, dass Verbrauch und chemische Metamorphosen die Ursachen der Stoffbewegung sind, ist ja in obigem Ausspruch eingeschlossen.

Im Speciellen können freilich die bezüglich Stoffwanderung und Stoffansammlung vorliegenden Thatsachen sehr gewöhnlich nur partiell oder auch noch gar nicht auf causale Bedingungen zurückgeführt werden, doch sind bis dahin präcis genug gestellte Fragen der Ausgangspunkt von Untersuchungen in dieser Richtung noch nicht gewesen und wesentliche Momente, wie sie durch Aufbau und spezifische Eigenschaften der Pflanzenzelle gegeben sind, wurden noch nicht genügend in Rechnung gezogen. In wie weit concrete Fälle eine bestimmte Erklärung zulassen, will ich hier nicht erwägen und verweise ich in dieser Hinsicht auf einige Skizzen in einem anderen Aufsätze<sup>4)</sup>. Nur

1) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 77.

2) Ich nehme dieses Wort hier im weitesten Sinne und verstehe z. B. auch Fällung durch Entziehung des Lösungsmediums u. s. w. darunter.

3) Siehe Sachs, Experimentalphysiologie 1865, p. 388.

4) Pfeffer, Wanderung organischer Baustoffe in »Landwirthschaftliche Jahrbücher« 1876, Bd. V, p. 111 ff.

einige ganz allgemein gehaltene Grundzüge glaube ich hier mittheilen zu sollen.

Alle gelösten Körper, welche durch die Plasmamembran diosmiren. dringen auch durch eine für Wasser imbibitionsfähige Zellwand, aber das umgekehrte trifft nicht in allen Fällen zu. In dem Zellhautgerüste wird sich also ein Körper verbreiten und so in alle Theile einer Pflanze gelangen können, ohne jemals in das Innere einer Zelle zu dringen oder, falls nur in einzelnen Zellen die Plasmamembran dem fraglichen Körper den Durchtritt gestattet, wird dieser auch nur in diese einzelnen Zellen aufgenommen werden. Wie sich nun ein Körper in der Zelle oder auch an beliebigem anderen Orte anhäufen kann, wenn die durch Diffusion und Diosmose angestrebte gleichmässige Vertheilung gehindert wird, mag ein Beispiel versinnlichen, welches ich schon bei anderer Gelegenheit zu demselben Zwecke benutzte.

Man bringe ein Zinkblech in eine etwa aus Pergamentpapier gebildete Zelle und tauche diese dann in eine Kupfervitriollösung, so wird endlich alles Kupfer in der Zelle in metallischer Form enthalten sein und dieses natürlich auch dann, wenn gleichzeitig andere mit Kupferlösung gefüllte, aber Zink nicht enthaltende Zellen in dasselbe Gefäss gestellt wurden. Während Kupfer sich ausscheidet entsteht Zinksulfat, welches durch Diffusion und Diosmose endlich in Aussenflüssigkeit und den anderen eintauchenden Zellen gleichmässig vertheilt sein muss. So zeigt dieses Beispiel zugleich, wie ein chemischer Process zur Zurückhaltung nur eines Theiles der diosmirenden Verbindung führen kann<sup>1)</sup> und es ist klar, dass auch dann die chemische Umwandlung eine totale werden muss, wenn innerhalb einer Zelle durch chemische Metamorphose nur solche lösliche Producte entstehen, welche auf diosmotischem Wege die Zelle wieder verlassen können. Vorgänge, wie sie soeben im Princip angedeutet wurden, spielen sich auch, das kann aus bestimmten Thatsachen abgeleitet werden, im pflanzlichen Organismus ab und zwar in viel complicirter Weise, als in dem obigen einfachen Beispiele. Sollen aber Stoffwanderung und die damit zusammenhängenden Erscheinungen causal erklärt werden, so muss die Gesamtheit der Vorgänge innerhalb und ausserhalb der Zellen ins Auge gefasst werden und nicht minder ist das Zusammenwirken verschiedener Zellen zu beachten, ja vielleicht kann in derselben Zelle ein endliches Resultat nur durch Zusammenarbeiten von Zellsaft und Protoplasma erzielt werden. Hier

1) Natürlich wird auch innerhalb der Wandung oder an beliebiger Stelle eine solche Anhäufung irgend eines Körpers möglich sein.

bietet sich ein grosses und mannigfaltiges Gebiet schwieriger, aber auch höchst wichtiger Fragen dar, deren Beantwortung erst durch zukünftige Forschungen möglich sein wird.

Bei allen in der Pflanzenzelle sich abwickelnden Vorgängen ist wohl zu beachten, dass sie unter besonderen Bedingungen verlaufen, welche eventuell auf das Resultat von wesentlichem Einfluss sein können. Ich beschränke mich hier darauf im allgemeinen zu zeigen, wie speciell Diosmose für chemische Prozesse bedeutungsvoll werden kann, ohne auch diesen Punkt nach allen Seiten zu beleuchten. Schon vor 73 Jahren (1803) sprach Berthollet in seinem classischen »Versuch einer chemischen Statik« die Ansicht aus, dass eine zunächst nur partiell eintretende Reaction bei Entziehung eines der Producte zu einer totalen Zersetzung führe. Eine solche Entziehung wird nun in manchen Fällen durch Diosmose möglich sein und dann wird mit Hülfe dieser eine sonst nur partielle Umsetzung eine vollkommene Zerlegung bewirken können. So zerlegt, um an einen concreten Fall anzuknüpfen, nach Emmerling<sup>1)</sup> Oxalsäure in wässriger Lösung eine kleine Menge Salpeter und setzen wir nun den Fall, dass allein die Salpetersäure die Membran passire, so wird schliesslich nur Kaliumoxalat in der Zelle vorhanden sein, wenn die Menge der Oxalsäure ausreichend ist und die Salpetersäure ausserhalb der Zelle in eine relativ unendlich grosse Menge Wasser diffundirt oder auf irgend eine Weise entfernt wird.

Es ist nun aber wahrscheinlich, dass ganz allgemein in Folge der Concurrenz der Molecüle — um mich Pfaunder's<sup>2)</sup> Ausdrucksweise zu bedienen — eine stärkere Säure partiell durch eine schwächere, wenn eventuell auch nur in minimaler Menge, aus einem Salze ausgetrieben wird und es bedarf keiner besonderen Illustration, um einzusehen, wie bedeutungsvoll ein solcher Vorgang innerhalb und mit Hülfe

1) Berichte d. chem. Gesellschaft 1872, p. 780 u. Emmerling's Habilitationsschrift, Kiel 1874. — Emmerling bestimmte die partielle Austreibung der Salpetersäure durch eine auf Diffusion gegründete Methode, andere Forscher wandten zu analogem Zwecke Ausschüttelmethoden an. Durch solche Methoden, welche eine Trennung der gelösten Körper herbeiführen, kann natürlich nicht entschieden werden, wie viel Säure beim einfachen Vermischen der Lösungen ausgetrieben wird. Um einfach die Existenz solcher Austreibung festzustellen, würden in gegebenen Fällen diosmotische Methoden sicher mit Erfolg angewandt werden können.

2) Der Kampf ums Dasein unter den Molecülen. Poggendorff's Annalen, Jubelband, 1874, 182.

der Pflanzenzelle werden könnte. Es sei hier daran erinnert, dass gewisse Säuren, wie Salzsäure und Essigsäure relativ leicht durch die Plasmamembran diosmiren, doch ist zu erwarten, dass andere Säuren und namentlich solche mit hohem Moleculargewicht diese Fähigkeit nicht besitzen. So ist es also auch denkbar, dass freie anorganische Säuren <sup>1)</sup> in der Pflanze vorkommen und wirken und solches kann nicht deshalb als unmöglich erklärt werden, weil Salzsäure lebloses Protoplasma coagulirt, da eben mit und durch die Lebensthätigkeit der Einfluss der Säure eliminirt werden könnte, auch wenn diese in das Protoplasma eintreten sollte.

Auch schon beim einfachen Auflösen in Wasser tritt partielles oder sogar totales Zerfallen mancher Verbindungen ein und es ist wahrscheinlich, dass die meisten Salze, wenn auch manche wohl nur in verschwindender Menge, dissociirt in wässriger Lösung enthalten sind <sup>2)</sup>. Ich habe auch schon in dieser Abhandlung (p. 93) erläutert, wie das relativ stark dissociirende Eisenchlorid in geeigneter Niederschlagsmembran durch Entfernung von Salzsäure endlich in colloidales salzsäurehaltiges Ferrihydroxyd verwandelt werden dürfte. In anderen Fällen wird freilich, auch wenn nur eines der Dissociationsproducte diosmotisch entfernt wird, die Dissociation eines Salzes nur eine beschränkte sein können, wenn nämlich mit Anhäufung des in der Zelle zurückbleibenden Productes die dissociirten Salzmoecüle sich verringern und endlich zu existiren aufhören. Zu den Körpern, deren Dissociation beim Auflösen so weit geht, dass die Existenz unzerlegter Moecüle in der wässrigen Lösung sogar fraglich sein kann <sup>3)</sup>, gehören die sauren Salze, welche ich ihres Verhaltens gegen Pflanzenzellen halber erwähne. Durch verdünnte Lösungen von Kaliumbioxalat und ebenso von Kaliumbisulfat werden nämlich blaue Zellsäfte lebender Zellen schnell geröthet, woraus aber, da ja freie Säure in der Salz-

---

1) Vielleicht sind Spuren von Lösung, welche ich an Krystallen von Calciumoxalat beobachtete durch kleine Mengen von anorganischen Säuren hervorgebracht. Ob Calciumoxalat auch in grösserer Menge in der Pflanze aufgelöst wird, muss erst noch entschieden werden. Vgl. Pfeffer, Proteinkörner u. s. w. in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII, p. 528. — Freie Salzsäure kommt übrigens im Magensaft der Thiere vor, wo deren Entstehung übrigens meines Wissens noch nicht genügend aufgeklärt ist.

2) Vgl. z. B. Naumann, Allgemeine Chemie (Gmelin-Kraut's Handbuch) 1876, p. 544 ff.

3) Berthelot et St. Martin in Annal. d. chim. et d. physique 1872, IV. ser., Bd. 26, p. 456.

lösung besteht, nicht auf diosmotische Aufnahme von Kali geschlossen werden kann <sup>1)</sup>.

Alle äusseren Einflüsse, welche chemische Metamorphosen beschleunigen oder gar erst hervorrufen, können natürlich auch für Stoffwanderung und überhaupt für diosmotische Vorgänge bedeutungsvoll werden und die Wirkung von Wärme und Licht auf Stoffwanderung ist ja zur Genüge bekannt. Indem diese Imponderabilien den Bewegungszustand der Moleculé und der Bestandtheile dieser erhöhen, werden sie zunächst auf ein Zerfallen zusammengesetzterer Moleculé hinarbeiten und unter Mitwirkung der Diosmose wird natürlich Ausgiebigkeit und Erfolg einer solchen Dissociation in besonderer Weise verlaufen können. Ohnedies kann eine solche Dissociation schon zu weitgehenden Reactionen Veranlassung werden. So ist, wie schon erwähnt wurde (p. 94), die im Licht unter Explosion stattfindende Vereinigung von Chlor und Wasserstoff eine Folge der durch Licht bewirkten Zerspaltung einer Anzahl Chlormoleculé und die Entwicklung von Kohlensäure aus einem Gemenge von Eisenchlorid und Oxalsäure kommt unter Bildung von Eisenchlorür zu Stande, indem abgespaltene Chloratome sich mit Wasserstoff verbinden, während der Sauerstoff des zersetzten Wassermoleculs die Oxalsäure oxydirt <sup>2)</sup>. Diese Beispiele sollten nur

---

1) Die verhältnissmässig leichte Diosmose vieler Säuren und Alkalien ist beachtenswerth, wenn es sich um Aufklärung der Ursache für rothe, resp. blaue Färbung im Zellsaft handelt.

2) A. Mayer hat in jüngster Zeit behauptet, grüne Pflanzen könnten im Sonnenlichte auch aus anderem Material als aus Kohlensäure Sauerstoff abspalten (Landwirth. Versuchsstationen Bd. XVIII, 1875, p. 438). Unmöglich ist nun freilich etwas derartiges nicht, indess ist eine andere Deutung der Thatsachen, auf welche Mayer seine Behauptung stützt, nicht nur näher liegend, sondern hat auch in diesem Falle eine weit grössere Wahrscheinlichkeit für sich. Es könnte nämlich der Sauerstoff doch auch von Kohlensäure abstammen, welche nicht als solche im Gewebe vorhanden war, sondern durch Zerspaltung irgend eines Körpers am Sonnenlicht gebildet und gleich nach Entstehung im Chlorophyllapparat verarbeitet wurde. Dass eine solche Sauerstoffbildung auch mit gleichzeitiger Entsäuerung, welche Mayer beobachtete, verträglich ist, geht aus der im Text erwähnten, vom Licht abhängigen Oxydation der Oxalsäure zu Kohlensäure hervor. (Vgl. Beccarel, La lumière 1868, Bd. II, p. 60 und Ar. Müller, Einwirkung des Lichtes auf Wasser 1874, p. 25. Letztere Schrift erwähne ich, weil sie auch die Literatur über Einwirkung des Lichtes auf andere Säuren angibt.) Ich wollte hier nur zeigen, wie die thatsächlichen Beobachtungen Mayer's nicht zu den von ihm gezogenen Schlussfolgerungen berechtigten und unbedingt nicht eher berechtigten können, bis zweifellos erwiesen ist, dass im Untersuchungsobjecte keine Kohlensäure durch Sonnenlicht producirt wird. Ein solches negatives Verhalten kann, wie ich wohl nicht ausdrücklich darlegen muss, auf Grund der mit anderen Pflanzen angestellten Beobachtungen jedenfalls nicht behauptet werden und ebensowenig

demonstriren, wie auf irgend eine Weise bewirkte Dissociation, selbst wenn sie an sich nur wenig ausgiebig ist, doch weitgehende und verwickelte Zersetzungen herbeizuführen vermag, welche unter den in

wird man sich darauf berufen dürfen, dass Blätter von *Oxalis* kein Sauerstoffgas am Lichte bilden, obgleich sie reich an Oxalsäure sind. Ueberhaupt würde ja in physiologischer Hinsicht erst in zweiter Linie in Betracht kommen, aus welchem Materiale die Kohlensäure abstammt und unter welchen Bedingungen die Zerspaltung des fraglichen Stoffes durch Sonnenlicht möglich ist. Man vergesse auch nicht, dass Kohlensäurebildung durch Zerspaltung organischer Körper bei der inneren Athmung thatsächlich stattfindet und vermehrt oder auch erst eingeleitet werden könnte, wenn durch Lichtstrahlen die intramoleculare Bewegung eines Stoffes vergrößert wird. — Uebrigens ist auch schon einmal von Schultze *Compt. rend.* 1844, Bd. 19, p. 524, behauptet worden, dass Pflanzen aus verschiedenen organischen Säuren Sauerstoff produciren könnten, allerdings jedenfalls auf Grund sehr mangelhafter Versuche, wie Boussingault ebenda p. 945, leicht darthun konnte.

Anschliessend an die Bedeutung von Dissociationsvorgängen sei mir erlaubt, einige Worte hinsichtlich der Production organischer Substanz im Chlorophyllapparat zu sagen. Reifliche Erwägungen, welche ich hier nicht darlegen will, machen es mir wahrscheinlich, dass die Sauerstoffentwicklung bei Assimilation die Folge eines durch Licht bewirkten Dissociationsvorganges ist und dass der so entstandene reducirte Körper unter Oxydation die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser vermittelt. Es scheint mir wahrscheinlich, dass das Chlorophyll selbst, oder wenigstens ein damit in Zusammenhang stehender Körper, der dissociirt werdende Stoff ist, welcher sogleich wieder Sauerstoff aus Kohlensäure und Wasser an sich reisst und durch die Continuität dieses, vielleicht sehr verwickelten Vorganges für Production organischer Substanz eine analoge Rolle spielt, wie die Schwefelsäure bei Production von Aether aus Alkohol. Die Zerstörung von Chlorophyll bei intensiver Beleuchtung wird so gleichfalls verständlich und wenn diese Zersetzung nicht eine totale wird, so findet dieses seine Analogie darin, dass viele Dissociationsvorgänge nur bis zu einem gewissen Grade fortgeführt werden.

Die auch jüngst wieder von Sachsse (*Chem. Centralblatt* 1876, p. 550) ausgesprochene Ansicht, das Chlorophyll selbst sei Product der Assimilation und aus der Substanz dieses gingen durch weitere Veränderung und Reduction Kohlehydrate hervor, ist mit gewissen physiologischen Thatsachen unvereinbar. Uebrigens ist mit dieser Auffassung in keiner Weise erklärt, wie Licht in chemische Spannkraft umgesetzt wird und gerade hierin liegt ein wesentliches Moment des Assimilationsvorganges, das eventuell auch bei der derzeitigen unvollkommenen chemischen Kenntniss der in Betracht kommenden Körper aufgeklärt werden kann. Man muss hier wohl beachten, dass nach unserer Auffassung nur ein Process, die Dissociation, durch das Licht nothwendig bewirkt wird und solche Dissociation unter Sauerstoffabspaltung kommt auch zu Stande, indem z. B. Licht Quecksilberoxyd durch Abspaltung von Sauerstoff partiell zersetzen kann (Bequerel, *La lumière II*, p. 69). Mit Hilfe des so reducirten Körpers ( $Hg^2 O?$ ) würden aber wohl organische Verbindungen, so gut wie mit Hilfe anderer oxydabler Körper, aus anorganischen Kohlenstoffverbindungen und Wasser darstellbar sein. So können wir wenigstens das Princip des Assimilationsprocesses durch bekannte chemische Vorgänge uns versinnlichen.

der Pflanze gegebenen Bedingungen noch weit complicirter ausfallen mögen. Nicht nur sind in der Pflanze ihrer Structur nach complicirte und, wie die Erfahrung lehrt, leicht veränderliche Molecüle organischer Verbindungen vorhanden, sondern es treten noch besondere Verhältnisse hinzu, unter welchen die specifischen diosmotischen Eigenschaften wohl auch eine wichtige Rolle spielen dürften. Unter Mithülfe der Diosmose ist nicht nur eine ausgiebige Zersetzung durch eine an sich unbedeutende Dissociation möglich, sondern es ist auch die Möglichkeit gegeben, dass ein Dissociationsproduct vielleicht erst in einer anderen Zelle zur Wirkung kommt und diese Wirkung kann, auch wenn die Quantität des wirkenden Körpers nur sehr gering ist, doch eventuell eine sehr ausgedehnte sein, wie z. B. gewisse Fermente zeigen, welche eine unverhältnissmässig grosse Menge eines Körpers chemisch umwandeln können vgl. p. 91.

Ob und in wie weit der in Pflanzenzellen unter Umständen hohe hydrostatische Druck die Ausgiebigkeit eines Dissociationsvorganges beeinflusst, ist nicht bestimmt vorauszusagen und entscheidende Versuche, welche eine Beurtheilung gestatten könnten, liegen nicht vor. Gestützt auf die von der Theorie geforderte und durch das Experiment bestätigte Beziehung zwischen Schmelztemperatur und Druck<sup>1</sup>, dürfte man wohl erwarten, dass im allgemeinen die dissociirte Menge mit wachsendem Drucke abnehmen wird, wenn die Dissociationsproducte ein grösseres Volumen einnehmen als der unzersetzte Körper, während im umgekehrten Falle die dissociirte Körpermenge mit dem Drucke sich vermehren würde. Abgesehen von gewissen Bedenken, könnten die Zersetzungen bei Dissociation mit anderweitigen molecularen Umlagerungen verbunden sein, welche ein anderes, als das sonst zu erwartende Resultat herbeiführen. Uebrigens ist wohl anzunehmen, dass der, gegenüber den Molecularkräften ja immer nur geringe Druck von einigen Atmosphären, für die Dissociationsvorgänge nicht gerade von sehr grosser Bedeutung sein dürfte<sup>2</sup>.

1) Siehe Clausius, Die mechanische Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 172.

2) Auch über den Einfluss eines hydrostatischen Druckes auf die Löslichkeit fester Körper ist noch nichts bekannt und der hier in Betracht kommenden complicirten molecularen Wirkungen halber, ist auch nicht wohl das zu erwartende Resultat vorauszusagen. Die Absorption eines Gases wird hingegen nach Henry-Dalton'schem Gesetz zu beurtheilen sein, falls das Gas in der Zelle producirt wird. Nur in diesem Falle ist eine grössere Anhäufung gelösten Gases zu erwarten und der diosmotische Austausch mit der an dem Protoplasmakörper stossenden gasärmeren Aussenflüssigkeit wird fortwährend dahin zielen, die im Zellinhalt

## 21. Druckverhältnisse in der Zelle.

Die osmotischen Leistungen der Zellinhaltsstoffe werden, wie schon gezeigt wurde, durch die Plasmamembran, nicht durch die Zellhaut bestimmt. Dieses folgt ja mit Nothwendigkeit aus der Ueberlegung, dass die nicht diosmirenden Inhaltsstoffe nur mit der Plasmamembran in Contact kommen und die Osmose nur durch auf unmessbare Entfernung wirkende Molecularkräfte hervorgebracht wird. Die Erfahrung zeigt denn auch, wie der Turgor einer Zelle sofort sinkt, wenn durch Tödtung der Zelle die Continuität der Plasmamembran unterbrochen wird, eben weil die Inhaltsstoffe in der Zellhaut nur sehr geringe osmotische Druckhöhe bewirken <sup>1)</sup>. Die trotz der stark verdünnten Lösungen in Pflanzenzellen unter Umständen sehr hohen hydrostatischen Druckkräfte waren deshalb auch ganz unverständlich, so lange man, wie es bislang ausnahmslos geschah, die Bedeutung der Plasmamembran übersah und nur die osmotischen Druckversuche im Auge hatte, welche mit Zellhaut oder ähnlich wirkenden Membranen angestellt waren.

Wie in unseren Apparaten die Thonzelle, so ist in der Pflanzenzelle die Zellhaut Widerlage für die Plasmamembran, welche den Protoplastkörper nach aussen abgrenzt und welche so im Verbande mit der widerstandsfähigen Zellhaut hohe hydrostatische Druckkräfte entwickeln kann. Wo Zellsaft vorhanden, trennt diesen eine Plasmamembran vom Protoplasma, welches auch hier seine osmotische Wirkung geltend macht, der jedoch eine gleiche, aber entgegengesetzte Druckkraft durch osmotische Leistung des Zellsaftes entgegentritt. In rein formeller Hinsicht würde dieses Einschachtelungssystem einer Thonzelle mit aufgelagerter Niederschlagsmembran gleichen, innerhalb welcher eine zweite kleinere Zelle mit anderem Inhalt frei schwebt. Würde dieser höhere osmotische Wirkung hervorbringen, so muss die Niederschlagsmembran — Bedingungen zur Membranbildung vorausgesetzt — so lange in die Fläche wachsen, bis durch Verdünnung ihres Inhaltes und gleichzeitige Concentrirung der sie umgebenden Flüssigkeit innerhalb und ausserhalb der frei schwebenden Zelle ein gleicher osmo-

---

gelteste Gasmenge zu vermindern und den üblichen diosmotischen Gleichgewichtszustand herzustellen. — Auch mit der Verdünnung einer Lösung ändert sich die procentische Menge des im dissociirten Zustande befindlichen Körpers. Das bis dahin bekannte ist von Naumann zusammengestellt. Siehe dessen Allgemeine Chemie 1876, p. 547 ff.

1) Vgl. z. B. Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 140.

tischer Druckzustand hergestellt ist und ganz dasselbe gilt auch für die Zellsaft und Protoplasma trennende Plasmamembran. Ganz analog verhält es sich aber auch mit anderen Gebilden, die wie z. B. die Gerbsäurekugeln von einer wachstumsfähigen Niederschlagsmembran umkleidet sind, gleichviel ob solche abgegrenzte Gebilde im Protoplasma oder im Zellsaft liegen.

Was soeben bezüglich des Zellsaftes und anderer durch eine Niederschlagsmembran innerhalb der Zelle abgegrenzter Theile gesagt wurde, ergibt sich aus früheren Erörterungen so bestimmt, dass eine specielle Beweisführung hier nicht mehr nöthig ist. Uebrigens müsste ja auch der Zellsaft durch den Druck, welchen eine elastische gespannte Zellhaut auf den Protoplasmakörper ausübt, durch das für Wasser leicht permeable Protoplasma nothwendig hindurchgepresst werden, wenn dieses nicht durch entsprechenden Gegendruck verhindert würde und ein solcher Druck kann im Zellsaft natürlich nur durch osmotische Wirkung erzeugt werden. Die im Protoplasma gelöst enthaltenen Stoffe müssen natürlich auch einen ihrer Leistung innerhalb der Plasmamembran entsprechenden osmotischen Druck zu Stande bringen, doch muss hier auch in Erwägung gezogen werden, ob und in wie weit der Protoplasmakörper vermöge seiner specifischen Structur und Eigenschaften andere als osmotische Druckkraft zu entwickeln vermag. Solches ist in der That der Fall, doch sind diese Druckkräfte, wie in Folgendem gezeigt werden wird, gegenüber den hydrostatischen Druckkräften nur gering und kommen wohl für Gestaltänderung des Protoplasmakörpers, nicht aber für den unter Umständen sehr hohen Druck in Betracht, welchen der Zellinhalt gegen die Zellhaut ausübt. Im voraus sei hier bemerkt, dass auch die wachstumsfähige Plasmamembran, selbst wenn sie gekrümmte Flächen von sehr geringem Radius bildet, doch Druckkräften keinen erheblichen Widerstand entgegenzusetzen vermag.

Ein gegen wasserreiches Protoplasma ausgeübter Druck wird, wie der Erfolg zeigt, jedenfalls ziemlich gleichmässig fortgepflanzt und dass in dieser Hinsicht sich Protoplasma annähernd wie ein zähflüssiger Körper verhält, ist wohl nie angezweifelt worden. Einem leichten, mit einem Haar bewirkten Druck geben z. B. Plasmodien von Myxomyceten nach und der sofortige Rückgang auf die zuvorige Gestalt, sobald der Druck aufgehoben wird, zeigt, wie trotz der Pressung die im lebensfähigen Protoplasma wirksamen gestaltenden Kräfte fort dauerten. Das Fortströmen des Protoplasmas von der gepressten Stelle nach Orten geringeren Widerstandes demonstrirt zugleich die hydrostatische Fortpflanzung des Druckes. Analoge Erscheinungen sind aber auch am

Protoplasma anderer Pflanzen als Folge einer beliebigen Druckwirkung zu beobachten. Auch das Hinstreben zur Kugelform, welches sich im Protoplasma allgemein geltend macht, zeigt, wie nicht nur ein Druck hydrostatisch fortgepflanzt wird, sondern auch, dass weder das Innere des Protoplasmas, noch seine peripherische Umkleidung einen Widerstand entgegensetzen, welcher dem Cohäsionszustand eines festen Körpers entsprechen würde.

Der Aggregatzustand und die Widerstandsfähigkeit einer wirklichen Gallerte kann dem Protoplasma, wie u. a. die Strömung in Folge eines Druckes zeigt, nicht zukommen, sicher wenigstens nicht seiner ganzen Masse nach. Sollte aber eine relativ consistentere Substanz ein Balkennetz im Protoplasma bilden, so kann dieses Netz, der namhaft gemachten Thatsachen halber, erhebliche Festigkeit jedenfalls nicht besitzen und demgemäss auch nicht durch Quellung oder auf andere Weise Druckkräfte von mehreren Atmosphären entwickeln, wie sie im Protoplasma thatsächlich gefunden werden. Es kommt hier, wie auch im Folgenden, nur das Verhalten des lebenden Protoplasmakörpers in Betracht und es ist für die hierauf zu bauenden Schlussfolgerungen ohne Bedeutung, wenn irgend eine Grundmasse des Protoplasmas für sich zwar festere Consistenz besässe, im lebenden Protoplasma aber, etwa aus analogen Gründen wie die Plasmamembran, jedem Zuge und Drucke nachgeben würde. Aus den gesammten geltend gemachten Thatsachen folgt mit Nothwendigkeit, dass ein irgend erheblicher Druck im Protoplasma nur auf osmotischem Wege zu Stande kommen kann. Feste und quellungsfähige Körper werden eine Rolle mitspielen können, wenn sie nur Wasser inhibiren und so eine Concentration der osmotisch wirksamen Lösung herbeiführen. Auch dann können solche feste Körper für locale Druckwirkungen in Betracht kommen, wenn sie z. B. im wenig mächtigem Wandprotoplasma zwischen die beiden Plasmamembranen eingezwängt sind.

Die obigen Erwägungen sind für die gezogenen Schlussfolgerungen zwingend genug, um hier auf anderweitige Argumentation verzichten zu können. Auch ist mit dem Hinweis auf das Hinstreben zur Kugelform eigentlich schon gesagt, warum nicht der Cohäsionszustand des Protoplasmakörpers, also auch nicht der der Plasmamembran ausreicht, um selbst bei sehr starker Krümmung erheblichen Widerstand leisten zu können, welcher, *ceteris paribus*, dem Radius umgekehrt proportional ist<sup>1)</sup>.

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 114.

Die möglichste Annäherung an die Kugelgestalt, welche nicht lebensfähiges Protoplasma ergibt, sowohl wenn es eine continuirliche Masse als auch wenn es eine Mantelschicht um Zellsaft bildet, beweist eben, dass weder Protoplasma, noch Plasmamembran erheblichen Dehnungswiderstand leisten, denn sonst würde eine Gleichgewichtsfigur erreicht sein, ehe für jeden Punkt der Oberfläche die Summe der reciprocen Werthe der Hauptkrümmungsradien dieselbe, d. h. ehe der Körper in diesem Falle eine Kugel wurde<sup>1)</sup>. Uebrigens kann unsere Schlussfolgerung bezüglich des Dehnungswiderstandes auch aus Ausdehnung und Zusammenziehung von Protoplasmakörpern bei nur geringem Wechsel in der Concentration des umgebenden Mediums abgeleitet werden und für die Plasmamembran ist ja schon früher gezeigt, wie eine nur geringe dehnende Kraft Flächenwachsthum hervorruft. Der Gedanke, es möchte eine Wandschicht aus Protoplasma, ähnlich wie ein Gewölbe, einem darauf lastenden Druck Widerstand leisten, resp. durch Quellung höheren Druck erzeugen, wird, soweit es sich um anderen als osmotischen Druck handelt, sofort durch obige Erörterungen widerlegt. Uebrigens gibt es auch Objecte, bei denen das Protoplasma von ebenen Flächen begrenzt wird, mit welchen parallel oder gegen welche der Druck elastisch gespannter Zellhaut wirkt.

Geringe Druckwirkungen müssen allerdings im Protoplasmakörper auf andere Weise als durch osmotische Wirkung entstehen, wie aus Gestaltänderungen des Protoplasmas gefolgert werden kann. Mechanische Ursachen für Entstehung irgend einer Hervorragung am Protoplasmakörper kann entweder eine örtlich gesteigerte Druckwirkung oder ein verminderter Widerstand der peripherischen Schicht sein, welcher sowohl durch ungleiche Mächtigkeit oder Qualität, als auch durch local begünstigte Wachstumsbedingungen der Plasmamembran (resp. des Hyaloplasmas) zu Stande kommen könnte. Die Erfahrungen über das Streben des Protoplasmas kugelige Form anzunehmen, machen es von vornherein höchst unwahrscheinlich, dass, wenigstens an in Wasser liegenden Objecten, ungleiche Widerstandsfähigkeit der peripherischen Schicht Veranlassung zum Hervortreiben von Hügeln oder zu anderen Gestaltsänderungen am Protoplasmakörper werde. Eher möchte vielleicht eine local verschiedene Widerstandsfähigkeit der peripherischen Schicht bei in Luft befindlichen Plasmodien der Myxomyceten in Betracht kommen, aber falls solches zutreffen sollte, die wesentliche Ursache der gestaltlichen Aenderung dieser Objecte liegt nicht in solchem

1) Vgl. z. B. Willner, Physik II. Aufl., Bd. I, p. 275.

differenten Widerstände. Es ist dieses aus verschiedenen Thatsachen bestimmt abzuleiten, von denen ich hier nur das Fortströmen von bewegungsfähigem Protoplasma aus den consistenteren peripherischen Schichten erwähne, welche dabei entleert zurtückbleiben können.

Ich unterlasse es, weitere Thatsachen beizubringen, welche in gleicher Weise zeigen, dass Ausbauchungen u. s. w. durch im Protoplasma entwickelte und local wirkende Druckkraft hervorgerufen werden. Eine solche Druckkraft muss übrigens nur sehr gering sein, denn sie hat ja wesentlich nur die von der peripherischen Schicht des Protoplasmas ausgehenden Widerstände (Cohäsion, Hinstreben zur Kugelform) zu überwinden; im übrigen aber reicht ein ganz geringer einseitiger Ueberdruck aus, um auch gegen Zellsaft, welcher unter hohem Druck steht, Protuberanzen hervortreiben zu können, indem ja zu beiden Seiten der Plasmamembran fortwährend gleicher osmotischer Druck bestehen bleibt. Solche Druckkräfte dürfen vermöge der Structur des Protoplasmas, etwa durch einseitig geförderte Quellung zu Stande kommen, ohne in Widerspruch mit der früheren Schlussfolgerung zu treten, welche osmotische Entstehung ja nur für etwas erheblichere Druckwirkung fordert. Uebrigens wird auch eine gegen einen Punkt gerichtete Protoplasmaströmung die zu gewisser Ausbauchung an dieser Stelle nöthige Arbeit leisten können.

Protoplasmaströmungen, gleichviel wie sie entstanden sind, müssen natürlich eine gewisse mechanische Wirkung ausüben, welche übrigens in allen Fällen einem nur sehr geringen Drucke gleichkommt, wie uns eine einfache Betrachtung zeigen kann. Nach Toricelli's Theorem ist die Höhe ( $h$ ) einer Flüssigkeitssäule, welche eine bekannte Ausflussgeschwindigkeit ( $v$ ) erzeugt  $h = \frac{v^2}{2g}$  und durch diese Höhe wird natürlich auch der Druck bestimmt, welcher entstehen würde, wenn die ganze lebendige Kraft eines Flüssigkeitsstromes in mechanische Arbeit verwandelt würde.

Nach der von Hofmeister<sup>1)</sup> gelieferten Zusammenstellung erreicht nun keine Protoplasmaströmung eine Geschwindigkeit von 1 Mm. in der Secunde und wenn wir diesen zu hohen Werth annehmen, ergibt sich  $h = \frac{1^2}{2 \cdot 9809} = 0,000051$  Mm., d. h. mit der angenommenen Geschwindigkeit strömendes Protoplasma würde im höchsten Falle einen

1) Pflanzenzelle 1867. p. 48. Die grösste Schnelligkeit ergab Didymium Serpula mit 10 Mm. in der Minute; die Bewegungen in den Staubfadenhaaren von Tradescantia erreichen nicht einmal 1 Mm. pro Minute.

Druck hervorbringen können gleich dem Drucke einer 0,00005 Mm. hohen Flüssigkeitssäule aus Protoplasma, welcher ein ungemein geringer ist, selbst wenn das specifische Gewicht des Protoplasmas wesentlich höher, als das des Wassers sein sollte. Thatsächlich fällt die durch Strömung mögliche Druckwirkung immer noch weit geringer aus und so hat es denn auch keinen Werth durch Rechnung zu zeigen, welchen Druck z. B. eine rotirende Protoplasmaströmung von bekannter Schnelligkeit und bekannter Krümmung der Bahn gegen die Zellwand ausübt. Bemerkenswerth ist aber, dass selbst der durch verhältnissmässig langsame Strömung hervorgebrachte Druck im Stande ist, erhebliche Aussackungen am Protoplasma zu erzeugen, wie nicht selten da zu beobachten ist, wo eine Stauung, z. B. durch sehr starke Krümmung der Strombahn, veranlasst wird. Es zeigt dieses evident, wie eine ungemein geringe Druckkraft zur Formänderung eines Protoplasmakörpers ausreicht.

Gleichviel ob nun das Protoplasma eine einfache Wandschicht bildet, in Strängen und Bändern den Zellraum durchsetzt oder sonst irgend eine Form besitzt, das Princip der Gleichheit von Wirkung und Gegenwirkung muss nothwendig immer gewahrt sein und welcher Art auch bewegende Kräfte und Widerstände sind, für den statischen Zustand muss die Resultante der nach den drei Raumdimensionen genommenen Componenten für jeden Punkt der Oberfläche Null als Summe ergeben. Meine Absicht ist es nicht zu beleuchten, in wie weit sich die Mechanik von Gestaltungsvorgängen im Protoplasmakörper nach diesem Princip erläutern lassen und ebensowenig liegt es in meinem Plane, die gestaltenden Kräfte selbst und die Ursachen von Protoplasmaströmungen einer Discussion zu unterziehen, welche bei der heutigen Sachlage doch zu keinem befriedigenden Resultate führen könnte.

Die Discussion über mechanischen Widerstand und mechanische Leistungen des Protoplasmas wurde absichtlich, so weit als möglich, ohne bestimmte Vorstellung über die Structur geführt. Was den Aggregatzustand anbelangt, so kann dieser, wie auch andere Autoren schon folgerten, sicher nicht der einer Flüssigkeit sein, welche einen Druck vollkommen hydrostatisch fortpflanzt. Andererseits bedarf es aber nur einer in geringem Grade von einer Flüssigkeit abweichenden Cohäsion, um auf einen Punkt einen so geringen Ueberdruck ausüben zu können, wie er nöthig ist, um gestaltliche Aenderungen des Protoplasmas zu Stande zu bringen; der Aggregatzustand eines nur ein wenig gelatinösen

Körpers würde in dieser Hinsicht Genüge leisten können<sup>1)</sup>. Mit solchem Aggregatzustand ist sowohl die Senkung specifisch schwerer Körper verträglich<sup>2)</sup>, wie auch die Suspension im specifischen Gewichte nicht zu sehr abweichender Körper. Letztere hält übrigens auch schon in zähflüssigem Schleim sehr lange an und kann dann dauernd werden, wenn Bewegungsvorgänge, wie sie im Protoplasma thätig sind, immer von neuem Vertheilung bewirken.

Ob nun der Protoplasmakörper, abgesehen von der peripherischen Umkleidung, eine wesentlich homogene Masse darstellt oder immer von einem Balkennetze einer Grundmasse durchzogen ist<sup>3)</sup>, lässt sich noch nicht sicher entscheiden, jedenfalls besitzt aber eine schwammige Gestaltung der Protoplasmakörper da, wo in demselben nicht unmittelbar zum Protoplasma gehörige Körper vertheilt sind. Doch auch ohne Entscheidung über diese Frage folgt aus den thatsächlichen Beobachtungen, dass weder dem ganzen Protoplasmakörper, noch einer eventuellen Grundmasse in diesem die Widerstandsfähigkeit eines wirklich festen Körpers zukommen kann<sup>4)</sup>. Freilich ist damit noch nicht ausgeschlossen, dass die Grundmasse an sich zwar ein fester Körper ist, aber im lebenden Protoplasma eine leichte Verschiebbarkeit constituirender Theilchen aus analogen Gründen gestattet, wie wir sie für die Plasmamembran kennen lernten.

Bewegungsvorgänge können wohl zu Schlüssen hinsichtlich der Structur des Protoplasmas dienen, die Structur selbst aber wird in unserer Vorstellung an einen statischen Zustand im Protoplasma geknüpft sein. Es ist dieses öfters von Autoren bei Argumentationen über die Structur des Protoplasmas vernachlässigt worden, ebenso wie auch, dass wechselnde Gestaltung des Protoplasmakörpers ohne Variation der Resultanten aus Triebkraft und Widerständen unmöglich ist. So ist z. B. auch jüngst wieder diesen fundamentalen Principien bei Beurtheilung der Kugelgestaltung des Protoplasmas von Velten (l. c.) keine

1) Specielle Untersuchungen würden wohl über den Cohäsionszustand des lebenden Protoplasma besseren Aufschluss geben können. Ich erinnere z. B. daran, dass in Primordialzellen eine gewisse Cohäsion unvermeidlich ist, wenn der Widerstand der peripherischen Schichten als verschwindend und zugleich die Existenz einer gewissen osmotischen Wirkung nachgewiesen wird.

2) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, 1867, p. 352.

3) Solcher netzförmige Bau ist vereinzelt beobachtet worden. Siehe Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, II. Aufl., p. 20 und Studien über Protoplasma 1876, p. 20.

4) Velten Bot. Ztg. 1876, p. 327 nimmt einen Körper von festem Aggregatzustand im Protoplasma an. In der mir allein bekannten vorläufigen Mittheilung hat der Autor die Gründe für diese Annahme nicht dargelegt.

Rechnung getragen, so weit sich wenigstens nach der mir vorliegenden Notiz beurtheilen lässt. Wie wir die Eigenschaften des wasserreichen Protoplasmas kennen, ist das Hinstreben zur Kugelform stets ebenso sicher vorhanden, als zwischen den constituirenden Theilchen Molecularkräfte thätig sind, die jeweilige Form des Protoplasmakörpers ist ja aber das Resultat aus diesen Bestrebungen und anderen Wirkungen.

Kehren wir nun zur Betrachtung der Druckzustände innerhalb der Zellen zurück. Es ist früher gezeigt, wie und warum in unseren Niederschlagsmembranen, bei gleicher Concentration der Lösungen, Krystalloide eine ganz unverhältnissmässig höhere Druckkraft hervorbrachten als Colloide (p. 73) und so muss natürlich, um osmotisches Gleichgewicht zwischen Körpern beider Kategorien herzustellen, die Lösung eines Colloides viel concentrirter genommen werden, als die Lösung eines Krystalloides. Die nöthige Concentrationsdifferenz ist nicht allein von der Natur der angewandten Körper und den specifischen osmotischen Eigenschaften der Membran, sondern auch von dem Concentrationsgrade der Lösungen abhängig, da dieser und die Druckhöhe nicht in einem einfachen Verhältnisse stehen. Wahrscheinlich nimmt im allgemeinen, von einer gewissen Dichte der Lösung ab, die Druckhöhe schneller zu als die Concentration, während unterhalb dieser Dichte sich die Sache gerade umgekehrt verhalten kann, wie in auffallender Weise die Versuche mit arabischem Gummi in Membran aus Ferrocyankupfer ergaben.

Der Zellsaft ist meist eine verdünnte Lösung von Salzen, welche aber eine gleiche osmotische Wirkung wie das substanzreiche Protoplasma hervorzubringen hat. In diesem sind nun Proteinstoffe verhältnissmässig reichlich enthalten, Colloide, welche, nach ihrer auffallend langsamen Diffusion zu urtheilen, immer nur geringe osmotische Druckhöhen erzeugen werden, wie es auch Versuche mit flüssigem Leim und Conglutin ergaben (p. 74). Es werden demgemäss gelöste Proteinstoffe in erheblicher Concentration im Protoplasma enthalten sein können, selbst dann noch, wenn andere im Protoplasma gelöst enthaltene Stoffe eine osmotische Leistung hervorbringen, welche nicht allzuviel hinter der des Zellsaftes zurückbleibt. Weil aber unbekannt ist, in wie weit andere osmotisch wirksame Körper sich im Protoplasma finden, kann natürlich nicht gefolgert werden, dass die eiweissartigen Stoffe im Protoplasma eine concentrirte Lösung bilden müssen. Uebrigens sprechen

Vermuthungen wie die Erklärungen bei Coagulation. Dafür, dass in der That gewisse Proteinstoffe im Protoplasma in erheblicher Menge enthalten sind. In gleicher Weise ist es nun ohne weiteres verständlich, warum die colloidale Gerbsäure in den Gerbsäurekugeln in relativ hoher Concentration enthalten ist? und umgekehrt folgt aus diesem Factum, dass die osmotische Wirkung der Gerbsäure in der sie umkleidenden Membran nur gering ist und ferner, dass der Gerbsäure krystalloide Körper nicht in erheblicher Menge beigelegt sein können. Ebenso wird eine erhebliche Beimischung von Colloiden zum Zell-saft die osmotische Leistung dieses vielleicht nur wenig steigern<sup>2</sup>. In Ferrocyankupfermembran wurde z. B. durch eine 6procentige Lösung von arabischem Gummi ein osmotischer Druck von 26 Ctm. Quecksilber erzeugt, während eine nur 1procentige Lösung von Kalisulfat eine osmotische Leistung von 192 Ctm. ergab.

Wenn zwei oder mehrere Körper sich nicht zersetzen, so wird die osmotische Leistung einer Lösung wohl nicht viel geringer sein, als die Summe der Wirkungen, welche die einzelnen Körper im isolirten Zustand ergeben (p. 67). Solches gilt natürlich nicht mehr, sobald chemische Umsetzungen ins Spiel kommen, und wenn z. B. ein Krystalloid zu einem Colloide würde, so könnte die osmotische Leistung der gemischten Lösung vielleicht sich in sehr hohem Maasse vermindern. Ob solches z. B. bei Verbindung gewisser Salze mit Eiweissstoffen eintritt, kann ich nicht sagen, wie dem aber auch sei, aus der einfachen qualitativen und quantitativen Kenntniss der Aschenbestandtheile des Protoplasmas wird man nicht auf die osmotische Leistung dieser im Protoplasma schliessen dürfen. Wohl aber würde eine Kenntniss aller gelösten Stoffe, ihrer osmotischen Einzelwirkung und der osmotischen Leistung der gemischten Lösung eventuell zu Schlüssen über Constitution der Körper in der Lösung führen können. Eine von solchen Gesichtspunkten geleitete Forschung könnte wohl zunächst unter Zuhilfenahme unseres osmotischen Apparates zur Entscheidung rein chemischer Fragen Verwendung finden.

Den höchsten osmotischen Druck übt der Inhalt einer Zelle gegen die Zellwandung natürlich dann aus, wenn diese mit reinem Wasser

1) Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 12.

2) In manchen botanischen Schriften zieht sich die Annahme, die Colloide erzeugten hohen Turgor wie ein Dogma hin. Beweise dafür sind aber niemals beigebracht worden.

imbibirt ist. Tritt an dessen Stelle eine Lösung, so vermindert sich entsprechend der auf der Zellwand lastende osmotische Druck und wird Null, wenn die die Zellwand imbibirende Lösung in Contact mit der Plasmamembran gleiche osmotische Wirkung wie die Inhaltsstoffe des Protoplasmas hervorbringt. Weitere Concentration der Aussenflüssigkeit contrahirt dann in bekannter Weise den Zellinhalt bis zu dem Grade, wo wieder osmotisches Gleichgewicht in Folge der durch Volumabnahme bedingten Concentration des Protoplasmas und des Zellsaftes hergestellt ist. Protoplasma und Zellsaft, und ebenso innerhalb dieser in einer Membran eingeschlossene Lösungen müssen ihr Volumen immer derart verändern, dass sich die zu beiden Seiten der Membran thätigen osmotischen Wirkungen im Gleichgewicht befinden. Da aber Concentration und Druckhöhe nicht in einem einfachen Verhältnisse stehen, so kann die Volumabnahme eine ungleiche sein und falls im Protoplasma eine Lösung von hoher Concentration vorliegt, so ist nach dem vorhin Gesagten einige Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass das Volumen des Protoplasmas in geringerem Grade als das des Zellsaftes abnimmt. Wie der rasche Verlauf der Contraction zeigt, bewegt sich Wasser mit Schnelligkeit durch die Plasmamembranen, jedoch anscheinend nicht schneller als durch künstliche Niederschlagsmembranen; wenigstens schrumpfen mikroskopische Zellen aus gerbsaurem Leim in Zuckerlösung mit grosser Schnelligkeit. Die vollkommen freie Fläche der Membran wird allerdings die Wasserbewegung begünstigen (vgl. p. 59), doch muss man auch wohl beachten, wie an diesen kleinen Objecten das Verhältniss zwischen Rauminhalt und Oberfläche zu Gunsten dieser letzteren gestaltet ist.

Eine Lösung, welche eine gerade bemerkliche Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand bewirkt, wird in der Plasmamembran eine nur um ein geringes höhere Druckwirkung hervorbringen, als sie der Inhalt der Zelle gegen die mit Wasser imbibirte Zellwandung ausübte. Vorausgesetzt ist hierbei, dass der von der Zellwandung umschlossene Raum bei der Contraction des Protoplasmas unverändert blieb, beide Seiten der Plasmamembran osmotisch gleichwerthig sind und Stoffe durch die Plasmamembranen nach keiner Richtung diosmiren, was z. B. bei Anwendung von Zuckerlösung mindestens äusserst annähernd erreicht ist. Auf solche Weise lässt sich nun freilich der in einer Zelle bestehende Druck nicht ermitteln, so lange wir von keinem Stoffe seine osmotische Leistung in einer Plasmamembran kennen und es wird deshalb vielmehr die Aufgabe sein, diese Leistung für einen Körper zu



Um die ~~woben~~ eröffneten Gesichtspunkte praktisch verwenden zu können, fehlen noch die nöthigen Untersuchungen. Innerhalb zeigen die mit künstlichen Niederschlagsmembranen gewonnenen Resultate, im Vergleich mit der zur Aufhebung des Turgors in Pflanzenzellen nöthigen Concentration einer Lösung, wie in den Pflanzenzellen hohe osmotische Druckkräfte zu erwarten sind. So wurde in den Parenchymzellen der Staubfäden von *Cynara Scolymus* beginnende Contraction des Protoplasmakörpers durchschnittlich durch eine Rohrzuckerlösung von 8 bis 10 Procent Gehalt erzielt und eine solche würde in einer Membran aus Ferrocyan Kupfer eine Druckhöhe von etwa 5 Atmosphären bewirken<sup>1</sup>. In den Blattstielgelenken von *Mimosa pudica* wurde der osmotische Druck gewöhnlich durch eine 6procentige Zuckerlösung aufgehoben, welche freilich in Membran aus Ferrocyan Kupfer nicht solche Druckhöhe erzeugen würde, wie sie in activen Parenchymzellen des Gelenkes bestehen muss, in denen schon eine theilweise Aufhebung des Turgors durch eine Reizung, eine Erniedrigung des Druckes von 5 Atmosphären nach sich ziehen kann<sup>2</sup>. Allein die osmotische Leistung des Zuckers in Ferrocyan Kupfermembran ist ja auch kein Maass für dessen osmotische Leistung in einer Plasmamembran, welche thatsächlich erheblich höhere Werthe ergeben muss, weil eben der in den Gelenkzellen von *Mimosa* bestehende hohe Druck osmotisch zu Stande kommt.

Die von mir an bewegungsfähigen Objecten über die Kraft dieser Bewegungen ausgeführten Messungen konnten der Natur der Sache nach kein genaues Maass für die in einzelnen Zellen bestehende Druckkraft abgeben, sondern nur zeigen, welches Minimum von Druckhöhe mindestens in gewissen activen Zellen bestehen muss, wenn die bewegende Kraft osmotischen Ursprunges ist. So ist es denn auch vollkommen unzulässig, die so gewonnenen Zahlen und die zur Contraction des Protoplasmas nöthige Concentration zu vergleichen, um etwa gar

1, Der osmotische Druck in Zellen der Filamente von *Cynara Scolymus* ist sicher höher als 1 Atmosphäre Pfeffer, *Physiol. Unters.* 1873, p. 124. Die Redaction des durch directe Messung gefundenen weit höheren Druckes auf obiges Maass ergab sich aus am n. O. nachzusehenden, auf die Volumzunahme der gewaltsam gedehnten Zellen basirte Erwägungen. Diese bestehen allerdings zu Recht, und eine Senkung des Turgors mit der Dehnung ist nothwendig, wenn nicht während und nach dieser der osmotische Druck durch Wasseraufnahme wieder steigt. Solches wird thatsächlich wohl der Fall sein, da die imbibirten Zellwände Wasser liefern können und die Aufnahme dieses schnell von Statten geht. Es dürfte deshalb wohl der Turgor nicht in dem Maasse bei der Dehnung der Filamente sinken, wie ich es früher annahm.

2, Pfeffer, *Periodische Bewegungen* 1875, p. 112.

hiernach beurtheilen zu wollen, ob derselbe Stoff in Plasmamembranen verschiedener Zellen gleiche oder ungleiche Druckhöhe bewirkt. Ich beschränke mich deshalb auch auf die obigen kurzen Angaben und weise nur noch darauf hin, welche ungeheuer hohe osmotische Druckkraft unter Umständen in Zellen herrschen muss, da z. B. Zellen sehr zuckerreicher rother Rüben erst durch eine 27procentige Zuckerlösung beginnende Contraction des Inhaltes ergeben. Dass und warum die Zellhaut sehr hohem hydrostatischen Druck Widerstand zu leisten vermag, habe ich an einem anderen Orte auseinander gesetzt <sup>1)</sup>.

Form und Volumen einer frei liegenden Zelle sind stets Resultante aus Elasticität und Dehnbarkeit (resp. Wachsthumfähigkeit) der Zellhaut einerseits und dem auf dieser lastenden Druck des Inhaltes anderseits. Variirt einer dieser Componenten ihrer Intensität nach, so muss auch das Volumen der Zelle sich ändern und zwar um so mehr, je erheblicher die Dehnbarkeit der Zellhaut ist. Hier aber wollen wir annehmen, Volumen und Form des von der Zellhaut umschlossenen Raumes bleibe unverändert, um uns zunächst den Erfolg klar zu machen, welchen Vermehrung oder Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe haben muss, wenn hiervon allein das Protoplasma oder allein der Zellsaft betroffen wird. Wir setzen weiter voraus, dass kein osmotisch wirkender Stoff die Zelle verlässt und auch nicht zwischen Protoplasma und Zellsaft diosmotisch ausgetauscht wird, die Plasmamembran selbst aber ihre osmotischen Eigenschaften unverändert beibehalte. Es sei hier noch daran erinnert, dass ein gelöster Körper in einer Membran die maximale osmotische Druckhöhe erzeugt, sobald der Körper nicht durch die Membran diosmirt.

Mit chemischen Metamorphosen kann natürlich der osmotische Druck sich ändern und dass chemische Processe sowohl im Protoplasma, als im Zellsaft vor sich gehen, ist ja eine bekannte Sache. Nehmen wir zunächst an, es finde eine Steigerung der osmotischen Wirkung der Inhaltsstoffe im Zellsaft statt, dann wird dieser dem Protoplasma Wasser entziehen,

<sup>1)</sup> Bei Hohlgefässen aus festen Körpern wird die Widerstandsfähigkeit gegen Druck bei gewisser Wandstärke ein Maximum erreichen können, wie solches auch Mendeljeff für Glasröhren fand (Berichte d. chem. Gesellschaft 1874, p. 126). Ein solches Maximum gibt es aber nicht für solche Wandungen, in denen die durch Beugung entstehende Spannung in irgend einer Weise, sei es durch die spezifische Molecularstructur oder durch Wachsthum, bis auf ein geringes Maass ausgeglichen wird.

bis durch Verdünnung des Zellsaftes und der gleichzeitigen Concentrirung des Protoplasmas zu beiden Seiten der Membran wieder osmotisches Gleichgewicht besteht. Während hier das Volumen des Zellsaftes zunahm, das des Protoplasmas sich dagegen verringerte, wird es sich gerade umgekehrt gestalten, wenn eine Verminderung der osmotischen Leistung des Zellsaftes eintritt. Ebenso muss Druckzunahme im Protoplasma das Volumen dieses vergrössern, das des Zellsaftes vermindern, eine Druckabnahme im Protoplasma aber gerade zu dem umgekehrten Resultate führen.

In allen Fällen steigt der gegen die Zellhaut ausgeübte Druck, wenn im Protoplasma oder im Zellsaft die osmotische Leistung zunimmt, und sinkt im umgekehrten Falle. Weiss man, ob der Druck gegen die Zellhaut sinkt oder steigt<sup>1)</sup> und kennt man zugleich die relative Volumänderung von Protoplasma und Zellsaft, so ist damit auch festgestellt, in welchem dieser beiden die osmotische Leistung variierte und ob dieses im positiven oder negativen Sinne geschah. Sind im Zellsaft oder Protoplasma von einer wachsthumfähigen Niederschlagsmembran umkleidete Gebilde (z. B. Gerbsäuretropfen) vorhanden, so muss jede Volumänderung des Protoplasmas und Zellsaftes auch auf diese Gebilde rückwirken und zwar derart, dass der Rauminhalt derselben mit Concentrirung des umgebenden Mediums sinkt und mit Verdünnung steigt. Findet eine solche Volumänderung statt und ist ausserdem bestimmt, entweder wie sich der Druck gegen die Zellhaut oder wie sich das Volumen von Zellsaft und Protoplasma ändert, so ist in beiden Fällen der Ort und der Sinn der osmotischen Variation ermittelt, vorausgesetzt, dass in den fraglichen Gebilden selbst die osmotisch wirksame Substanz dieselbe blieb.

Wie sich die Verhältnisse gestalten müssen, wenn eine Schwankung in der osmotischen Wirkung sich gleichzeitig im Protoplasma und Zellsaft geltend macht, ist aus obigem leicht abzuleiten; eine Volumänderung, als Resultante der beiden in gleichem oder entgegengesetztem Sinne ausfallenden Wirkungen, ist nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit natürlich fast immer zu erwarten. Ist nun eine solche Raumveränderung Thatsache, so kann man selbstverständlich nicht wissen, ob jene nur vom Protoplasma oder nur vom Zellsaft oder von beiden gleichzeitig ausgeht. Dieses ist auch nicht zu entscheiden, wenn zu-

---

1) Es würde unter obigen Voraussetzungen auch eine Senkung dieses Druckes anzeigen, wenn eine verdünntere Lösung eines Stoffes zu gleicher Contraction anreichte.

gleich die Aenderung des von der Zellhaut getragenen Druckes und der Raumverhältnisse anderer von Niederschlagsmembran umkleideter Gebilde (Gerbsäurekugeln, Vacuolen u. s. w.) bekannt ist, wenigstens würde nur dann eine bestimmte Schlussfolgerung möglich sein, wenn gewisse quantitative Bestimmungen vorlägen, welche zur Zeit nicht ausführbar erscheinen. Allerdings wird z. B. eine Zunahme des Druckes gegen die Zellhaut und gleichzeitige Volumzunahme des Protoplasmas bestimmt anzeigen, dass im Protoplasma jedenfalls die osmotische Wirkung stieg, jedoch es eben fraglich lassen, ob gleichzeitig im Zellsaft eine geringere Zunahme oder Abnahme der osmotischen Wirkung vor sich ging. Derselbe Zweifel wird auch in allen andern Fällen bleiben, wenn z. B. der Zellsaft an Volumen gewinnt oder verliert, während der Druck gegen die Zellwand steigt oder fällt. Wenn aber zufällig eine Zunahme der osmotischen Wirkung in Protoplasma und Zellsaft in gleichem Verhältniss stattfände, so dass die beiderseitigen Volumina constant blieben, so würde doch diese Druckzunahme einmal aus der Pressung gegen die Zellhaut und ausserdem auch aus der Raumverminderung von Gerbsäurekugeln oder anderen eingeschlossenen Gebilden folgen und dann zugleich die relativ gleiche Aenderung der osmotischen Wirkung in Protoplasma und Zellsaft feststehen.

Der Erfolg von osmotischen Druckschwankungen an Zellen, welche mit elastischer und dehnbarer Zellhaut umkleidet sind, sowie auch an Zellen, welche eine Zellhaut nicht besitzen, ist leicht vorauszusagen. Bleiben die osmotisch wirksamen Stoffe ganz unverändert, während sich das Volumen der Zelle durch vermehrten Druck von aussen vermindert, so werden sich bei Ausgabe von Wasser Protoplasma und Zellsaft in wesentlich gleicher Weise betheiligen, wie bei Contraction mit einem wasserentziehenden Medium.

Wenn, entgegen unsrer bisherigen Voraussetzung, die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran sich derart ändern sollten, dass dieselbe Lösung nun in dieser eine andere Druckhöhe erzeugt, so könnten sich auch Schwankungen der relativen Volumina von Protoplasma und Zellsaft abspielen, deren Verlauf unter gegebenen Bedingungen leicht vorauszusagen ist. In zweierlei Weise könnte die Plasmamembran Steigerung oder Senkung des osmotischen Druckes herbeiführen, entweder indem sie einem zuvor nicht diosmirenden Stoffe Durchtritt gestattet, oder indem sie, ohne eine solche Aenderung, derartig ihre Eigenschaften modificirt, dass dieselbe Lösung nunmehr eine andere Druckhöhe hervorbringt, gleichviel in welcher Weise eine solche Aenderung erzielt wird. Um die Druckhöhe in der zuletzt erwähnten Weise erheblich

fallen oder steigen zu machen, müsste jedenfalls die Substanz der Membran wesentliche Modification erfahren (gewisse Infiltration würde kaum ausreichen), für welche die bis dahin bekannten Eigenschaften der Plasmamembran, ihr diosmotisches Verhalten, ihre Entstehung und Fortbildung keineswegs sprechen. Wenn aber die Diosmose eines zuvor nicht diosmirenden Stoffes eingeleitet wird — falls solches durch Aenderungen in der Membran überhaupt vorkommt — so bleibt zunächst die durch die nicht diosmirenden Stoffe erzeugte Druckhöhe unverändert und ausserdem weicht diese bei sehr geringer Exosmose eines Körpers nur wenig von der maximalen Druckhöhe ab, welche mit Aufhebung der Diosmose derselbe Körper in derselben Membran erzeugen würde. Eine jedenfalls nur langsame Exosmose der wirkenden Körper folgt aber daraus, dass die Inhaltsstoffe lebender Zellen, in der Form und Verbindung in welchen sie in den Zellen enthalten sind, erfahrungsgemäss nicht erheblich durch die Plasmamembran diosmiren. Die Wahrscheinlichkeit spricht also dafür, dass durch Veränderungen in den Plasmamembranen sehr erhebliche Schwankungen der Druckhöhe nicht hervorgerufen werden; freilich kann ich dieses zur Zeit nicht durch einen zwingenden Beweis zur Gewissheit erheben. — Darauf mache ich hier noch aufmerksam, dass die Dicke der Membran keinen Einfluss auf die Druckhöhe hat.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Consequenzen, welche soeben auf Grund der Eigenschaften der Plasmamembran und der osmotischen Wirkung in dieser entwickelt wurden, während des Lebens der Pflanzenzelle in den relativen Volumina von Protoplasma und Zellsaft, sowie der von Plasmamembran umschlossenen Gebilde ihren Ausdruck finden werden, freilich oft complicirt durch Aenderung des Gesamtvolumens der Zelle und noch durch andere Verhältnisse. Bildet sich z. B. Stärke oder Oel aus Glycose, so muss, wenn sich solches im Zellsaft abspielt, die osmotische Wirkung dieses ja nothwendig, eventuell sogar in hohem Grade sinken und Prozesse von analoger osmotischer Bedeutung für Zellsaft oder Protoplasma liessen sich nach bekannten Thatsachen vielfach anführen. Es ist ja aber auch in der That bekannt, dass der Wassergehalt des Protoplasmas in verschiedenen Entwicklungsphasen der lebensthätigen Zelle augenscheinlich ein verschiedener ist, wie es auch nach unseren Darlegungen unter gewissen Bedingungen nothwendig der Fall sein muss. Nach obigem und nach dem was über Bildung der Plasmamembran bekannt ist, können wir auch voraussagen, unter welchen Umständen Vacuolen im Protoplasma auftreten müssen und wenn und wodurch die Vacuolen

sich vergrössern. Freilich wird es noch ausgedehnter Untersuchungen bedürfen, um diese und andere Fragen bestimmter auf ihre causalen Bedingungen zurückführen zu können, umgekehrt werden aber auch die entwickelten Gesichtspunkte, im Verein mit anderweitigen That-sachen, benutzt werden können, um die Art und Weise chemischer Metamorphosen innerhalb der Zelle näher zu verfolgen.

Mit neuen Waffen wird man nun auch an die sich schneller abwickelnden Bewegungs- und Wachsthumsvorgänge (Reizbarkeit, periodische Bewegungen u. s. w.) herantreten können, sowohl um zu ermitteln, ob die Bewegungsursache in osmotischen Druckkräften liegt, als auch um positiven Falles die Fragen zu prüfen, ob die maassgebende Action sich im Protoplasma oder im Zellsaft abspielt. Aus den relativen Volumina dieser würde letzteres natürlich nur mit den vorhin geltend gemachten Einschränkungen festzustellen sein. In der Praxis wird freilich die Ermittlung solcher relativer Volumänderung mit erheblichen und eventuell unüberwindlichen Schwierigkeiten zu kämpfen haben, auch dann, wenn Rauminhalt und Form der Zelle annähernd constant erhalten werden und das Object anderweitige Hindernisse einer Messung nicht entgegenstellt. Selbst wenn das Protoplasma eine einfache Wand-schicht bildet, wird doch, der gestaltlichen Aenderungen dieses Körpers halber, eine Controle des Volumens von Protoplasma und Zellsaft durch directe Achsenmessung nicht leicht mit genügender Genauigkeit ausführbar sein und noch weniger ist ein Erfolg dann zu hoffen, wenn der Protoplasmakörper eine complicirtere Gestalt besitzt.

Jedenfalls wird man an solche Achsenmessungen überhaupt nur dann denken können, wenn die Volumschwankungen sehr erheblich sind, was allerdings bei gewissen Reizbewegungen und periodischen Bewegungen zu erwarten ist, wo der Druck um mehr als die Hälfte und um viele Atmosphären sinken kann. Denn an sich verdünnte Lösungen, wie sie der Zellsaft bietet, müssen, damit ihre osmotische Leistung so weit herabgedrückt wird, jedenfalls durch Wasseraufnahme sehr erheblich, vielleicht proportional der Druckabnahme verdünnt werden, während für concentrirte Lösungen, wie sie vielleicht für Colloide im Protoplasma vorliegen, in Betracht kommt, dass von einer gewissen Concentration ab die Druckhöhen schneller als die Concentration zunehmen können.

Zur Beurtheilung der uns hier beschäftigenden Fragen können aber, wie vorhin gezeigt wurde, auch von wachsthumsfähiger Membran umkleidete Gebilde benutzt werden, wie sie u. a. in Vacuolen und Gerbsäurekugeln, vielleicht auch im Zellkern, Chlorophyllkorn u. s. w. vor-

liegen und an solchen Gebilden wird, wenn sie die Kugelgestalt bewahren, eine Volumänderung, durch eine nur 2 Achsen bestimmende Messung, mit grösserer Genauigkeit und mit grösserer Hoffnung auf Erfolg zu controliren sein. Letzteres ist wohl sicher zu erwarten, wenn das Volumen um  $\frac{1}{4}$  und mehr schwankt, obgleich natürlich die Radien nur im Verhältniss der Cubikwurzeln aus den Volumina zunehmen oder abnehmen. Das Volumen solcher Körper ändert sich nach Maassgabe der osmotischen Wirkung des sie umgebenden Mediums und ist diese Schwankung Thatsache, so kann auch dann noch eine bestimmte Entscheidung unserer Fragen möglich sein, wenn sich das Volumen der Zelle gleichzeitig vergrössert oder verkleinert. Wäre aber für die fraglichen Gebilde die Volumänderung bei constantem und variablem Rauminhalt der Zelle ermittelt, so würde eventuell die Grösse der Druckänderung selbst zu bestimmen sein und auch noch weitere Schlussfolgerungen dürften im Vereine mit anderweitigen Beobachtungen gezogen und auf sicheren Fuss gestellt werden können.

Wahrscheinlich dürften die gewöhnliche Ursache osmotischer Druckschwankung nicht Modificationen in der Plasmamembran, sondern Vorgänge im Zellinhalt sein, welche letzteren wir insgesamt als chemische Prozesse bezeichnen dürfen, da es sich ja immer um Aenderungen der Eigenschaften eines Körpers handelt. Im allgemeinen wird eine jede chemische Reaction, sofern sie osmotisch wirkende Stoffe betrifft, Senkung oder Steigerung der Druckhöhe bewirken, denn gleiche osmotische Wirkung eines Körpers und der aus ihm hervorgegangenen Producte hat ja wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Mit dem Stoffwechsel muss deshalb der osmotische Druck in einer Zelle sehr gewöhnlich schwanken und Eingriffe, welche auf den Stoffwechsel wirken, kommen auch für den osmotischen Druck in Betracht. Wie sich dieser senken muss, wenn z. B. aus Glycose Oel oder Stärke entsteht, liegt auf der Hand, ebenso wenn aus einem Krystalloid ein Colloid hervorgeht und der unter Umständen ungeheure Unterschied in der Wirkung beider wird sehr grosse osmotische Druckdifferenzen bewirken können, ohne dass ein unlöslicher Körper entsteht.

Causale Erklärung der Druckschwankungen wird somit gewöhnlich an die Aufhellung chemischer Prozesse geknüpft sein, für deren Beginn und Verlauf der specifische Aufbau der Pflanzenzelle in hohem Grade maassgebend sein kann. So ist z. B. schon an einem Beispiel, dem Eisenchlorid, gezeigt worden, wie mit Hülfe der Diosmose aus einem krystalloiden ein colloidalen Körper gebildet werden kann (p. 93) und

nicht minder werden osmotische Prozesse für solche Vorgänge in Betracht kommen, welche nur indirect, d. h. auslösend auf osmotische Druckhöhe, resp. die diese erzeugenden Körper wirken<sup>1)</sup>. Eine kleine Menge eines Stoffes kann ja, wie Fermente lehren, eventuell chemische Zersetzung einer grossen oder gar unbegrenzten Quantität eines anderen Stoffes vermitteln. Analogien, welche im Princip die in der Pflanze sich abspielenden chemischen Vorgänge begreiflich erscheinen lassen, fehlen zwar in keinem Falle, wenn auch die nächste causale Erklärung der in der Pflanze wirklich verlaufenden chemischen Metamorphosen fast überall noch mangelt, wie auch diese Metamorphosen selbst erst zum geringsten Theile bekannt sind. Plötzliche Senkung des osmotischen Druckes, welche z. B. bei Reizbewegungen vorkommt, fordert eine rapid verlaufende Reaction, wie wir ja auch solche ausserhalb des Organismus unter Umständen durch einen seinem Arbeitsmaasse nach verschwindend geringen Auslösungsvorgang, irgend einen kleinen Anstoss von aussen, veranlasst finden; so z. B. bei der fast augenblicklichen Ausscheidung gelöster Körper aus übersättigten Lösungen und dem plötzlichen Uebergang gelöster Colloide in den sog. pectösen Zustand, Prozesse, die ja nothwendig eine Senkung des osmotischen Druckes mit sich bringen müssen.

Wo die osmotische Druckhöhe wiederholte Schwankung zulässt, wie z. B. bei Reizbewegungen, muss jene entweder durch Eingreifen neuen Materiales oder durch Rückkehr desselben Stoffes auf seinen Ausgangspunkt regenerirt werden, welches letztere u. a. bei Reizbarkeit wohl sicherlich stattfindet. Aber auch in diesem Falle müssen immer zwei antagonistische und wohl zu trennende Leistungen thätig sein, natürlich auch dann, wenn u. a. durch die der Materie innewohnenden Molecularkräfte die Rückkehr auf den anfänglichen Zustand herbeigeführt werden sollte, welcher ja nur durch einen anderen Eingriff aufgehoben werden konnte. Anders, als durch im entgegengesetzten Sinne thätige Kräfte, kann auch innerhalb des Organismus unmöglich eine Regeneration von Stoffen zu Stande kommen und wenn wir sachgemäss nicht das Bild einer einfachen, sondern einer doppelten Reaction ins Auge fassen, so sind auch in zahlreichsten Fällen die Mittel geboten, um ausserhalb des Organismus einen chemischen Process wieder rückgängig machen zu können.

1) Auch elektrische, capillare u. a. Kräfte können natürlich auslösend hinsichtlich der osmotischen Wirkung sein, insofern sie z. B. chemische Prozesse hervorrufen.

Gleichviel ob im Protoplasma oder im Zellsaft die den osmotischen Druck regulirende Reaction verläuft, die Fragen, mit denen die Forschung an diese Vorgänge treten muss, bleiben im Princip dieselben. Chemische Processe spielen sich aber bekanntermassen sowohl im Zellsaft, als im Protoplasma ab und a priori kann deshalb jedenfalls nicht als wahrscheinlich angesehen werden, dass die nächste Ursache der osmotischen Druckschwankung etwa im Protoplasma zu suchen ist und dieses auch aus naheliegenden Gründen dann nicht, wenn die Anschauung, welche im Protoplasmakörper den eigentlich lebensthätigen Theil des Organismus sieht, vollkommen begründet ist.

Schwankungen und Leistungen des Druckes, die sichtbaren und messbaren Symptome osmotischer Wirkung, können wohl den Ort angeben, an dem ein chemischer Vorgang verläuft, ohne weiteres aber nie den sich chemisch ändernden Stoff und die Art und Weise der Reaction näher kennen lernen. Im Vereine mit anderweitigen Thatsachen werden aber die Volumen- und Druckschwankungen Anhaltspunkte bieten, um chemische Metamorphosen innerhalb der Zelle und deren Verlauf näher verfolgen zu können. Mit alleiniger Beachtung der Druck- und Volumverhältnisse kann freilich die physiologische Forschung schon in Gebiete dringen, welche bis dahin meist unangreifbar erschienen. So kamen z. B. die Untersuchungen über die Ursache der Bewegungsvorgänge nicht über die Frage hinaus, ob eine Veränderung in der Zellhaut oder im Zellinhalt bestimmender Factor sei, während wir nun zu der Hoffnung berechtigt sind, den morphologisch gegliederten Zellinhalt in physiologischer Hinsicht als einen complexen osmotischen Apparat in allen den Fragen mit Erfolg behandeln zu können, welche sich auf osmotischen Austausch und osmotische Leistungen beziehen.

Die Volum- und Druckschwankungen sind immer nur das consecutive Glied chemischer (resp. physikalischer) Vorgänge, die Frage nach diesen ist mit jenen aufgeworfen und wenn diese Frage nicht sogleich in weiterem Umfang beantwortet werden kann, so wird doch jede wahrnehmbare Reaction entweder über den chemischen Process selbst gewisses Licht verbreiten, oder wenigstens als Controle für osmotische und andere Vorgänge werthvoll sein können. Farbenänderung. Ausscheidung von Stoffen und Lösungserscheinungen an Körpern sind u. a. auch mikroskopisch wahrnehmbare Reactionen, welche der Aufklärung chemischer Vorgänge dienstbar gemacht werden können, sei es nun, dass für solche und andere Reactionen die Bedingungen schon in der Zelle gegeben sind, oder erst durch vorausgehende Operationen geschaffen werden müssen und dann sind ja auch mikroskopisch wahrnehmbare Reactionen

durchaus nicht die einzigen Mittel, um die in der Zelle sich abwickelnden Prozesse zu verfolgen.

Welche methodischen Wege jetzt und fernerhin geboten sind, ihr Ziel vereint sich in dem Streben, Stoffwechsel und Leistungen der Zelle auf die bedingenden Ursachen zurückzuführen. Graduell und spezifisch verschieden thätige Zellen sind aber im Organismus vereinigt; Stoffwechsel und Leistungen der einzelnen Organe und des ganzen Organismus sind Resultate aus den Vorgängen und Wirkungen der einzelnen Zellen, natürlich mit Berücksichtigung von Hemmungen und Widerständen durch passive Gewebe und andere Verhältnisse. Alle chemischen und physikalischen Vorgänge in der Pflanze werden von dem im weiteren Sinne genommenen Begriff von Stoffwechsel und Kraftwechsel (Leistungen im Organismus) umschlossen und da es sich hierbei in letzter Instanz um Wirkungen molecularer Kräfte und die durch diese erzeugten Bewegungsvorgänge handelt, so darf man von Mechanik der Zelle sprechen, deren Ziel es ist, Stoffwechsel und Kraftwechsel causal zu erklären.

## 22. Zellmechanik von Bewegungsvorgängen.

Bei Wachstum und Bewegung, bei Saftausfluss, überhaupt bei den mannigfachsten Vorgängen spielen in der Pflanze osmotische Druckkräfte eine mehr oder minder hervorragende Rolle und kommen deshalb die vorausgegangenen fundamentalen Untersuchungen für eine grosse Zahl physiologischer Fragen in Betracht. Freilich wird es ausgedehnter Arbeiten bedürfen, um die gewonnenen allgemeinen Gesichtspunkte auszubeuten. Wenn mir nun in dieser Richtung noch keine abschliessenden Forschungen zu Gebote stehen, so ist es doch geboten einige mit osmotischem Druck zusammenhängende physiologische Vorgänge zu beleuchten, um die derzeitige Sachlage zu klären. Ich beginne mit den Reizbewegungen, welche mir selbst den ersten Anstoss zu meinen osmotischen Untersuchungen gaben, indem ich einsah, dass ich ohne diese in die Mechanik der Zelle nicht tiefer eindringen konnte.

Durch meine früheren Untersuchungen <sup>1)</sup> an den Staubfäden von *Cynareen* und den Gelenken von *Mimosa pudica* stellte ich fest, dass bei einer Reizbewegung aus den Zellen dieser Objecte eine erhebliche Menge Wasser austritt. Diese Wasserabgabe konnte an den Schnittflächen der Gelenke von *Mimosa* und der zuvor mit Wasser injicirten Filamente von

<sup>1)</sup> Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873.

Cynara unmittelbar wahrgenommen werden, wurde aber für die Filamente von Cynara auch noch durch die aus Messungen an den cylindrischen Zellen sich ergebende Volumabnahme festgestellt. Während der Reizbewegung nimmt nun, wie ich weiter zeigte, der von der gedehnten elastischen Zellwand auf den Zellinhalt ausgeübte Druck nicht zu und in keinem Falle kann also der Wasseraustritt durch eine Steigerung des Druckes veranlasst werden, welchen die Zellhaut auf den Protoplastmakörper ausübt.

Auf Grund dieser Thatsachen konnte ich als höchst wahrscheinlich hinstellen, was jetzt, nach unseren osmotischen Untersuchungen, vollkommen erwiesen ist, dass nämlich nicht die Zellhaut, sondern der Zellinhalt irgend eine Aenderung erfährt, welche das Hervorpressen von Flüssigkeit aus der Zelle durch den Druck der elastischen und gedehnten Zellmembran herbeiführt. Denn wenn sich auch die Zellhaut derart ändern sollte, dass nun in ihr dieselbe Lösung eine geringere osmotische Druckhöhe erzeugen würde — und dieser Einwand konnte früher gemacht werden — so könnte solches doch in keinem Falle einen Austritt von Wasser aus der Zelle veranlassen, so lange die Zellmembran mit unveränderter Kraft auf den Inhalt presst, weil ja die osmotische Druckhöhe von der Plasmamembran bestimmt wird. Und diese Druckhöhe muss unter solchen Umständen ebensogut constant bleiben, als in derselben Niederschlagsmembran, welche auf verschieden poröse Thonzellen aufgelagert wird.

Bei der Reizbewegung wirkt also die Zellhaut nur, indem sie wie ein elastisch gespannter Ballon aus dem Zellinhalt Wasser auspresst, wenn der Druck, und sagen wir gleich der osmotische Druck, im Innern sinkt. Der Wasseraustritt dauert so lange an, bis die mit der Verkleinerung der Zelle abnehmende elastische Spannung der Zellhaut und die mit Concentrirung des Zellinhaltes zunehmende osmotische Wirkung sich im Gleichgewicht befinden. Weiterhin wird dann die Zelle durch die allmählig wieder steigende osmotische Druckhöhe auf das frühere Maass ausgedehnt. Diese Druckschwankungen können an den reizbaren Zellen von *Mimosa pudica* 5 Atmosphären überschreiten<sup>1)</sup> und auch bei den Filamenten von *Cynara Scolymus* dürften sie grösser, vielleicht erheblich grösser als 1 Atmosphäre sein<sup>2)</sup>. In allen Fällen aber sinkt der osmotische Druck bei einer Reizbewegung nur partiell, wie die weitere Verkleinerung der noch gedehnten elastischen Zell-

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 112.

2) Vgl. diese Abhandlung p. 179 Anmerkung.

wandungen bei Aufhebung des Turgors zeigt. Deshalb bleibt die Plasmamembran der Zellwand immer angeschmiegt und auch dann wird eine Abhebung nicht stattfinden können, wenn eine Volumabnahme der gereizten Zelle verhindert wird, was übrigens auch directe Versuche mit Staubfäden von *Centaurea Jacea* bestätigten <sup>1)</sup>.

An eine Zunahme osmotisch wirksamer Stoffe in der die Zellhaut imbibirenden Flüssigkeit und eine hierdurch bewirkte Reizverkürzung ist aus verschiedenen Gründen nicht zu denken. Ich begnüge mich damit darauf hinzuweisen, dass mit Wasser injicirte und in Wasser liegende Staubfäden von Cynareen wiederholt mit gleichem Erfolg gereizt werden können, obgleich unter diesen Umständen sicher die in der Zellwand vorhandenen löslichen Stoffe zum guten Theil entfernt worden wären. Aus diesen und anderen Versuchen folgt auch, dass nennenswerthe Mengen der Zellinhaltsstoffe bei einer Reizbewegung jedenfalls nicht durch die Plasmamembran diosmiren. Erwähnen will ich nur, was übrigens auch leicht zu ersehen ist, dass variable Capillarspannung der Flüssigkeit in der an luftführende Räume grenzenden Oberfläche der Zellhaut, eine Bedeutung für Wasseraustritt in Folge einer Reizung nicht haben kann.

Das nächste Ziel meiner früheren Untersuchungen musste auf Entscheidung der Frage gerichtet sein, ob Zellinhalt oder Zellhaut der reizbare Theil sei und, wie ich voraussagen konnte, ist diese Frage mit der Kenntniss der osmotischen Wirkung der Plasmamembran nunmehr definitiv entschieden. In welcher Weise im Zellinhalt die Druckschwankung herbeigeführt wird, muss auf empirischem Wege ermittelt werden und unlösbar erscheint diese Aufgabe jetzt nicht mehr. Ohne die von uns gewonnenen Fundamente standen aber meine früheren bezüglichlichen Erwägungen auf unklarem und unsicherem Boden und war auch mein allgemeiner Schluss, durch die Reizung werden im Zellinhalt Veränderungen geschaffen, welche eine Hervorpressung von Wasser unter dem von der Zellhaut ausgeübten Druck herbeiführen (vgl. I. c. p. 155), richtig, so war ich doch auf unrichtigem Wege, als ich wahrscheinlich zu machen suchte, dass die Reizbewegung durch eine Erweiterung der molecularen Zwischenräume in der Plasmamembran (ich nannte diese Primordialschlauch) zu Stande komme <sup>2)</sup>. Diese Anschauung wird dadurch wider-

1) Pfeffer, Botan. Zeitung 1875, p. 290.

2) Diesem Irrthum lag eine unrichtige Auffassung hinsichtlich des Zustandekommens der maximalen osmotischen Leistung zu Grunde. Auch in einer vor-

legt, dass eine diosmotische Entfernung von Inhaltsstoffen aus der Zelle bei einer Reizbewegung jedenfalls nicht in bemerklicher Weise eintritt und unter diesen Umständen kann sich die Druckhöhe nicht durch Erweiterung der molecularen Zwischenräume in der Plasmamembran senken. — Das kann auch nicht durch Austausch osmotisch wirksamer Stoffe zwischen Protoplasma und Zellsaft stattfinden<sup>1)</sup> und in Folge eines solchen Vorganges könnte die Druckhöhe ja auch nur dann sinken wenn sie bei Verdünnung des Protoplasmas oder des Zellsaftes schneller als die Concentration abnähme (vgl. p. 64). Die hohen Druckschwankungen müssen aber in osmotischen Wirkungen ihren Grund haben, da, wie früher gezeigt wurde, das Protoplasma nicht im Stande ist, ansehnliche Druckkraft etwa dadurch zu entwickeln, dass es wie ein aufquellender fester Körper wirkt.

Als nächste Ursache der Reizbewegung bieten sich noch zwei Möglichkeiten dar, entweder muss die osmotische Wirkung im Zellsaft oder im Protoplasma sinken oder sich auch gleichzeitig in beiden verändern, oder aber die Plasmamembran muss eine solche Modification erfahren, dass dieselben Stoffe, ohne zu diosmiren, nun eine geringere osmotische Wirkung hervorbringen, wie solches z. B. mit Erweiterung der Diffusionszone ja erreicht werden könnte (p. 50). Diese letztere Alternative kann im Augenblick zwar noch nicht geradezu widerlegt werden, hat aber jedenfalls wenig Wahrscheinlichkeit für sich, indem die von der Plasmamembran ausgehende Molecularwirkung gewaltige Umgestaltung erfahren müsste, um z. B. die Druckhöhe bei Mimosa unter die Hälfte und um mehr als 5 Atmosphären herabzudrücken, was nicht wohl anzunehmen ist, wenn man erwägt, dass die übrigen diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran, so weit sich beurtheilen lässt, während der Reizbewegung unverändert bleiben.

Es muss hiernach als ziemlich gewiss erscheinen, dass die eigentliche Ursache der Druckschwankung in einer durch die Reizung herbeigeführten Veränderung im Zellinhalt beruht, welche die osmotische Wirkung dieses herabsetzt<sup>2)</sup>. Ob dieser Vorgang im Protoplasma oder im Zellsaft, oder in beiden sich abspielt, kann nur empirisch entschieden werden und es ist zu hoffen, dass gleichzeitig eine end-

läufigen Mittheilung war ich noch in jener fehlerhaften Auffassung befangen und demgemäss habe ich die über Reizmechanik bekannten Facta unrichtig interpretirt. Siehe diese Abhandlung p. 54 Anmerkung.

1) Ich meine hier einfachen diosmotischen Austausch, ohne dass irgend ein chemischer Process in Folge dieses Austausches zu Stande kommt.

2) Die mechanische Ursache für Schwankung des Volumens in pulsirenden Vacuolen dürfte wohl auch in veränderten osmotischen Wirkungen zu suchen sein

gultige Entscheidung bezüglich der veränderten osmotischen Wirkung der Plasmamembran zu erreichen sein wird<sup>1</sup>.

Wie sich an unseren Objecten die Reizbewegung im Näheren abspielt, wohin das austretende Wasser seinen Weg nimmt und andere Punkte können in meinen bezüglichen Arbeiten nachgesehen und hier übergangen werden, da wir ja nur die fundamentalen mechanischen Vorgänge in der reizbaren Zelle im Auge haben. Wenn nun auch die osmotischen Vorgänge zur Zeit noch nicht innerhalb der Zelle localisirt und die nächsten Ursachen der osmotischen Variation nur allgemein als chemische Vorgänge moleculare Umlagerungen angesprochen werden können, so ist doch über Art und Weise der Auslösung dieser molecularen Umlagerungen in den osmotisch wirkenden Stoffen eine gewisse Vorstellung auf Grund von Erwägungen zu gewinnen, welche ich schon in meiner Arbeit über Reizbarkeit entwickelte (l. c. p. 142<sup>2</sup>).

Wird der auf Reiz reagirende Zustand durch Chloroform oder anhaltende mechanische Erschütterung nach der Reizbewegung einer Zelle sistirt, so nimmt diese doch die frühere Form wieder an, indem der osmotische Druck wieder auf gleiche Höhe wie vor der Reizung steigt. Wird dann mit chloroformiren oder Erschütterung aufgehört, so kehrt die Reactionsfähigkeit des Organes zurück und zwar nicht plötzlich, sondern allmählig, so dass eine Reizung zunächst nur eine beschränkte und erst nach gewisser Zeit die volle Bewegungsamplitude

1) Auch die reizbaren Zellen sind contractile Organe, deren Contractionsursache eben erklärt wurde. Mehr, als die Existenz von Dimensionsänderungen an relativ widerstandsfähigen Körpern, wird mit dem Worte Contractilität nicht ausgedrückt, wenn man entsprechend dem ursprünglichen Begriffe, mit diesem Worte einfach die Annäherung fester Theilchen bezeichnet. Eine causale Erklärung der Dimensionsänderung eines Körpers ist natürlich nicht gegeben, wenn diesem Contractilität zugeschrieben wird, deren Ursachen eben erst aufgedeckt werden müssen. Trotzdem und obgleich mehr als einmal der Irrthum hervorgehoben ist (z. B. in Hofmeister's Pflanzenzelle p. 61), begegnet man gelegentlich immer wieder Arbeiten, in welchen sich die Autoren dem Glauben hingeben, sie hätten die mechanische Ursache gestaltlicher Aenderungen erklärt, indem sie einem Organe Contractilität zuschreiben. — Ohne besondere Begründung scheinen auch immer wieder Muskelcontraction und Reizmechanik als analoge Vorgänge aufgefasst zu werden. Das unzutreffende solcher Auffassung wurde zuletzt von Munk (Die elektrischen und Bewegungserscheinungen bei *Dionaea* 1876, p. 113) gegen Sanderson dargethan.

2) Ich nehme hier an, dass in der osmotisch wirkenden Lösung, resp. in deren Veränderung die Ursache der Reizbewegung begründet ist. Die nachstehenden Schlussfolgerungen können übrigens leicht übertragen werden, wenn die Plasmamembran der variable Theil sein sollte.

hervorbringt. Wie aus diesen Beobachtungen hervorgeht, wird durch die Reizung in der Zelle nur vorübergehend eine moleculare Umlagerung bewirkt, welche, unabhängig von der Erregbarkeit, wieder auf den vor der Reizung bestehenden Gleichgewichtszustand zurückkehrt. Gleichheit der osmotischen Wirkung in der reizbaren und nicht reizbaren Zelle, sowie Rückkehr der Erregbarkeit ohne Schwankung des osmotischen Druckes lassen eine andere Deutung nicht zu.

Nach obigen Thatsachen muss, um die Erregbarkeit wieder herzustellen, etwas zu dem schon Bestehenden hinzutreten, das für osmotische Wirkung nicht wesentlich in Betracht kommt und die einfachste Annahme ist, dass eine kleine Menge eines Körpers gebildet wird, welcher, indem er sich bei Reizung zersetzt, auslösend wirkt, d. h. die Umwandlung hervorruft, welche die Senkung des osmotischen Druckes zur Folge hat. Die Rückkehr auf die frühere osmotische Druckhöhe könnte dann vielleicht nur Folge der der Materie inhärenten molecularen Kräfte sein. Der auslösende Vorgang wirkt aber nicht etwa analog einem Funken, der, in Pulver fahrend, die ganze Masse zur Explosion bringt, sondern die auslösende Kraft kann immer nur eine begrenzte, wenn auch vielleicht verhältnissmässig sehr grosse Menge der osmotisch wirkenden Stoffe umwandeln, da, wie schon erwähnt wurde, eine Reizung zunächst eine nur beschränkte Bewegungsamplitude hervorruft, wenn die Erregbarkeit allmählig zurückkehrt.

Die aus unserer Deduction gewonnene Anschauung ist eine Hypothese, welche indess mit bekannten Thatsachen in Einklang steht. Plötzliche Zersetzungen durch Stoss und überhaupt durch geringen Anstoss sind ja zur Genüge bekannt und sowohl hinsichtlich des auslösenden, wie des ausgelösten Vorganges liessen sich Zusammenstellungen ausführen, welche in rein formeller Hinsicht die osmotische Drucksenkung in Folge eines Stosses veranschaulichen könnten (vgl. auch p. 186). Ich unterlasse hier solche Bilder anzumalen und ebenso näher darauf hinzuweisen, in welcher Weise die sich hier aufdrängenden Fragen vielleicht auf experimentellem Wege zu entscheiden sind <sup>1)</sup>.

1) Einige nur ganz beiläufig angestellte Versuche führten zu keinem Resultat. Ich erwähne hier, dass die Reizbarkeit der Cynareen bei Verdrängung des Sauerstoffs sogleich erlischt, aber leider ist mit diesem negativen Resultat die Existenz eines ohne Sauerstoffverbrauch zerfallenden Stoffes nicht widerlegt. Weiter veranlasste mich die Thatsache, dass Jodstickstoff durch hohe Violintöne explodirt (Champion u. Pellet, Poggendorff's Annalen 1873, Ergänzungsband Nr. 6, p. 174), Staubfäden von Centaurea an die Saiten der Violine zu befestigen, fand aber, dass sie bei kräftigem Anstreichen nicht gereizt wurden. Indess könnten Töne von grösserer Schwingungszahl wohl ein positives Resultat liefern.

Welche Bewegungsvorgänge wir auch ins Auge fassen oder mit einander vergleichen wollen, gewisse übereinstimmende Fragen werden uns immer entgegnetreten. Wenn wir von äusserem oder innerem Anstoss, sowie von der Form und dem zeitlichen Verlauf der Bewegung absehen, so wird dann zunächst immer zu entscheiden sein, ob in Zellhaut oder in Zellinhalt die Bewegungsursache liege. Gesetzt nun diese sei z. B. in osmotischen Druckverhältnissen gegeben, so könnten zwei Bewegungen wohl in dieser nächsten mechanischen Ursache übereinstimmen, indess hinsichtlich des Entstehungsortes des Druckes, oder der osmotisch wirkenden Stoffe oder überhaupt in irgend einem Gliede der Kette von Vorgängen untereinander abweichen, welche sich von der durch einen äusseren oder inneren Anstoss unmittelbar erzeugten Wirkung bis zu den den osmotischen Druck regulirenden Processen hinzieht. Streng genommen kann man die Zellmechanik zweier Bewegungsvorgänge nur dann qualitativ identisch nennen, wenn alle Glieder dieser Kette übereinstimmen, aber wenn solches auch nicht zutrifft, so werden doch einzelne Prozesse natürlich qualitativ identisch oder auch nur analog sein können. Nach solchen Principien wird die Zellmechanik von Bewegungsvorgängen zu beurtheilen sein, sowohl wenn es sich um einen Vergleich der Bewegungsvorgänge an denselben oder an verschiedenen Objecten handelt. Hinsichtlich der Zellmechanik werden aber möglicherweise zwei, der Erregungsursache und der habituellen Erscheinung nach übereinstimmende Bewegungen ganz oder theilweise von einander abweichen, während in einem anderen Falle vielleicht das Umgekehrte zutrifft.

Unsere Kenntniss der inneren Ursachen von Bewegungs- und Wachstumsvorgängen ist zu mangelhaft, um die Zellmechanik verschiedener Objecte einer Vergleichung unterziehen zu können. Wenden wir unsere Blicke auf die durch Stoss auslösbaren Reizbewegungen, so darf man hier nach dem bei der Bewegung stattfindenden Austritt von Wasser aus den Filamenten von *Berberis*<sup>1)</sup> und nach der Erschlaffung in den Gelenken von *Oxalis*<sup>2)</sup> vermuthen, dass auch in diesen Objecten

1) Pfeffer, *Physiolog. Untersuchungen* 1873, p. 157. — Die Bemerkung Nägeli's und Schwendener's (*Mikroskop* II. Aufl., p. 374), Wasser könne in interstitienlosen Geweben nicht mit genügender Schnelligkeit fortgeleitet werden, wird durch die Beobachtungen an Filamenten von *Berberis* direct widerlegt, indem bei diesen Wasser aus einer Schnittfläche rapid hervorschiessen kann. Freilich sind hier die Zellwände ziemlich dick, doch lässt sich zeigen, dass auch dünnere Zellwände Wasser so schnell fortleiten können, wie es eine nicht zu eilig verlaufende Reizbewegung fordert.

2) Ebenda p. 74.

osmotische Druckschwankungen die nächste Bewegungsursache sind. Dieses dürfte auch für andere analoge Reizbewegungen zutreffen, wenigstens ist keine Thatsache bekannt, welche dagegen spräche. Ob freilich die ganze mit der Bewegung zusammenhängende Zellmechanik in allen Fällen identisch verläuft, das möchte ich nicht behaupten. — Für die reizbaren Ranken ist nicht bekannt, ob osmotische Druckschwankung die Bewegungsursachen abgibt, wofür indess einige Wahrscheinlichkeitsgründe zu sprechen scheinen: Wachstum in Folge der Bewegung würde hier dann als ein neuer Factor ins Spiel kommen. Die Erregung wird hier aber nicht durch einmaligen Stoss, sondern durch anhaltende Berührung hervorgebracht und mit Rücksicht auf diesen Auslösungsvorgang bedarf es specieller Untersuchungen, welche vielleicht einmal diese und andere Wirkungen des Contactes in ihrer Bedeutung für Wachstumserscheinungen auf einheitliche Gesichtspunkte zurückführen werden.

Durch Darwin<sup>1)</sup> haben wir zwei zu unterscheidende Bewegungsvorgänge auch für manche sog. fleischfressende Pflanzen kennen gelernt, welche man mit Munk<sup>2)</sup> als Reiz- und Resorptionsbewegungen bezeichnen kann. Jene werden durch mechanische Stösse, diese durch chemische Einwirkung erzielt und beide können wesentlich ungleich verlaufen, wie z. B. bei *Dionaea*, wo eine Reizbewegung in kürzester Zeit, eine Resorptionsbewegung erst nach 1 bis 2 Tagen die Schliessung des Blattes herbeiführt und auch in anderer Hinsicht machen sich Unterschiede in der Art und Weise der Erregung und der Abwicklung beider Bewegungen geltend. In wie weit der Mechanismus beider Bewegungen übereinstimmt oder verschieden ist, darüber lässt sich aber nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen kein Urtheil fällen. Auch ist nicht bekannt, ob die Zellmechanik der Reizbewegungen bei diesen Pflanzen dieselbe ist, wie bei *Mimosa* und *Cynareen*, was wenigstens für *Dionaea*<sup>3)</sup> wahrscheinlich scheint.

Eigene Untersuchungen hat Darwin nicht über die Bewegungsmechanik selbst angestellt und seine Discussion über diese ist in hohem Grade mangelhaft. Nach Darwin's Auffassung<sup>4)</sup> dürften die Zellwände sich zusammenziehen, wobei etwas von der eingeschlossenen Flüssigkeit nach aussen gedrängt würde oder falls dieses nicht zutrifft,

1) Insectenfressende Pflanzen, deutsch von Carus 1876.

2) Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der *Dionaea muscipula* 1876, p. 97.

3) Munk, l. c., p. 121.

4) L. c., p. 234. Auch p. 289.

wäre es am wahrscheinlichsten, »dass der flüssige Inhalt der Zellen in Folge einer Aenderung in seinem molecularen Zustand zusammenschrumpft, dem dann ein Zusammenschliessen der Wandungen folgt.« Nun fährt Darwin fort, »wie dem auch sei, die Bewegung kann kaum der Elasticität der Wandungen in Verbindung mit einem vorausgehenden Spannungszustande zugeschrieben werden« und mit dem Inhalt dieses Satzes tritt er in unlöslichen Widerspruch mit seiner Anschauung über Reizmechanik, wenn wenigstens Elasticität und Spannung in dem in Physik und Physiologie stets gebrauchten Sinne genommen werden. Uebrigens lassen Darwin's Aussprüche die mechanischen Vorgänge bei der Reizbewegung ziemlich unbestimmt und es würde die zuerst erwähnte Anschauung mit der von uns für gewisse Objecte nachgewiesenen Reizmechanik übereinstimmen, wenn eben die Ursache der Zusammenziehung der Zellwände in Senkung des osmotischen Druckes begründet wäre. Eine weitere Kritik von Darwin's Argumentation kann ich um so mehr unterlassen, als auch schon Munk <sup>1)</sup> das fehlerhafte und unzureichende dieser dargethan hat.

---

In manchen Drüsenhaaren hat Darwin eine unter gewissen Umständen eintretende Ausscheidung eines Körpers kennen gelernt, welche zwar die nächste mechanische Ursache der Resorptionsbewegung bei Drosera und anderen Objecten nicht ist, indess als auslösender Vorgang in irgend einem, wenn auch nur verwickeltem Zusammenhang mit den Bewegungsvorgängen überhaupt stehen dürfte<sup>2)</sup>. Ob und wie dieses der Fall ist, kann ich hier aber ganz auf sich beruhen lassen, da ich das Phänomen nur behandeln will, weil es mit Rücksicht auf gewisse Fragen der Zellmechanik ein anschauliches und lehrreiches Bild vorführt. Ich beschränke mich hier auf die Drüsenhaare von Drosera rotundifolia, an welchen auch Darwin hauptsächlich Beobachtungen anstellte.

Im Stiele der Drüsenhaare von Drosera zeigen die Parenchymzellen in ganz normaler Weise Protoplasma und Zellsaft gesondert, welcher letzterer meist durch einen gelösten Farbstoff roth gefärbt, jedoch auch in manchen Haaren farblos ist. Das farblose, lebhaft strömende Protoplasma bildet einfach eine Wandschicht oder durchzieht auch in

---

1) L. c., p. 111.

2) Mehr hierüber Darwin l. c., p. 205 ff. — Auch Munk l. c.

Strängen und Bändern den Zellraum, und besitzt, entgegen der nachdrücklichen Behauptung von Francis Darwin<sup>1)</sup>, einen ganz normalen Zellkern, welcher nicht schwieriger als in manchen anderen Parenchymzellen zu finden und nach Färbung mit Jod absolut nicht zu übersehen ist. Durch mechanische Reizung der Drüsen und auch durch Einwirkung von Reagentien kann nun die schon erwähnte Ausscheidung eines Körpers im Zellsaft hervorgerufen werden, welche sich von Zelle zu Zelle in dem Stiele der Haare fortpflanzt. Hinsichtlich des Ausscheidungsvorganges selbst, habe ich der ausführlichen Beschreibung von Darwin, Vater und Sohn, nichts wesentliches hinzuzufügen. Indem ich auf die Arbeiten dieser Forscher verweise, bemerke ich nur, dass zunächst der Zellsaft sich trübt, dann die ausgeschiedenen Stoffe allmählich sich zu grösseren Massen aggregiren, bis endlich eine Anzahl kugeligter Körper gebildet ist<sup>2)</sup>.

Wie die in farblosen Zellen entstehenden ungefärbten Kugeln zeigen, ist der Farbstoff für den Ausscheidungsprocess nicht nothwendig, in den gefärbten Zellen wird der Farbstoff aber von den sich ausscheidenden Massen, welche, beiläufig bemerkt, Eiweissstoffe<sup>3)</sup> sind, in ganz analoger Weise aufgespeichert, wie von anderen unlöslichen Proteinstoffen. Meistens entfärbt sich der Zellsaft ganz, doch bleibt er bei sehr farbstoffreichen Zellen wohl dann und wann auch schwach gefärbt, offenbar weil die Menge der ausgeschiedenen Stoffe nicht ausreichte, um allen Farbstoff zu binden. Der Protoplasmakörper erhält sich während und nach dieser Ausscheidung im wesentlichen unverändert und nach wie vor findet man das ungefärbte Protoplasma in lebhafter Strömung, welche freilich dann, wenn eine gewisse Menge Ammoniumcarbonat in die Zelle eindrang, aufgehoben wird, jedoch bei baldigem Auswaschen dieses Salzes in einiger Zeit wiederkehrt. Wenn man mit

1) Francis Darwin, The process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. Quarterly Journal of Microscopical Science 1867, new ser. Vol. XVI, p. 310.

2) Die sich hierbei abspielenden Formänderungen, auf welche Darwin besonderes Gewicht zu legen scheint, sind schliesslich keine anderen, als sie auch bei Ausscheidung mancher amorpher Körper, wenn diese als zähflüssige Masse sich ausscheiden, unter gewissen Verhältnissen verfolgt werden können.

3) Es geht dieses namentlich daraus hervor, dass diese ausgeschiedenen Massen beim Liegen in Alkohol in den coagulirten Zustand übergehen und nun in verdünntem Kali unlöslich sind. Uebrigens muss diese unlösliche Modification auch unter gewissen Umständen in Wasser leicht gebildet werden, doch sind mir die Bedingungen hierfür nicht klar. Im übrigen geben die ausgeschiedenen Massen mit den üblichen Reagentien Reactionen wie Eiweissstoffe. Vgl. auch Fr. Darwin, l. c., p. 315.

Zuckerlösung contrahirt, so kann man sich leicht überzeugen, dass der Protoplasmakörper stets als ein der Zellhaut angepresster Sack bestehen blieb, wie solches, wenigstens hinsichtlich der Plasmamembran, der Umstand fordert, dass Turgor in den Zellen der Haare auch nach den Ausscheidungsvorgängen im Zellsaft noch besteht<sup>1)</sup>.

Obige, und ebensowenig der beiden Darwin's Darstellung lässt irgend welchen Zweifel darüber, dass diese Zusammenballung im Zellsaft sich abspielt. Wenn dennoch Darwin, Vater und Sohn, diese Massen als Protoplasma ansprechen, so fehlten sie eben gegen den Begriff, der diesem Worte von seinem Autor beigelegt und fernerhin festgehalten wurde, wonach wir mit Protoplasma einen morphologisch distincten Theil des Zellkörpers bezeichnen, nicht aber dieses Wort als Collectivbegriff für Proteinstoffe benutzen. Gegen Schleiden, welcher »Protoplasma« in diesem letzteren Sinne adoptiren wollte, hat Mohl<sup>2)</sup> selbst sich entschieden verwahrt und den hier von Mohl gerügten Fehler hat auch F. Darwin wieder begangen, indem er die Zusammensetzung der Kugeln aus Proteinstoffen als Argument dafür anspricht, dass sie aus Protoplasma bestehen müssten<sup>3)</sup>. Mit Hinweis auf diesen fundamentalen Irrthum ist diese Angelegenheit erledigt und darf ich deshalb unterlassen, andere ebenso hinfällige Gründe zu widerlegen, welche nach F. Darwin die ausgeschiedenen Massen als Protoplasma characterisiren sollen.

Die fragliche Ausscheidung wird, wie wir durch Ch. Darwin wissen, durch mechanische und chemische Reizung der Drüsen bewirkt, von denen aus sie dann von Zelle zu Zelle sich im Haare fortpflanzt. So weit bekannt, können mechanische Reize nur durch Vermittlung der Drüse wirken, Ammoniumcarbonat bringt aber auch ohne solche Vermittlung, was Darwin nicht erwähnt, Zusammenballung zu Wege. Wird ein einzelnes, seiner Drüse beraubtes Haar in eine Lösung von kohlenurem Ammonium gebracht (ich wandte eine Lösung aus 1 Theil Salz und 150 Theilen Wasser an), so beginnt baldigst die Ausscheidung in den an beide Schnittflächen grenzenden Zellen und schreitet von diesen aus in der Längsrichtung des Haares fort. In einer halben Stunde

---

1) Ich gehe hierauf mehr als eigentlich nöthig ein, weil beide Darwin's über das Fortbestehen des Protoplasmakörpers nach definitiver Zusammenballung keine ganz bestimmten Aussagen machen und weil Ch. Darwin (l. c., p. 37) meint, Hecke l habe bei Berberis vielleicht eine ähnliche Erscheinung beobachtet, während dieser ausdrücklich unrichtigerweise das Protoplasma sich contrahiren lässt. Siehe hierüber Pfeffer, Bot. Zeitung 1875, p. 289 u. 1876, p. 10.

2) Bot. Zeitung 1855, p. 690. Anmerkung.

3) F. Darwin, l. c., p. 315.

ist dann wohl gewöhnlich die Ausscheidung in allen Zellen vollendet, während geköpfte Haare in reinem Wasser in dieser und selbst in noch längerer Zeit keine Veränderung im Zellsaft zeigen <sup>1)</sup>. Die Ausscheidung beginnt und setzt sich in der angegebenen Weise fort, weil das Ammoniumcarbonat leicht an den Schnittflächen in die Zellen dringt, während die cuticularisirte Oberfläche des Haares dieses Salz nicht oder doch sehr langsam durchdringen lässt. Wird die Cuticula an irgend einer Stelle verletzt, so macht sich deshalb auch das Eindringen des Ammoniumcarbonats durch die von dieser Stelle ausgehende Ausscheidung baldigst bemerkbar. Einen ganz analogen Vorgang bezüglich der Aufnahme von kohlensaurem Ammonium kann man übrigens beobachten, wenn man abgeschnittene Staubfadenhaare von *Tradescantia* in die erwähnte Lösung bringt. Die durch das Eindringen unseres Salzes bewirkte Farbenänderung schreitet dann von den verletzten Zellen aus in den aneinandergereihten Zellen fort. An den unverletzten Haaren von *Drosera* ist es eben die an der Spitze des Haares stehende Drüse, welche das Ammoniumsalz aufnimmt und deshalb würde die Ausscheidung auch dann von hier aus nach der Basis des Haares fortschreiten, wenn die Drüse nur als Aufnahme- und nicht anderweitig in Betracht käme. Auch an der Seite des Haares finden sich kleine Drüsen, welche Ammoniumcarbonat, wenn auch anscheinend langsamer als die Hauptdrüse, aufnehmen, denn der Inhalt dieser und wohl auch der der zunächst angrenzenden Zellen kann schon die kugligen Massen enthalten, ehe die von der Spitze des Haares ausgehende Ausscheidung bis zu dem fraglichen Punkte gelangt.

Nach Entfernung der Drüse kann also nicht ein mechanischer Reiz, wohl aber Ammoniumcarbonat die Ausscheidung im Zellsaft bewirken und es fragt sich nun, ob dieses thatsächlich leicht in die Zelle eindringende Ammoniumsalz direct ausfällend wirkt oder ob etwa im Protoplasma (oder Zellsaft) Zersetzungen hervorgerufen werden, welche auslösend im Zellsaft wirken, nachdem die Zersetzungsproducte in diesen auf osmotischem Wege gelangt sind <sup>2)</sup>. Ich kann zur Zeit nicht ent-

1) Nach Ch. Darwin (l. c., p. 37) kommt eine beschränkte Ausscheidung zu Stande, wenn eine Köpfung der Haare dicht unterhalb der Drüsen vorgenommen wird. Wenn ich die Drüsen ein wenig tiefer abschnitt, so fand gewöhnlich in keiner Zelle eine Ausscheidung statt.

2) Ammoniak bringt im Protoplasmakörper auffallende gestaltliche Veränderungen in ähnlicher Weise hervor, wie niedere Temperatur und andere Einwirkungen, ohne zunächst eine Tödtung herbeizuführen. Siehe hierüber Nägeli und Schwendener, *Mikroskop* 1867, p. 398; vgl. auch Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 53.

scheiden, welche dieser Alternativen zutrifft, bin aber überzeugt, dass auf experimentellem Wege eine bestimmte Beantwortung möglich sein wird. Uebrigens ist zu beachten, dass, wegen des hohen Moleculargewichtes der Proteinstoffe, eine grosse Gewichtsmenge dieser durch eine kleine Ammoniakmenge aus einer Lösung eventuell ausgefällt werden kann. Um nun zu ermitteln wie und wodurch die Drüsen z. B. bei mechanischem Reize wirken, würde es zunächst geboten sein, die Wirkung gewisser Körper auf geköpfte und ungeköpfte Haare vergleichend zu studiren, was ich bis dahin nicht ausführte. Bemerkenswerth ist aber, dass verdünnte Salzsäure die Auflösung der durch Ammoniak ausgeschiedenen Massen, und zwar an der Schnittfläche des Haares beginnend, auflöst.

Beachtet man nun die Art und Weise, wie von der mechanisch gereizten Drüse aus und in ganz analoger Weise von jeder Stelle aus, an welcher Ammoniumcarbonat eindrang, die Ausscheidung von Zelle zu Zelle fortschreitet, so kann man nicht zweifeln, dass in Folge der Reizung irgend ein gelöster Stoff aus der Drüse in die angrenzenden Zellen diosmirt. Dieses muss entweder veranlasst werden durch Steigerung der Permeabilität in der Plasmamembran der Drüsenzellen oder durch eine chemische Metamorphose im Inhalt der Zellen, welches letztere mir wahrscheinlicher zu sein scheint. Dann läge aber hier eine durch mechanischen Stoss hervorgebrachte Zersetzung vor, welche auch einen Körper liefert, der, indem er in andere Zellen diosmirt, in diesen wirkt, nämlich die Ausfällung von Eiweissstoffen im Zellsaft herbeiführt. Hier darf man hoffen alle Glieder einer durch mechanischen Stoss herbeiführbaren Reaction aufhellen zu können, welche auch zu einer Schwankung des osmotischen Druckes führen könnte, aber natürlich nicht führen muss. Denn während z. B. Colloide ausgefällt werden, könnten z. B. zuvor in colloidaler Verbindung festgehaltene Kristalloide gleichzeitig in Freiheit treten und nun vermöge ihrer höheren Wirkung den durch die substanzärmere Lösung hervorgebrachten osmotischen Druck sogar steigen machen. Irgend eine Compensation müsste in der That bei *Drosera* nothwendig ins Spiel kommen, wenn der osmotische Druck constant bliebe, trotz der massenhaften Ausscheidung von Eiweissstoffen, welche freilich Colloide von geringer osmotischer Wirkung sind. Die fragliche Ausscheidung kann nun in der That bei *Drosera* ohne Einkrümmung der Haare vor sich gehen, aber nach diesem Factum kann noch nicht behauptet werden, dass der osmotische Druck durch die Ausscheidung ganz und gar nicht geändert wird.

An diesen Auslösungsvorgang schliessen sich aber eine ganze Reihe

von Fragen an, welche der experimentellen Behandlung zugänglich zu sein scheinen. So würde z. B. hier zu entscheiden sein, ob der von den Drüsen abgegebene Körper nur direct ausfällend im Zellsaft wirkt, oder ob auch in den Parenchymzellen der Haare Quantitäten des die Reaction herbeiführenden Stoffes erzeugt werden. Es ist dieses eine principiell wichtige Frage, da im ersteren Falle die Menge des ausfällbaren Stoffes von der Quantität des von der Drüse abgegebenen Reagens abhängig ist, nicht aber im zweiten Falle, wo sogar die Möglichkeit gegeben ist, dass die Reaction mit Fortschreiten von Zelle zu Zelle lawinenartig anschwillt, wenn nämlich die zur Disposition stehende Menge des auslösend wirkenden Stoffes von Zelle zu Zelle zunimmt. So wächst ja die Intensität der Erregung bei der Fortpflanzung im Nerven und bei *Mimosa pudica* wird im allgemeinen die Fortpflanzung von Blättchen zu Blättchen beschleunigt, wenn das Endblättchen eines Fiederstrahles gereizt wird. Hier wirkt die Wasserbewegung im Gefässbündel <sup>1)</sup> auslösend, deren lebendige Kraft von Gelenk zu Gelenk einen Zuwachs erhält, bis endlich im primären Blattstiel und im Zweige, d. h. beim Uebergang in breitere und längere Strombahn, Schnelligkeit und in Folge überwiegender Hemmung auch die lebendige Kraft der Wasserbewegung abnehmen. Wie sich nun bei *Drosera* die Sache verhält, lässt sich aus den schönen Untersuchungen Darwin's <sup>2)</sup> über die Fortpflanzung der Ausfällung im Zellsaft allein nicht bestimmt entscheiden. Man wird übrigens geneigt sein, wenigstens in einem gewissen Sinne eine Anschwellung der Auslösung anzunehmen, indem die Reizung einer Drüse die Ausfällung durch das Haar und das Blattparenchym bis zum oberen Ende eines anderen Haares fortpflanzen und also zur Ausfällung einer verhältnissmässig grossen Menge von Eiweissstoffen Veranlassung geben kann.

Weiter ist es vielleicht möglich die Natur der sich in der Drüse zersetzenden Stoffe und den Zersetzungs Vorgang überhaupt ganz, oder wenigstens bis zu einem gewissen Grade aufzuklären. So können z. B. Anhaltspunkte aus einem vergleichenden Studium der Wirkung bestimmter Stoffe auf geköpfte und ungeköpfte Haare und aus Beachtung des Secretionsvorganges gewonnen werden, welcher letztere eine Säure aus der Fettsäurereihe liefern soll <sup>3)</sup>. Freilich muss Experiment und Inter-

1) Den Gedanken an eine andere Uebermittlung des Reizes musste ich auf Grund specieller Untersuchung zurückweisen. Siehe Jahrbücher f. wiss. Botanik 1873—1874, Bd. IX, p. 308.

2) Ch. Darwin, l. c., p. 208.

3) Vgl. Ch. Darwin, l. c., p. 79.

pretation von grosser Umsicht geleitet sein und wohl zu beachten ist dabei, dass die Plasmamembran vermöge specifischer diosmotischer Eigenschaft die Scheidung zweier Körper herbeiführen kann. Unter anderem kommt dieses auch bei Deutung der Wirkung von verschiedenen Ammoniaksalzen auf geköpfte Haare in Betracht, da jene in Lösungen partiell dissociirt enthalten sein können<sup>1)</sup>.

Die allgemeinen Gesichtspunkte, welche sich bei Betrachtung der Reizbewegungen ergaben, gelten auch für andere gestaltliche Aenderungen der Zelle, insofern und insoweit Wachstums- und Bewegungsvorgänge von Organen aus den Leistungen einzelner Zellen resultiren. Bei Leistungen der Zelle nach aussen und bei Formänderungen der Zelle sind immer Druck von innen und Widerstand der Zellhaut wesentliche Factoren und wenn die gestaltliche Aenderung eine nicht rückgängig zu machende ist, so sprechen wir von Wachsthum der Zellhaut, welches wieder für sich, namentlich insofern es sich um Einschiebung neuer Massentheilchen handelt, ein besonderes Kapitel der Zellmechanik ausmacht.

Wie und in wie weit Wachsthum und überhaupt dynamische Leistungen, also auch die Zellmechanik, der experimentellen Forschung zugänglich ist, wurde von Sachs<sup>2)</sup> klargelegt. Die Zelle ist, wie der ganze lebende Organismus, mit erblichen Eigenschaften ausgestattet, welche die Zellmechanik zur Zeit nicht behandeln kann und auch nicht zu behandeln hat, wenn sie sich die Aufgabe stellt, die thatsächlichen Leistungen, wie sie sich unter gegebenen Bedingungen abspielen, auf die nächsten Ursachen zurückzuführen und in diesem Sinne causal zu erklären. Es ist dieses eine analoge Aufgabe, als wenn die Leistungen eines complicirt gebauten Apparates aus dem Zusammengreifen seiner Theile erklärt werden soll, ohne dass über die Art und Weise, wie dieser Apparat zu Stande kam, Rechenschaft gefordert wird.

Arbeitsleistung des Organismus wird durch Uebergang von Spannkraft in lebendige Kraft vermittelt und wie auch immer diese Umwandlung vor sich gehen mag, gewisser Molecularprocesse bedarf es stets und diese zu erforschen ist Aufgabe der Zellmechanik. Die gesammten Molecularprocesse fallen nun entweder unter den Begriff »Stoffwechsel« oder »Kraftwechsel«, wenn wir unter diesem letzteren die dynamischen

1) Vgl. Naumann, Allgemeine Chemie 1875, p. 546.

2) Lehrbuch d. Botanik IV. Aufl. p. 744.

Leistungen, unter Stoffwechsel alle molecularen Umlagerungen, oder sagen wir kurz die Statik der Molecularprocesse verstehen. »Auslösend« ist aber jeder beliebige Anstoss, welcher zur Verwandlung von potentieller in actuelle Energie Veranlassung gibt.

Wie äussere und innere Wachstumsursachen<sup>1)</sup>, müssen auch äussere oder inducirte und innere oder autonome Auslösungsursachen unterschieden werden, je nachdem ein äusserer Anstoss auslösend wirkt oder die Ursache der Auslösung in dem erblichen Entwicklungsgang des Organismus begründet ist und dem entsprechend in einer bestimmten Entwicklungsphase eintritt. Bei einem inducirten Auslösungsvorgang ist die auslösende Kraft bestimmt und im günstigen Falle wird die Gesammtheit der Molecularprocesse zu verfolgen sein, welche sich an die Auslösung und ihren Verlauf knüpfen, eine autonome Auslösung hingegen, in dem erblichen Entwicklungs- und Bildungsgang begründet, würde nur mit und nach causaler Erklärung dieses specifischen Entwicklungsganges auf ihre erste Ursache zurückgeführt werden können. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass eine bestimmte Kette von einander abhängiger Vorgänge des Stoffwechsels und Kraftwechsels rückwärts auf einen bestimmten Ausgangspunkt verfolgt werden kann, welcher sich dann allerdings dieser Kette von Vorgängen gegenüber auslösend verhält, aber selbst nur das Glied (z. B. ein chemisches Product) einer Reihe von Molecularprocessen ist, welche von erblichen und unerklärten Eigenschaften des Organismus abhängen. In welcher Lage diesen erblichen Eigenschaften gegenüber die experimentelle Forschung sich befindet, brauche ich nicht zu entwickeln, indem ich auf die von Sachs gegebene klare Darlegung verweisen kann.

Jede Auslösung erfordert unter allen Umständen eine gewisse dynamische Leistung, aber es liegt im Begriff der Auslösung, dass nicht einfach eine gewisse Summe von lebendiger Kraft übertragen, sondern dass Spannkraft in Action gesetzt wird und zwischen dem Arbeitsmaass dieser so actuell werdenden Energie und dem der auslösenden Kraft muss ein aequivalentes Verhältniss nicht bestehen. So ist z. B. das mechanische Aequivalent der auslösenden Kraft im Vergleich zur ausgelösten Kraft verschwindend gering, wenn durch einen Funken eine grosse Pulvermasse entzündet wird, aber auch für den umgekehrten Fall sind Beispiele leicht zu finden.

An den ersten Auslösungsvorgang kann sich unter gegebenen Bedingungen eine ganze Kette von Vorgängen knüpfen, indem der voraus-

1) Siehe Sachs. J. c., p. 744.

gehende Process immer den folgenden bedingt, sei es nun, dass wieder ein Auslösungsvorgang, oder eine einfache Uebertragung von Energie von einem Massentheilchen auf ein anderes, die consecutiven Glieder verknüpft. Es wird sich aber auch der Verlauf einer Reaction in zwei getrennt nebeneinander fortschreitende, vielleicht auch in ferneren Gliedern sich wieder unterstützende oder bedingende Prozesse spalten können, wenn z. B. die Producte eines bestimmten Vorganges nach zwei verschiedenen Seiten auslösend oder übertragend wirken. Solche complicirte Ketten spielen in der lebenden Zelle zweifellos eine Rolle und hier wird ausserdem die Gliederung der Zelle Veranlassung werden können, um die auf einen Auslösungsvorgang folgende Reihe von Stoffwechsel und Kraftwechsel noch verwickelter zu gestalten. So ist es ja z. B. denkbar, dass in dem Zellsaft das erste Glied einer Kette von Processen seinen Anfang nimmt, welche in jenem in einer bestimmten Richtung verlaufen, während, durch Uebertritt eines, von einem Gliede dieser Prozesse derivirenden Stoffes in das Protoplasma, auch in diesem eine Auslösung erregt wird, welche wieder in verwickelter Weise sich abspielt und endlich kommt dann vielleicht noch der mit dem Wachsthum variable Widerstand der Zellhaut als mitspielender Factor in Betracht.

Bei Beurtheilung der äusserlich wahrnehmbaren Leistungen der Zelle ist wohl zu beachten, dass nur die Resultante des gesammten Kraftwechsels zum Ausdruck kommt, welche natürlich eventuell bei zwei Objecten in gerade entgegengesetztem Sinne ausfallen kann, wenn die Einzelleistungen wohl in qualitativer, nicht aber in quantitativer Hinsicht übereinstimmen. So gut, wie ein Körper, welcher von zwei oder mehreren Kräften gezogen wird, sich nach der einen oder anderen Seite bewegen kann, je nachdem die mit der Intensität der Kräfte variable Resultante ausfällt, so gut können z. B. auch die bei positivem und negativem Heliotropismus oder Geotropismus durch Licht oder Schwerkraft ausgelösten Vorgänge der Qualität nach identisch sein, wenn nur die Resultante der wirksamen dynamischen Leistungen bei dem einen Objecte nach der positiven, bei dem anderen Objecte nach der negativen Seite der Abscissenachse gerichtet ist. Die einfache Thatsache, dass zwei verschiedene Objecte, bei gleicher auslösender Kraft, sich nach entgegengesetzter Richtung krümmen, kann unter allen Umständen nicht darüber entscheiden, ob die ausgelösten Vorgänge nur quantitativ differiren oder ob qualitativ verschiedene Prozesse ausgelöst wurden.

Dieselbe Zelle wird aber mit der Zeit möglicherweise ihre specifischen

Eigenschaften derart ändern, dass zwei ungleiche Entwicklungsphasen gegen dieselbe auslösende Kraft sich in ganz analoger Weise verhalten, wie zwei von Haus aus verschiedene Objecte, so dass das, was hinsichtlich dieser soeben gesagt wurde, auch den Maassstab zur Beurtheilung der Leistungen derselben Zelle in verschiedenen Entwicklungsstadien abgibt. Dass zeitlich differentes Verhalten ins Auge gefasst werden muss, zeigt u. a. die geotropische Krümmung, welche bei manchen Pflanzen in verschiedenen Entwicklungsphasen in gerade entgegengesetztem Sinne für dasselbe Organ ausfällt. Auch daran mag hier noch erinnert werden, dass an demselben Object die ausgelöste Gesamtleistung mit der Intensität der auslösenden Kraft verschieden ausfallen könnte, z. B. dann, wenn der eine Auslösungsvorgang in Folge eines jeden Anstosses zu Ende geführt wird, während ein anderer Auslösungsvorgang nur nach Maassgabe des mechanischen Aequivalents der auslösenden Kraft stattfindet und also mit dieser steigt.

Wie verwickelt sich die Beziehungen zwischen auslösenden und ausgelösten Kräften gestalten können, dieses zu zeigen war der Zweck obiger Auseinandersetzungen, welche sachgemäss nicht alle Möglichkeiten erschöpfen, sondern nur gewisse principiell wichtige Gesichtspunkte andeuten sollten. In concreten Fällen muss es Sache des Forschers sein, Fragestellung und Experiment den Verhältnissen zu accommodiren<sup>1)</sup>. In Gewebecomplexen sind mit und durch den Verband der Zellen Widerstände und Dehnungen und überhaupt Factoren eingeführt, welche für die Resultante des Kraftwechsels in der einzelnen Zelle wesentlich in Betracht kommen können. Um aber die Gesamtleistung eines Organes erklären zu wollen, muss nothwendig auch der ganz wesentliche Factor, die Leistung der isolirt gedachten Zelle angeschlossen werden. Hier, wie auch für eine an sich freie Zelle, wird ein Vorgang bis zu einem gewissen Grade natürlich auch dann causal erklärbar sein, wenn nicht gerade alle Prozesse bekannt sind, welche sich von der Auslösung ab bis zu der zu erklärenden Leistung abspielten.

Die Zellmechanik ist in keinem Falle für Dehnungs- und Wachsthumsvorgänge so weit sicher gestellt, wie für die durch eine Erschütterung an gewissen Objecten ausgelöste Reizbewegung, denn in allen

1) Den Fall, dass gleichzeitig zwei auslösende Kräfte wirken, hatte ich nicht nöthig speciell hervorzuheben. Auch ist nicht besonders bemerkt, dass Kraftwechsel auf Stoffwechsel influiren kann und umgekehrt.

anderen Fällen ist noch nicht definitiv entschieden, in wie weit Druck des Zellinhaltes und Widerstandsfähigkeit der Membran die massgebenden Factoren sind. Speciell für die von Beleuchtungs-differenz (oder auch Temperaturschwankungen) abhängigen periodischen Bewegungen ist die Sachlage wesentlich noch so, wie ich sie bei anderer Gelegenheit darstellte<sup>1)</sup>, wenn auch jetzt methodische Wege eröffnet sind, welche wohl eine gewisse Entscheidung der Frage ermöglichen dürften. Wenn sich z. B. zeigen lässt, dass bei einer Variationsbewegung der von der Zellhaut auf den Inhalt ausgeübte Druck sich während einer angestrebten Bewegung nicht ändert, so ist damit rückhaltslos die Ursache der Druckschwankung in den Zellinhalt verlegt und u. a. würden in dieser Hinsicht auch Controle der Volumverhältnisse von Protoplasma und Zellsaft entscheidend sein können. Ob diese und andere Methoden ausführbar sind, das wird namentlich auch davon abhängen, ob sich geeignete Versuchsobjecte finden lassen.

Nach Wahrscheinlichkeitsgründen, welche ich hier nicht reproduciren und erweitern will, wird so leicht Niemand daran zweifeln, dass die mechanische Ursache der periodischen Bewegungen in Druckschwankungen beruht, welche im Zellinhalt durch Licht oder Wärme ausgelöst werden und zwar sowohl da, wo es sich nur um Dehnung elastischer Membranen, als auch da, wo es sich um Wachsthum der Zellhaut handelt. Gilt dieses für periodische Bewegungen von Blattorganen, so wird wohl die gleiche Ursache auch den Schwankungen des Längenwachsthums zu Grunde liegen, welche durch gleiche äussere Verhältnisse bedingt sind. Ohne Frage ist ja, wie Sachs zuerst nachdrücklich hervorhob, die Grösse des Turgors ein wesentlicher Factor für die Ausgiebigkeit des Flächenwachsthums der Membran, welches natürlich auch von Widerstandsfähigkeit der Zellhaut, vom Wachsthumsmaterial, von der Leichtigkeit, mit welcher neue Zellhautmoleküle eingelagert werden und noch anderen Umständen abhängt. So resultirt die sog. grosse Periode des Wachsens ohne Frage aus den eben genannten und aus anderen Verhältnissen.

Ist auch über die Art und den Verlauf der durch Licht oder Wärme ausgelösten Vorgänge noch nichts näheres bekannt, so zeigen doch gewisse Beobachtungen, dass es sich jedenfalls nicht immer um einen ganz einfachen Process handelt. So habe ich z. B. für die durch Verdunklung inducirten Variationsbewegungen gezeigt, wie die Ausdehnungskraft der Zellen ein Maximum erreicht, um dann wieder nicht

---

1) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen 1875, p. 113 ff.

unerheblich zurückzugehen<sup>1)</sup>. Irgendwie muss hier eine Wirkung eine andere Wirkung wieder partiell aufheben, sei es nun, dass dieses in dem zeitlichen Verlauf einer Kette von Processen bedingt ist, welche von dem Auslösungsvorgang ab, einer nach dem andern sich abspielen, oder dass von vornherein durch die Verdunklung zwei ungleich schnell verlaufende Auslösungen hervorgerufen werden, oder dass eine andere Verwicklung zu Grunde liegt. Ebenso zeigt u. a. auch das Verhalten der Crocusblüthen bei plötzlichem Temperaturabfall eine complicirte Reaction an<sup>2)</sup>. Denn der Temperaturabfall ruft vorübergehend eine sehr ansehnliche Beschleunigung des Wachstums hervor, während thatsächlich bei constanter niederer Temperatur das Wachstum langsamer verläuft, als bei höherer Temperatur und dem entsprechend mit der niedrigeren Temperatur eine Hemmung des Wachstums eintreten muss. Natürlich wird hier auch Widerstand<sup>3)</sup> und Wachstum der Zellhaut eine Rolle spielen können.

So wenig wie die eben erwähnten und andere Vorgänge, lassen sich die Nachwirkungsbewegungen, welche auf eine durch Verdunklung inducirte Bewegung folgen, aus ihren Factoren erklären<sup>4)</sup>. Die Ursache dieser Nachwirkungen haben wir aber in analogen Principien zu suchen, aus denen ein Pendel nachschwingt oder eine Function aus mehreren Variablen in der graphischen Darstellung eine periodische Curve geben kann.

### 23. Heliotropismus und Geotropismus.

Heliotropismus und Geotropismus zeigen, wie eine einseitig angreifende Kraft convexe oder concave Krümmung gegen die auslösende Kraft hin bewirken kann. Analoge Erscheinungen werden voraussichtlich allgemeiner durch entsprechenden Angriff einer auslösenden Wirkung erzielt werden und u. a. können Ablenkung von Wurzeln durch Feuchtigkeit und der Erfolg eines dauernden Contactes an gewissen Objecten als solche Phänomene genannt werden.

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen p. 93.

2) Ebenda p. 132.

3) Ueber die Ausdehnung und Dehnbarkeit von Körpern bei verschiedenen Temperaturen vgl. u. a. die allgemeinen Entwicklungen bei Clausius (Mechan. Wärmetheorie 1876, p. 199). Speciell hinsichtlich des auffallenden Verhaltens von Kautschuk s. auch Pfaunder in Poggendorff's Annal. 1874, Bd. 153, p. 62.

4) Pfeffer, l. c., p. 39.

Wir wollen nun den Heliotropismus mit Rücksicht auf Zellmechanik beleuchten. Ich erinnere hier zunächst daran, dass in gewissen Objecten die Ausdehnungskraft der Zellen mit steigender Helligkeit abnimmt, indem wahrscheinlich der Turgor sinkt, wie wir hier ruhig annehmen werden. Bei einseitiger Beleuchtung muss dann gegen die Schattenseite hin der Turgor in den Zellen zunehmen und eine positiv heliotropische Krümmung des Gewebecomplexes ist die nothwendige Folge, wenn nicht andere Hindernisse im Wege stehen. Der positive Heliotropismus einzelliger Objecte kann aber auf solche Weise nicht entstehen und so müssen wir zwei Arten des positiven Heliotropismus unterscheiden<sup>1)</sup>, nämlich den Heliotropismus durch graduell abnehmenden Zell-turgor, welcher nur in Zellcomplexen möglich ist und den Heliotropismus einzelliger Organe, welcher wahrscheinlich durch Einfluss des Lichtes auf die Zellhaut zu Stande kommt. Es ist dabei möglich, dass in einem Gewebe beide Arten positiv heliotropischer Krümmung vereint sind, indem nebenbei jede einzelne Zelle bestrebt ist, sich aus gleichen Ursachen zu krümmen, wie einzellige Organe. Deshalb ist eine Unterscheidung natürlich doch geboten, und wir werden von einem positiven Heliotropismus der Gewebe und einem positiven Heliotropismus der Zelle sprechen. Beiden ist vorläufig nur gemeinsam, dass dieselbe Kraft auslöst, ob noch weitere Beziehungen im Verlaufe der ausgelösten Vorgänge bestehen, kann nur mit Kenntniss dieser entschieden werden. Ueber negativ heliotropische Krümmung liegt nichts vor, was auf einen Unterschied zwischen Heliotropismus von Gewebecomplexen und von einzelligen Objecten bestimmt hinweise; das Längenwachsthum der negativ heliotropischen Organe wird, soweit bekannt, durch Licht in analoger Weise verlangsamt, wie das Wachsthum positiv heliotropischer Organe<sup>2)</sup>. Heliotropismus ohne Wachsthum<sup>3)</sup>, d. h. durch einfache rückgängig zu machende Dehnung elastischer Zellhäute, ist nur als positiver Heliotropismus vielzelliger Organe bekannt, es ist aber bei unserer Unbekanntschaft mit den mechanischen Ursachen heliotropischer Krümmung nicht zu sagen, ob solcher Heliotropismus anderweitig möglich ist oder nicht.

In einzelligen Objecten kann zwar, wie aus bekannten Thatsachen folgt, ein abwechselnd sinkender und steigender Turgor die mechanische Ursache des Heliotropismus nicht sein, wohl aber wird eine solche Schwankung des hydrostatischen Druckes einen gewissen Einfluss auf

1) Siehe Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 63.

2) H. Müller, Flora 1876, p. 13.

3) Pfeffer, l. c., p. 63.

die Ausgiebigkeit der Krümmung haben können. Gesetzt es seien die beiden Längshälften der Membran eines cylindrischen Schlauches ungleich dehnbar, so wird sich ein gerader Schlauch mit steigendem Turgor concav nach der weniger dehnbaren Membranhälfte krümmen, ein zuvor concav nach der dehnbarern Längshälfte gebogener Schlauch aber natürlich seine Krümmung mehr oder weniger ausgleichen. Bei vollkommener Elasticität der Membran würde dann mit dem oscillirenden Turgor, je nach der Vertheilung der Dehnbarkeit, entweder eine ebene oder eine gekrümmte Fläche von dem sich hin und her bewegenden Schlauche beschrieben werden. Weiter muss beachtet werden, dass bei vollkommen gleicher Dehnbarkeit und Elasticität der Wandung die Krümmung eines Schlauches mit zunehmendem hydrostatischen Druck im Innern vermindert werden muss, ein Vorgang, der dem Princip von Bourdon's Federmanometer zu Grunde liegt <sup>1)</sup>. Vermehrte Dehnung ruft aber an wachsenden Zellhäuten eine Steigerung des Wachstums hervor und so muss steigender Turgor eine gewisse Ausgleichung der Krümmung einer Zelle anstreben. Ausserdem wird die Schwankung des hydrostatischen Druckes in wachsenden Zellen die Ausgiebigkeit von Krümmungen und oscillirenden Bewegungen der Zelle beeinflussen können, wenn Bedingungen zu solchen Bewegungen in der zeitlichen Vertheilung der Widerstandsfähigkeit und der Wachstumsfähigkeit der Zellhaut gegeben sind <sup>2)</sup>.

Aus obigem ergibt sich von selbst, wie Abnahme und Steigerung des hydrostatischen Druckes in einer Zelle für positiven und negativen Heliotropismus in Betracht kommt. Ursache der heliotropischen Krümmung einzelliger Objecte kann der schwankende Turgor nicht sein, denn dann müsste ja schon allseitige Helligkeitsabnahme eine Krümmung hervorrufen, welche, ebenso wie der Modus der Krümmung, nur durch einseitige Beleuchtung bestimmt wird.

Stärkere Dehnung und dieser entsprechend stärkeres Wachstum einer Längshälfte der Zellhaut könnte auch vom Protoplasmakörper ausgehen, welcher ja thatsächlich vermöge seiner Structur gewisse, aber freilich nur geringe einseitige Druckwirkung ausüben kann. Allerdings würde schon ein geringer dauernder Dehnungsüberschuss in einer Längshälfte der Membran mit der Zeit eine erhebliche Krümmung einer Zelle herbeiführen können, wenn eben durch diese geringe, aber fort-

1) Auf diesem Princip beruht Bourdon's Aneroidbarometer und Fick's Federkymographion.

2) Es ist solches auch als mögliche Ursache der Bewegungen von Oscillarien u. s. w. ins Auge zu fassen.

dauernde Mehrdehnung das Wachstum der fraglichen Membranhälfte fortwährend etwas beschleunigt wäre<sup>1)</sup>. Aber schon ein geringer Gegen- druck würde dann ausreichen, um die Krümmung aufzuhalten, weil ja der wasserreiche Protoplasmakörper nach unseren früheren Erwägungen nur geringe einseitige Druckkraft ausüben kann.

Mit welcher Kraft heliotropische Krümmungen einzelliger Objecte ausgeführt werden ist noch nicht bekannt, doch habe ich beobachtet, wie durch die positiv heliotropische Krümmung der Internodien einer Nitella ein verhältnissmässig erheblicher Druck überwunden wurde, welchen die Spitze der Pflanze vor sich herzuschieben hatte, ohne dass die sich krümmenden Internodien in Contact mit dem festen Körper kamen. Wenn ich nun auch die Grösse des Druckes nicht angeben kann, so war dieser doch jedenfalls viel zu erheblich, um ihn auf ein entsprechendes Ausdehnungsstreben des Protoplasmakörpers schieben zu können und so muss ich die an sich unwahrscheinliche Annahme zurückweisen, dass eine ungleiche Ausdehnungskraft des Protoplasma- körpers die mechanische Ursache der heliotropischen Krümmung ein- zelliger Objecte ist. Dann muss aber in ungleichem Widerstand oder Wachstum der Zellhaut die Ursache heliotropischer Krümmung gesucht werden. Knüpfen sich unsere Erwägungen und Argumente auch nur an positiven Heliotropismus, so zweifle ich doch nicht daran, dass sie für negativen Heliotropismus in gleicher Weise ausfallen, d. h. in die Zellhaut die Ursache verlegen würden. Um dieses absolut sicher zu stellen, bedarf es freilich für beide Arten von Heliotropismus einzelliger Objecte noch entscheidender Versuche.

Sollte nun thatsächlich positiver und negativer Heliotropismus zu- nächst von Molecularprocessen innerhalb der Zellhaut abhängen, dann muss dieselbe und in derselben Richtung wirkende auslösende Kraft, das Licht, gerade entgegengesetzte sichtbare Leistungen auslösen. Dieses ist aber da, wo es sich um mehrere variable Factoren handelt, wie vorhin hervorgehoben wurde, schon möglich, wenn die ausgelösten Prozesse wohl ihrer Qualität, aber nicht ihrem Arbeitsmaasse nach über- einstimmen und ich will nochmals nachdrücklich hervorheben, dass solche in entgegengesetzter Richtung stattfindenden Bewegungen, auf Grund dieser habituellen Erscheinung allein, nun und nimmer darüber eine Entscheidung zulassen, ob sie Resultante aus qualitativ oder nur quantitativ verschiedenen Leistungen sind. Ein Urtheil über diese Frage ist aus dem über Heliotropismus Bekannten nicht zu gewinnen.

<sup>1)</sup> Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen p. 146.

Das Wachstum setzt sich immer aus einer gewissen Zahl von Factoren zusammen. Als nächste Factoren werden wir im allgemeinen Zufuhr geeigneten Materiales und Verwendung dieses zur Einlagerung neuer Zellhauttheilchen bezeichnen können, Factoren, welche aber selbst schon Resultante einer ganzen Reihe näherer und fernerer Bedingungen sind. Wie nun einseitige Beleuchtung auslösend wirkt, um das Flächenwachstum der Zellhaut in einem Falle auf der beleuchteten, im andern Falle auf der beschatteten Seite relativ ausgiebiger zu machen, darüber wissen wir zur Zeit nichts. Man könnte hier geltend machen, dass Beleuchtung die Verdickung von Zellhäuten zu begünstigen scheint<sup>1)</sup>, wodurch dann das Flächenwachstum der Zellhaut vermindert würde, weil dieses wesentlich von der Grösse der Dehnung abhängt. Andererseits ist aber auch bekannt, dass Beleuchtung, in freilich noch unbekannter Weise, das Wachstum in gewissen Objecten befördern kann<sup>2)</sup> und so ständen sich zwei in entgegengesetztem Sinne thätige Factoren gegenüber, welche, wenn sie in zwei verschiedenen Zellen in ungleicher Relation ausgelöst würden, eine positive und negative Krümmung wohl veranlassen könnten. Damit will ich nicht eine Hypothese aufstellen, sondern nur an einem Beispiel zeigen, dass sich Angriffspunkte schon finden lassen, um nach den mechanischen Ursachen des entgegengesetzten Heliotropismus experimentell forschen zu können. Die einseitige Beleuchtung wird möglicherweise auch auf den Protoplasmakörper derart wirken, dass die durch diesen vermittelten Wachstumsbedingungen auf Licht- und Schattenseite der Zelle ungleich vertheilt sind<sup>3)</sup>. Einzellige Objecte, welche heliotropische Krümmungen ohne Membranwachstum ausführen, sind nicht bekannt; wenn sie existiren sollten, so würden sie aber für die Aufklärung der Ursachen des Heliotropismus von unberechenbarem Werthe sein.

Wenn der positive Heliotropismus gewisser Pflanzen mit weiterer Entwicklung einem negativen Heliotropismus Platz macht, so hat die wirkende Resultante jedenfalls einen Umschwung erfahren, sei es nun, dass sich mit fortschreitender Entwicklung des Organes das Verhältniss zwischen den im positiven und negativen Sinne wirkenden Leistungen

1) Vgl. Kraus, Jahrb. f. wiss. Botanik 1869—70, Bd. VII, p. 232.

2) So kommen die Sporen mancher Gewächse und die Brutknospen von *Marchantia* im Dunklen nicht zur Weiterentwicklung. Auch ist zu erwähnen, dass die Samenlappen mancher Pflanzen im Dunklen nicht weiter wachsen, obgleich sie mit Nährstoffen gefüllt sind.

3) Bewegungen des Protoplasmas, welche durch einseitige Beleuchtung veranlasst werden, sind ja bekannt. Siehe Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 721.

ändert oder dass eine Leistung neu hinzutritt. Die erblichen Eigenschaften der Pflanze bestimmen den Ort, an welchem der negative Heliotropismus sichtbar beginnt und dieses wird nach dem Gesagten sowohl in der schnellst wachsenden, als auch in einer langsam wachsenden Zone eintreten können. Deshalb kann ich aber auch die Unterscheidung zweier Arten des negativen Heliotropismus, wie es H. Müller<sup>1)</sup> will, nicht billigen, wenn sie nur auf den Eintritt der negativen Krümmung in verschiedenen Wachstumszonen basirt ist, eine Erscheinung, die ja als Resultante nothwendig ist, wenn in Organen gleichzeitig zwei Kräfte in entgegengesetztem Sinne wirken, deren Relation in verschiedenen Pflanzen für gleiche Entwicklungsstadien eine ungleiche ist<sup>2)</sup>. Möglich ist es ja freilich, dass der negative Heliotropismus verschiedener Pflanzen nur der übereinstimmende habituelle Ausdruck für qualitativ ungleiche Vorgänge ist, zur Zeit sind aber keine Thatsachen bekannt, aus welchen dieses zu folgern oder wahrscheinlich zu machen wäre.

Um auslösend zu wirken, muss ein Lichtstrahl jedenfalls eine gewisse, wenn auch vielleicht äusserst geringe Moleculararbeit verrichten und es kann nun die Frage gestellt werden, ob diese dieselbe ist, wenn ein identischer Lichtstrahl unter gleichem Neigungswinkel von aussen oder von innen her, also mit veränderter Reihenfolge in Zellhaut und Protoplasma oder überhaupt an den Ort tritt, wo er auslösend thätig ist. Wenn die Reihenfolge des Eintrittes gleichgültig ist, dann muss die abweichende Wirkung auf der zuvor gleichwerthigen Schattenseite daher rühren, dass hier Licht von gleicher Qualität, aber von anderer Intensität zur Wirkung kommt. Schwächung eines Lichtstrahles ist ja unvermeidlich, wenn dieser auf der beleuchteten Seite einer Zelle eine Arbeit leistet, und auf der Schattenseite wird der Lichtstrahl mit geringerer Intensität (mechanischem Aequivalente) ankommen, wenn nicht der besondere Aufbau der Zelle oder der Organe eine Concentration von Strahlen bewirkt<sup>3)</sup>. Falls nun ein Lichtstrahl thatsächlich ungleich ausgiebige Leistungen hervorrufen sollte, wenn er von aussen oder innen her z. B. in die Zellhaut gelangt, so muss gleichfalls zunächst entschieden werden, ob auch in beiden Fällen der Lichtstrahl mit gleicher

1) Flora 1876, p. 70 u. 93.

2) Hierher gehören auch Combinationen wie die von heliotropischen und geotropischen Krümmungen, auf welche ich hier und im Folgenden keine Rücksicht genommen habe.

3) Eine solche Annahme liegt einer Hypothese Wolkoff's zu Grunde, welche aber thatsächlich nicht ausreicht, um den entgegengesetzten Heliotropismus zu erklären. — Siehe Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 810.

Intensität an dem Ort seiner Wirkung ankam, ehe man schlussfolgern dürfte, dass der Lichtstrahl anders wirke, wenn er etwa auf ein Zellhauttheilchen von aussen oder von innen fällt. Weil es sich hier um einen Auslösungsvorgang handelt, kann eine nur geringe Differenz in der Wirkungsfähigkeit des Lichtes vielleicht schon einen gewaltigen Effect bedingen.

Heliotropische Krümmung tritt auch dann ein, wenn ein Lichtstrahl die Vorderwand und Rückwand der Zelle unter gleichem Neigungswinkel trifft, und auf diesen Fall muss nothwendig zunächst die Frage bezogen werden, wie und wann Heliotropismus zu Stande kommt. Wie Längenwachsthum, oder überhaupt das Wachsthum einer Zelle mit dem Neigungswinkel des wirkenden Lichtstrahles verändert wird, ist eine neue Frage, die zuerst durch Vergleich der Wachsthumsvorgänge in einer Zelle entschieden werden muss, in welcher das einemal Lichtstrahlen parallel mit der Längsachse, das anderemal senkrecht gegen diese, aber gleichmässig von allen Seiten, eintreten, denn die Wirkung anders geneigter Lichtstrahlen würde in diese Composanten zu zerlegen sein. Gesetzt aber, parallel oder senkrecht zur Längsachse der Zelle eindringende Lichtstrahlen wirkten thatsächlich wesentlich verschieden auf das Wachsthum der Zelle, so würde damit allein der Heliotropismus selbst doch nicht erklärt sein, während die Bedeutung der Neigung der Lichtstrahlen für Ausgiebigkeit heliotropischer Krümmung vielleicht vollkommen klar gelegt werden könnte.

Diese Auseinandersetzungen schienen mir geboten, da H. Müller's<sup>1)</sup> Ausspruch, es dürfte sich beim Heliotropismus weniger um die Lichtdifferenz als um die Lichtrichtung handeln, die Fragen nicht präcisirt und schon deshalb mehrdeutig ist, weil der Neigungswinkel des Lichtes und die Richtung des Lichtes mit Bezug auf das Eindringen von aussen oder innen nicht auseinandergehalten sind. Eine Entscheidung kann freilich darüber nicht gefällt werden, ob ein Lichtstrahl bei heliotropischen Krümmungen nur vermöge seiner Intensität wirkt, oder ob derselbe Lichtstrahl anders wirkt, wenn er auf Aussenseite oder Innenseite eines Zellhaut- oder Protoplasmatheilchens fällt. Uebrigens hat erstere Alternative die grössere Wahrscheinlichkeit jedenfalls für sich, doch scheint mir eine weitere Discussion über diese Fragen bei der derzeitigen Sachlage überflüssig. Darauf will ich aber noch aufmerksam machen, dass, wenn der Turgor in der Zelle sinkt, eine andere Wirkung eines Lichtstrahles, als vermöge seiner Intensität, nur dann möglich

---

1) Flora 1876, p. 92.

wäre, wenn die nöthige Auslösung durch die Wirkung des Lichtes auf einen nicht flüssigen Körper stattfände.

Wird das Wachsthum verglichen, welches parallel oder senkrecht zur Längsachse der Zelle einfallendes Licht hervorruft, so ist wohl zu beachten, dass hier Ortsveränderungen, wie sie z. B. für Protoplasma bekannt sind, und noch andere Umstände möglicherweise das Wachsthum der Zellhaut in entscheidender Weise beeinflussen. Diese und andere Gesichtspunkte kommen auch für Heliotropismus in Betracht und es ist nicht einmal wahrscheinlich, dass das mittlere Wachsthum sich heliotropisch krümmender und bei gleicher Lichtintensität gerade fortwachsender Organe übereinstimmend ausfällt.

Bis dahin ist sachgemäss ein Lichtstrahl gleicher Qualität vorausgesetzt worden, denn wie Lichtstrahlen ungleicher Wellenlänge und ungleicher Schwingungsebene wirken, sind Fragen für sich, welche natürlich sowohl für den parallel, als den senkrecht zur Zellachse gerichteten Strahl in Betracht kommen. Hinsichtlich des polarisirten Lichtes ist mir nur ein Versuch von *Askenasy*<sup>1)</sup> bekannt, nach welchem die Fruchstiele von *Pellia* und Kressenpflanzen sich in gleicher Weise positiv heliotropisch krümmen, wenn die Schwingungsebene des sie einseitig treffenden Lichtes parallel oder senkrecht zur Längsachse des Objectes steht. Da aber nicht festgestellt ist, ob das polarisirte Licht nicht wieder depolarisirt wurde, so ist dieser Versuch nicht gerade entscheidend, obgleich ich durchaus nicht zweifle, dass Licht jeder Schwingungsebene heliotropische Krümmung hervorruft. Ich glaube, dass man auch nach gewissen Erwägungen, die ich hier nicht darlegen will, erwarten darf, dass ein parallel mit der Längsachse der Zelle eindringender Lichtstrahl unabhängig von seiner Schwingungsebene wirkt.

Bezüglich der Mechanik der geotropischen Krümmungen ergibt sich eine wesentlich analoge Fragestellung, wie für die heliotropischen Bewegungen. Die Existenz des positiven und negativen Geotropismus an einzelligen Objecten und ähnliche Erwägungen wie die beim Heliotropismus angestellten, müssen uns zu dem Schlusse führen, dass der Geotropismus der Zelle zu Stande kommt, indem die Schwerkraft in den gegen die Verticale geneigten Objecten Auslösungen hervorruft, welche das Wachsthum der erdwärts und zenithwärts gewandten Zellhautstücke

1) Botan. Zeitung 1874, p. 237.

in ungleichem Maassé, wenn auch vielleicht in nur sehr indirecter Weise, beeinflusst<sup>1)</sup>.

In den ohne oder mit Wachsthum sich negativ geotropisch krümmenden Geweben nimmt die Ausdehnungskraft<sup>2)</sup>, resp. das Wachsthum der Zellen von der erdwärts gewandten zu der zenithwärts gewandten Seite zu, während bei positivem Geotropismus umgekehrt die oberen Zellen am schnellsten wachsen. Mit der Horizontalstellung muss also zugleich eine Ursache eintreten, welche den Auslösungsvorgang in jeder höheren Zelle anders gestaltet. Doch lasse ich dahin gestellt, ob, analog wie bei positivem Heliotropismus, ein Geotropismus der Zelle und der Gewebe zu unterscheiden sein wird, da die bis jetzt vorliegenden Thatsachen eine solche Unterscheidung nicht unbedingt fordern.

Gegentüber der gewaltigen Ausdehnungskraft, welche manche Objecte bei der negativ geotropischen Krümmung entwickeln können, muss die zur Auslösung nothwendige Arbeitsleistung der Schwerkraft eine verschwindend geringe sein<sup>3)</sup>. Wie aber diese Auslösung zu Stande kommt, ob ferner der Auslösungsvorgang bei positivem und negativem

---

1) Traube und nach ihm Andere haben versucht den Geotropismus aus denselben einfachen Ursachen zu erklären, welche gewissem Aufwärtswachsen anorganischer Zellen zu Grunde liegen (Bot. Ztg. 1876, p. 67). Da meines Erachtens eine genügende Bekanntschaft mit den über Geotropismus bekannten Thatsachen sofort zeigen muss, dass diese einfache Erklärung absolut nicht ausreicht, so halte ich es an diesem Orte nicht für geboten, solche Anschauungen speciell zu widerlegen. — Ebenso kann ich hier nicht speciell eingehen auf eine Arbeit von C. Kraus (Flora 1876, Nr. 28), welche ich erst nach Abschluss dieses Manuscriptes erhielt. Die Erklärung der mechanischen Ursache des Geotropismus kommt im wesentlichen darauf hinaus, dass vermehrtes Flächenwachsthum der Zellwände auf der Unterseite eines Organes negativen Geotropismus, gesteigerte Widerstandsfähigkeit, z. B. durch Verdickung der Zellwände auf der Unterseite, positiven Geotropismus erzeugen soll. Neu ist dieser Gedanke überhaupt nicht und der Wissenschaft wird nicht damit gedient, wenn jener kurzweg auf die Behauptung gestützt wird. »Unzweifelhaft ruft die Schwerkraft in einer horizontal gelegten Wurzel eine von oben nach unten zunehmende Concentration der Zellsäfte hervor, ähnlich wie in einer künstlichen Traube'schen Zelle« l. c., p. 440, denn, dass etwas derartig ohne weiteres »unzweifelhaft« sei, ist einmal ganz und gar falsch und dann ist die Concentration allein noch kein sicherer Maassstab für das Wachsen. Ausserdem gibt es auch negativen Geotropismus ohne Wachsthum und die mächtige dehnde Kraft kann überhaupt nicht in der einfachen Weise zu Stande kommen, welche Ursache des Aufwärtswachsens Traube'scher Zellen ist. Die gründlichen Verirrungen aufzudecken, welche sich C. Kraus in Interpretation der Thatsachen und der physikalischen Auffassung gewisser Phänomene zu Schulden kommen lässt, würde hier zu weit führen.

2, Vgl. das entsprechende Kapitel im Lehrbuch von Sachs und Pfeffer, Period. Bewegungen p. 111.

3 Pfeffer, Period. Bewegungen p. 146.

Geotropismus qualitativ identisch ist, oder ob zwei Auslösungsvorgänge im Spiele sind, hieüber und über ähnliche Sachen lässt sich noch nichts bestimmtes sagen <sup>1)</sup>. Es liegt freilich nahe daran zu denken, dass der geringe Mehrdruck eine auslösende Rolle spielt, welcher in Zellen und Geweben in tieferen Schichten durch das Gewicht der darüber stehenden Flüssigkeitssäule ausgeübt wird. Vielleicht ist aber die Ablenkung von Wurzeln durch Feuchtigkeit eine Erscheinung, welche auf principiell gleiche Gesichtspunkte bezüglich der Auslösung zurückzuführen ist <sup>2)</sup>. Wie man sich dieses vorstellen kann, unterlasse ich auseinanderzusetzen, doch wollte ich auf die möglichen Beziehungen hinweisen, um darauf aufmerksam zu machen, dass jedenfalls zunächst untersucht werden muss, wie sich negativ geotropische Organe und ebenso wie sich einzellige Objecte unter den Feuchtigkeitsbedingungen verhalten, welche die positiv geotropischen Wurzeln zu einer nach der feuchteren Seite hin concaven Ablenkung veranlassen.

Eine weitere Zergliederung der Frage, ob Richtung oder Intensität der Gravitation für Geotropismus in Betracht kommt, will ich hier unterlassen, da sich aus dem bezüglich des Lichtes Gesagten die wesentlichsten Gesichtspunkte ergeben, nach welchen man hier vorzugehen hätte. Uebrigens ist einleuchtend, wie auf zwei, um eine Zellhöhe vertical von einander abstehende Punkte die Gravitation in so annähernd gleicher Weise wirkt, dass nicht in dieser Differenz, sondern in anderen, mit der Schwerkraft zusammenhängenden Vorgängen die Ursache der Auslösung zu suchen ist.

#### 24. Einige Wachstums- und Gestaltungsvorgänge.

Im Plane dieser Abhandlung kann es nicht liegen, alles zu behandeln, was sich schon zur Zeit über Zellmechanik sagen und vermuthen lässt, doch glaube ich noch einige mit Wachstumsvorgängen zusammenhängende Punkte berühren zu sollen, welche sich im Vorausgehenden nicht gut einreihen liessen.

1) Es könnte hier auch Vertheilung von Körpern unter dem Einfluss der Schwere ins Gewicht fallen. Ob dem Protoplasma bestimmte Bewegungen durch die Schwerkraft inducirt werden, ist für von Zellhaut umkleidete Zellen noch nicht untersucht. Nach Rosanoff (Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 813) sollen freilich die Plasmodien von *Aethalium* durch die Schwerkraft zu aufsteigender Bewegung veranlasst werden, doch muss dieses jedenfalls sorgfältig nachuntersucht werden, da das, was ich bei *Aethalium* gesehen habe, eine andere Deutung als Beeinflussung durch Schwerkraft zulässt.

2) Sachs, Arbeiten des Würzburger Instituts 1872, Heft 2, p. 219.

Ist ein gewisser osmotischer Ueberdruck in der Zelle vorhanden, so muss die die äussere Umkleidung des Protoplasmakörpers bildende Plasmamembran nothwendig der Zellhaut angepresst sein und die Eigenschaften dieser Plasmamembran, wie überhaupt des Protoplasmakörpers bringen es mit sich, dass auch die feinsten Tüpfelräume in der Zellhaut ausgekleidet werden können<sup>1)</sup>. Der osmotische Druck sucht nun die Zellhaut in die Fläche zu dehnen und wirkt ausserdem zusammendrückend in transversaler Richtung, wenn die Zellhaut oder gewisse Schichten dieser auf einer Widerlage ruhen. Denn wenn dieses der Fall ist wird ja die Zellhaut, resp. ein innerer Theil dieser, in analoger Weise zusammengesprengt, wie eine in ein Tuch eingeschlagene und in eine Presse gebrachte quellungsfähige Masse, die so lange Wasser abgibt bis der äussere Druck nicht mehr im Stande ist, das mit grösserer Kraft zurückgehaltene Quellwasser herauszupressen.

Meist wird die auf solche Weise erzielte Verminderung der Dicke der Zellhaut nur sehr gering sein, doch muss diese Verminderung dann erheblich werden, wenn Zellhaut zwar ihr Volumen durch Quellung ansehnlich vergrössert, aber die Quellungsflüssigkeit nur mit solcher Kraft festhält, dass ein gegebener osmotischer Druck eine grössere Menge herauspressen kann. So ist es offenbar bei gewissen Algenfäden, deren Zellhaut in Zuckerlösung oder nach Tödtung der Zelle, also überhaupt nach Aufhebung des Turgors bis auf das Doppelte der ursprünglichen Dicke anschwellen kann, ohne dass sich die Längendimension beachtenswerth verändert<sup>2)</sup>. Hier bilden die äusseren widerstandsfähigen und wenig dehnbaren Schichten der Zellhaut die Widerlage, gegen welche die inneren aufquellenden Zellhautschichten durch die Plasmamembran, resp. den osmotischen Druck gepresst werden. Analoge Erscheinungen werden sich zweifellos in Mehrzahl finden lassen, wenn man sein Augenmerk auf Objecte richtet, bei welchen Zellhaut in quellungsfähige Massen verwandelt wird. Aber auch da, wo Aenderungen des Durchmessers an der Zellhaut nicht merklich sind, darf doch die erwähnte Zusammenpressung nicht ausser Acht gelassen werden, da sowohl der jedenfalls ein klein wenig verminderte Wassergehalt, wie auch der Druck selbst, bei Wachsthum und bei anderen Vorgängen eine Rolle spielen könnte.

---

1) Niederschlagsmembranen werden durch die Maschen sehr dichter Gewebe selbst bei sehr geringem Drucke durchgepresst und wachsen auf der anderen Seite als Blasen hervor (vgl. p. 4). Es erinnert dieser Vorgang lebhaft an die Art und Weise wie Tüllen entstehen.

2) Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1867, p. 406.

Die mechanischen Ursachen der Neubildung und des Wachstums von Zellhaut können in allseitig zufriedenstellender Weise noch nicht erklärt werden. Bei Neubildung einer Membran um einen Protoplasma-körper muss das in gelöster Form aus der Plasmamembran hervortretende Membranbildungsmaterial unlöslich ausgeschieden werden. Es liegt hier die Vermuthung nahe, dass in der Berührung mit wässriger Flüssigkeit, mit Luft oder überhaupt mit einem anderen Medium die Ursache für Zersetzung der Lösung des Membranbildners und die Entstehung der Zellhaut zu suchen sei, sowohl da wo sich Zellhaut um einen frei in Wasser liegenden Protoplasma-körper, als auch da wo sie bei Zelltheilung zwischen zwei zuvor gesonderten Protoplasma-körpern entsteht<sup>1)</sup>. Doch sind auch andere Ursachen denkbar, welche eine Ausscheidung des Membranbildners aus der diosmirenden Lösung bewirken könnten, auf deren Erörterung ich indess nicht eingehe, da thatsächlich keine bestimmten Anhaltspunkte über die mechanische Ursache der Zellhautbildung vorliegen.

Hinsichtlich der Wachstumsursachen der Zellhaut in Fläche und Dicke sind keine wirklich principiell neuen Gesichtspunkte zu denen gekommen, welche Nägeli in seinen unvergleichlich scharfsinnigen Untersuchungen und Folgerungen über das Wachsthum der Stärkekörner erschloss und an deren Hand er auch das Wachsthum der Zellhaut beleuchtete<sup>2)</sup>. Auch negative Spannung der Zellhaut hat Nägeli als eine Wachstumsursache sehr wohl erkannt, aber freilich der Dehnung der Membran durch Turgor nicht die hohe Bedeutung für das Flächenwachsthum der Membran beigelegt, welche Sachs<sup>3)</sup> mit Recht dafür in Anspruch nahm. So wichtig es an sich war, die hohe Rolle hervorzuheben, welche der Turgor vermöge der Dehnung der Membran bei dem Flächenwachsthum dieser spielt, so ist damit keine principiell neue Wachstumsursache eingeführt worden und solches ist auch nicht durch Traube geschehen, welcher (mit der wichtigen Entdeckung seiner Niederschlagsmembranen allerdings einige Wachstumsursachen und Wachsthumsvorgänge augenfällig demonstrieren konnte. Ohne weiteres

---

1) Reinke (Bot. Zeitung 1876, p. 435) behauptet, Grundbedingung für Bildung und Wachsthum einer Niederschlagsmembran sei das Zusammentreffen zweier gelöster Membranogene, resp. die Existenz dieser zu beiden Seiten einer Membran. Traube hat aber schon in seiner ersten Arbeit (1867) gezeigt, wie auch Körper sich in reinem Wasser mit einer Niederschlagsmembran umkleiden können (vgl. diese Abhandlung p. 133). — Uebrigens bedarf die Zellhautbildung in ihrer Beziehung zum Protoplasma-körper einer erneuten Untersuchung.

2) Nägeli, Die Stärkekörner 1855, p. 328 ff., p. 370 u. s. w.

3) Lehrbuch III. Aufl. p. 699.

folgt aber aus diesen Wachstumserscheinungen an Niederschlagsmembranen noch nicht, dass auch die Zellhaut nur aus gleichen Gründen wächst. So sehr z. B. auch mit sinkendem Turgor das Flächenwachstum der Membranen verlangsamt wird, so ist doch auch heute noch fraglich, ob nicht in gewissen Fällen Membranen ohne passive Dehnung in die Fläche wachsen, indem etwa die Einlagerung neuer Membrantheilchen durch andere in [der Membran wirksame Molecularwirkungen herbeigeführt wird. Ein derartiger Wachstumsvorgang ist ja ohnehin erforderlich, um die Membran in die Dicke wachsen zu machen, denn die transversale Zusammenpressung durch den variablen osmotischen Druck kann nicht Ursache des Dickenwachstums sein, wenn dieses auch in etwas durch diese Pressung beeinflusst werden muss.

Eine weitere Discussion über die Wachstumsursachen der Zellhaut liegt übrigens nicht in meiner Absicht und obiges wurde nur geschrieben, um daran zu erinnern, dass, wie von N ä g e l i vor nun fast 20 Jahren schon dargethan wurde, eine ganze Reihe von Factoren als Ursache des Wachstums in Betracht kommen. Unter diesen Factoren sind auch diejenigen von N ä g e l i hervorgehoben, welche allein von T r a u b e als Wachstumsursachen genannt werden, nämlich Vorhandensein der Membranbildner und negative Spannung. Dass diese für sich und in ihren Combinationen aber nicht ausreichen, um das spezifische Wachstum von Zellhäuten zu erklären, wird eine ruhige Reflexion an der Hand bekannter Thatsachen leicht zeigen können <sup>1)</sup>.

---

Zu den Factoren, welche für Wachstum der Zellhaut und der Zelle überhaupt in Betracht kommen werden, gehören auch Entstehung und Vertheilung der das Wachstum vermittelnden Stoffe. In Folge der besonderen Gestaltung solcher Vorgänge wird sowohl der Kraftwechsel

---

1) Wenn ähnliche Gestaltung anorganischer und lebender Zellen kurzweg herbeigezogen wird, um die spezifischen Wachstumsvorgänge im Organismus damit erklären zu wollen, so kehrt hier im wesentlichen nur wieder, was in verfloßenen Jahrhunderten schon da war, als die Alchymisten die sog. metallischen Bäume anstauten, welche theilweise ja auch anorganische Zellen waren. (Vgl. p. 13, auch z. B. W i e g l e b, Geschichte des Wachstums und der Erfindungen in d. Chemie 1790, I, p. 130 u. s. w.) Wie über die Bestrebungen der Alchymisten, wird die Geschichte auch über analoge Bestrebungen unserer Tage urtheilen. — Natürlich ist es durchaus correct, wenn einzelne maassgebende Factoren aus dem Verhalten anorganischer Zellen demonstrirt werden, wie solches von T r a u b e geschah.

durch den Stoffwechsel, als auch dieser durch jenen in vielfacher Weise beeinflusst werden können. Hier will ich indess solche Wechselbeziehungen nicht ausmalen, sondern nur auf einige mögliche Ursachen für Ortsveränderungen im Protoplasma hinweisen. Dass solche, wie z. B. die Ansammlung des Protoplasmas an bestimmten Stellen, eine Rolle bei Wachstums- und Auslösungsvorgängen spielen, wird wohl eher wahrscheinlich, als unwahrscheinlich erscheinen. Wie die Sache zur Zeit liegt, kann in Folgendem nur auf einige bisher nicht oder ungenügend beachtete Ursachen aufmerksam gemacht werden, welche möglicherweise bei sichtbaren Gestaltungsvorgängen im Protoplasma in Betracht kommen.

Bis jetzt ist nicht viel darüber bekannt, wie äussere Einflüsse auf Gestaltung im Protoplasma influiren. Licht kann gewisse Bewegungsvorgänge, höhere und niedere Temperaturen, sowie gewisse chemische Reagentien können gestaltliche Aenderungen hervorrufen und es scheint wahrscheinlich, dass auch andere Agentien, wie Schwerkraft<sup>1)</sup>, Elektrizität u. s. w. wirksam eingreifen, namentlich auch bei einseitigem Angriff Bewegungen im Protoplasma nach bestimmter Richtung hervorrufen. Hat z. B. der Zellsaft ein geringeres spezifisches Gewicht als das Protoplasma, so muss er auf dieses vertical aufwärts einen entsprechenden Druck ausüben und von der Intensität dieses, im Verhältniss zu entgegenstehenden Widerständen, wird es abhängen, ob ein sichtbarer Effect auf diese Weise zu Stande kommt. Ebenso muss selbstverständlich die Schwerkraft bestrebt sein ungelöste Körper nach Maassgabe des spezifischen Gewichtes zu sondern<sup>2)</sup>.

Ausser diesen und anderen Bewegungsursachen glaube ich die Aufmerksamkeit noch besonders auf Vorgänge lenken zu sollen, welche durch chemische Actionen wohl zu Stande kommen könnten.

Findet in einer Lösung an irgend einem Punkte eine Zersetzung des gelösten Körpers statt, so ist eine Diffusionsbewegung gewiss, aber auch Massenbewegung kann entstehen, wenn der unzersetzte Körper und seine Zersetzungsproducte, wie ja das gewöhnlich der Fall ist, nicht dasselbe Volumen einnehmen und um die Sache möglichst einfach zu machen, kann man sich ja einmal vorstellen, es werde Wasser abgespalten, resp. unter Verdichtung in chemische Verbindung übergeführt. Diffusionsströmung und Massenbewegung halten so lange an, als chemische Zersetzung sie erzeugt und können mit dieser dauernd

1) Hinsichtlich der Angaben Rosanoff's vgl. diese Abhandlung p. 216.

2) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1867, p. 381.

werden. Letzteres ist aber selbst bei nur geringem Materiale möglich, wenn die zersetzende Kraft fortwährend an einem Punkte thätig ist, während an davon entfernten Punkten eine Regeneration des fraglichen Körpers irgendwie stattfindet. Dass solches in einer lebenden Zelle möglich sein kann, muss man zugeben, und wie obiges selbst in ziemlich einfacher Weise erreichbar ist, lehren Körper, welche im Licht dissociiren, im Dunklen aber sich wieder regeneriren. Wenn aber ein solch continuirlicher Process thätig ist, dann wird die Massenbewegung, welche z. B. durch Volumzunahme erzeugt wird, durch die Volumabnahme bei der an anderen Punkten stattfindenden Regeneration unterstützt; die an sich keine Volumänderung bedingenden diosmotischen Ströme schaffen aber fortwährend den unzersetzten Körper zu dem Zersetzungsorte und die Zersetzungsproducte von diesem weg nach den Stellen, wo sie regenerirt werden. Falls nun im Protoplasma derartige Strömungen thätig sein sollten, würden dadurch, wie leicht ersichtlich ist, ungelöste Körper wohl auch in bestimmte Gruppierungen gebracht werden können, wenn die sicher stets nur geringe Leistung dieser Strömungen nicht von anderen Kräften eliminirt wird. Ob freilich thatsächlich Gruppierungen, wie sie z. B. bei Zelltheilungen sich finden<sup>1)</sup>, durch solche oder ähnliche chemische Actionen zu Stande kommen oder ob sie aus der Organisation und den damit verbundenen specifischen Molecularwirkungen entspringen, oder sonst irgendwie entstehen, wage ich auch nicht einmal vermuthungsweise auszusprechen.

Liegt ein Protoplasmakörper vor, welcher z. B. einen Kugelmantel um den Zellsaft bildet, so werden Strömungen der angegebenen Art auch die Gestaltung jenes beeinflussen können. Da wo Volumzunahme stattfindet strömt Flüssigkeit nach allen Seiten hin weg, und übt demgemäss auch einen mit der Zersetzung continuirlichen Stoss auf die Plasmamembran aus, welche, wie frther gezeigt wurde, schon durch eine sehr geringe Kraft gegen den Zellsaft hin ausgebaucht werden kann, wenn sich der hydrostatische Druck zu beiden Seiten der Plasmamembran constant erhält. Umgekehrt erfährt aber die Plasmamembran einen geringen Ueberdruck von Seite des Zellsaftes, wenn bei einem chemischen Process im Protoplasma Verdichtung stattfindet und eine Wasserströmung hierdurch veranlasst wird. Jede dieser geringen Leistungen, sowie beide zusammengenommen, könnten allmählig schon wesentliche Gestaltsänderungen im Protoplasma zu Stande bringen,

1) Siehe Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1875.

wenn es sich hierbei nur um Ueberwindung geringer Widerstände handelt. Uebrigens ist zu beachten, dass der gegen die Plasmamembran treffende Wasserstrom die Durchpressung einer gewissen Wassermenge durch die Plasmamembran veranlassen und so zugleich die Ursache von bestimmt gerichteten Strömungen im Zellsaft werden kann.

Das soeben hinsichtlich der Wirkung von Strömungen auf Gestaltung des Protoplasmakörpers Gesagte, gilt natürlich auch für die auf beliebige andere Weise entstandenen Strömungen. Ich will hier nur noch darauf hinweisen, wie solche Strömungen auf osmotischem Wege entstehen können, wenn die osmotisch wirkenden Körper nicht gleichmässig in der Lösung vertheilt sind, was z. B. eine Folge local stattfindender chemischer Umwandlung sein kann, indem es ja einer gewissen Zeit bedarf, ehe durch Diffusion eine vollkommen gleichartige Vertheilung herbeigeführt ist.

Um die Sache klar zu machen, stellen wir uns einen hohlen Glaszylinder vor, welcher an seinen beiden offenen Enden mit Membranen von derselben Beschaffenheit geschlossen und senkrecht in Wasser gestellt ist. In der unteren Partie des Glaszylinders befinde sich eine concentrirtere Lösung eines nicht diosmirenden Stoffes, während eine verdünntere Lösung an die nach oben gerichtete Membran anstosse<sup>1)</sup>. Die concentrirtere Lösung würde für sich allein einen höheren osmotischen Druck hervorbringen, als die verdünntere, in der Zelle selbst aber muss die endliche Druckhöhe zwischen diesen beiden Leistungen liegen und dann natürlich erreicht sein, wenn durch die beiden Membranen zusammengenommen ebensoviel Wasser durch Druck filtrirt, als durch osmotische Wirkung hineingeschafft wird. Der osmotisch erzeugte Einstrom schafft aber bei unserer Zusammenstellung durch die untere Membran in der Zeiteinheit eine grössere Menge Wasser, als durch die obere Membran, während durch beide, auf die Flächeneinheit bezogen, gleiche Wassermengen unter dem in der ganzen Zelle annähernd gleichen Druck filtriren und so muss denn ein Wasserstrom von der unteren zur oberen Wand so lange durch die Zelle gehen, als an beide Membranen Lösungen ungleicher osmotischer Wirkungen anstossen: kurz wir haben es dann mit einem kreisenden Wasserstrom zu thun. Wenn nun etwa in dem einen Kugelmantel bildenden Protoplasmakörper die Lösung nicht an allen Stellen von gleicher osmotischer Wirksamkeit ist, so wird auch hier ein kreisender, durch Zellsaft und Protoplasma

1) Es würde auf dasselbe hinauskommen, wenn ungleich osmotisch wirkende Lösungen aus verschiedenen Stoffen vorlägen.

gehender Wasserstrom entstehen können, welcher auf Gestaltung des Protoplasmakörpers in der vorhin erwähnten Weise wirken kann.

Als mögliche Ursachen für Bewegung und Gestaltänderung im Protoplasma (und Zellsaft) haben wir oben chemische Processe und osmotische Vorgänge kennen gelernt und wie die chemischen Reactionen auch immer zu Stande kommen, ob sie autonomen oder inducirten Ursprungs sind, der weitere Erfolg ihrer Wirkung kann ja übereinstimmend ausfallen. Wie sich diese Vorgänge in ihrem Verlauf innerhalb der lebenden Zelle sehr complicirt gestalten können, unterlasse ich darzulegen, und mache nur noch darauf aufmerksam, dass der Zersetzungs-ort auch dauernd verschoben werden könnte, eine Möglichkeit, welche namentlich hinsichtlich autonomer Auslösungen ins Auge zu fassen sein würde. Ferner sind Combinationen mit anderen Factors möglich und erinnere ich daran, wie das relative Volumen von Protoplasma und Zellsaft sich ändern muss, wenn in einem dieser Körper die osmotische Wirkung variirt. Wenn z. B. der Zellsaft an Volumen zunähme und der zusammengedrückt werdende Protoplasmakörper an verschiedenen Stellen ungleichen Widerstand entgegengesetzte, so könnte auch hierdurch eine Massenströmung im Protoplasma hervorgerufen werden und wiederholte Oscillation der Druckkraft, im Vereine mit veränderter Widerstandsfähigkeit im Protoplasma, würde sogar complicirte Strömungen bewirken.

Was bis dahin über Bewegungen im Protoplasma in Folge von Beleuchtungswechsel bekannt ist<sup>1)</sup>, ermöglicht nicht zu folgern, durch welche bestimmten Vorgänge die Ortsveränderung des Protoplasmas zu Wege komme. Auch über die nächste mechanische Ursache der rotirenden und circulirenden Protoplasmaströmungen ist ja noch nichts Sicheres bekannt. Die derzeitige Sachlage darlegen will ich hier nicht, wo ich überhaupt nur auf einige Gesichtspunkte aufmerksam machen wollte, welche neben anderen ins Auge zu fassen sind, wenn Fragen für experimentelles Vorgehen zurecht gelegt werden sollen.

## 25. Auftrieb von Wasser durch die Zelle.

Es ist wohl nie bezweifelt worden, dass die sog. Wurzelkraft durch osmotische Leistung in Zellen zu Stande kommt und die fundamentale Frage ist, wie eine einzelne Zelle Wasser nach einer Seite hin hervorzupressen vermag. Thatsächlich sind auch einzellige Objecte bekannt,

1) Siehe Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 721.

welche Wassertropfen an bestimmten Stellen ausscheiden<sup>1</sup>. Die Ursache solcher Wasserausscheidung ist aber nicht, wie bisher immer angenommen ist, in specifischen Eigenschaften der Zellhaut, sondern in der Plasmamembran oder im Zellinhalt zu suchen und damit wird die Zellmechanik eines solchen Vorganges in ein wesentlich anderes Licht gestellt.

Um uns die Sache im Princip klar zu machen, haben wir nur die der Zellhaut angepresste Plasmamembran zu berücksichtigen und wollen annehmen, dass von den osmotisch wirkenden Stoffen nichts aus der Zelle diosmirt, welche wir uns zunächst frei in Wasser liegend denken dürfen.

Soll nun eine Hervorpressung von Wasser, oder was dasselbe sagen will, eine Wasserströmung durch die Zelle zu Stande kommen, so darf der Quotient aus dem durch Osmose bewirkten Einstrom und den durch Druck im Innern erzeugten Ausstrom von Wasser nicht für die ganze Oberfläche der Plasmamembran  $= 1$  sein, sondern muss mindestens für einen Punkt einen grösseren und für einen anderen Punkt einen kleinern Werth haben. Die Druckhöhe, d. h. das Verhältniss zwischen Einstrom und Ausstrom, ist aber, wie früher gezeigt wurde, unabhängig von der Dicke der Membran und so folgt denn sogleich, dass jedenfalls eine ungleiche Dicke der sonst gleichartigen Plasmamembran nicht Ursache eines einseitigen continuirlichen Wasserstroms werden kann und somit auch nicht der Filtrationswiderstand, insofern er nur von der Membrandicke abhängt.

Unter zwei Bedingungen kann aber ein Wasserstrom durch eine Zelle entstehen, nämlich wenn in der Plasmamembran eine qualitative Differenz besteht oder wenn die Membran zwar gleichartig, aber nicht an allen Stellen dieser dieselbe osmotische Wirkung thätig ist.

Zwei qualitativ verschiedene Niederschlagsmembranen können ja mit derselben Lösung ungleiche osmotische Druckhöhe ergeben und wir wollen annehmen, dass diese für eine Membran *A* grösser ausfalle, als für eine Membran *B*. Wäre nun die eine Hälfte einer Zelle aus Membran *A* und die andere Hälfte aus Membran *B* gebildet, so würde die endliche Druckhöhe zwischen den Druckhöhen liegen, welche die allein aus *A* oder die allein aus *B* bestehenden Zellen für dieselbe Lösung ergeben würden. Dann überwiegt aber im Gleichgewichtszustand für Membran *B* der durch Druck erzeugte Wasserausstrom den osmotischen Wassereinstrom, während für *A* das Umgekehrte der Fall ist, und

---

<sup>1</sup> Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 659.

in Folge dessen bewegt sich ein Wasserstrom in der Richtung von *A* nach *B* durch die Zelle, dessen Ausgiebigkeit durch den Unterschied zwischen Einstrom und Ausstrom in jeder der beiden Membranen bestimmt wird.

Ist aber die Membran gleichartig, während in verschiedenen Zonen der Zelle Lösungen ungleicher Concentration, oder überhaupt ungleicher osmotischer Leistung bestehen, so ist auch das Verhältniss zwischen Einstrom und Ausstrom für zwei gegebene Flächenstücke der Membran ein ungleiches und ein Wasserstrom muss von der wirksameren zu der weniger wirksamen Lösung hin durch die Zelle gehen, wie dieses schon früher auseinandergesetzt wurde (p. 222). Gleiches wird auch dann erreicht, wenn die Lösung in der Zelle zwar ganz homogen, die Zellhaut aber theilweise mit einer Lösung, theilweise mit Wasser (oder weniger wirksamen Lösung) imbibirt ist, indem da, wo die Lösung von aussen an die Plasmamembran stösst, die Druckhöhe um die osmotische Leistung verringert wird, welche die fragliche Lösung in der Plasmamembran zu Stande bringt.

Es würde nicht schwer sein einen Apparat zu construiren, um die Hervorpressung von Wasser unter den namhaft gemachten Bedingungen zu demonstrieren. Man könnte zu dem Ende ein Glasrohr beiderseitig mit Thonplatten oder Thonzellen verschliessen, auf welche entweder dieselbe Membran oder verschiedene Niederschlagsmembranen aufgelagert werden müssten. Würde das untere Ende des Apparates in ein Wasserreservoir gestellt, während der obere Theil in ein Steigrohr hineinragt, so könnte dann auch die so erzeugbare Druckhöhe gemessen werden. Als verschiedene Membranen würden solche aus Ferrocyan-kupfer und Berlinerblau brauchbar sein, welche mit derselben Zuckerslösung ungleiche Druckhöhe ergeben und bei Anwendung gleichartiger Membranen handelt es sich darum, dass das einmal die Concentration der Lösung in der Zelle von unten nach oben abnimmt, während das anderemal, bei homogener Lösung im Innern, eine verdünntere Lösung eines Stoffes in das Steigrohr zu füllen wäre. Immer wird die vermittelst des Steigrohrs gemessene, dem Gleichgewichtszustand entsprechende Druckhöhe anzeigen, um wieviel die durch die untere Membran erzeugte Druckhöhe die durch die obere Membran hervorgebrachte Druckhöhe übertrifft, sei es nun, dass in qualitativer Differenz der Membran oder, unabhängig hiervon, in osmotischer Leistung der an die Membran stossenden Lösung resp. Lösungen die Ursache der einseitigen Hervorpressung von Wasser gegeben ist.

Dieser einseitige Ueberdruck würde aber in einer Pflanzenzelle nicht vollkommen gemessen werden, wenn das obere Ende der Zelle in

ein Steigrohr eingepasst wäre, weil der in diesem zu Stande kommende Druck eine gewisse Menge Wasser durch die imbibitionsfähige Zellhaut pressen wird, welche zwischen Anheftungsstelle des Steigrohres und die Plasmamembran eingeschaltet ist. Noch ungünstiger gestalten sich die Verhältnisse in Gewebecomplexen, in welchen Hohlräume, inactive und weniger active Gewebe Filtrationswege abgeben. Aus dem an einem Stumpf gemessenen Wurzeldruck geht also zunächst nur soviel hervor, dass in einzelnen Zellen Wasser mit höherer Kraft nach einer Seite hin hervorgepresst werden muss, als der Druck im Manometer anzeigt.

Liegt eine vollkommen turgescente Zelle frei in Luft, so kann sich, wenn Wasser nach einer Seite aus der Plasmamembran hervorgepresst wird und Verdunstung ausgeschlossen ist, fortwährend ein durch Zellinhalt und Zellhaut gehender circulirender Wasserstrom bewegen, indem das ausgepresste Wasser in der Zellhaut fortgeleitet und da wieder durch die Plasmamembran aufgenommen wird, wo der osmotische Wassereinstrom den Wasserausstrom überwiegt. Wenn aber diesen Stellen Wasser auf andere Weise zugeführt wird, so können sich natürlich am anderen Ende der Zelle Wassertropfen ausscheiden, sobald der osmotische Bedarf aus dem zugeführten Wasser leichter gedeckt werden kann.

Die osmotische Wirkung nicht diosmirender Inhaltsstoffe wird nur durch die Plasmamembran geregelt und wenn eine Ursache zu einseitiger Hervorpressung von Wasser durch diese nicht vorliegt, so kann ein solcher Vorgang, wie auf der Hand liegt, nicht durch die Beschaffenheit der Zellhaut herbeigeführt werden, vorausgesetzt, dass diese nicht von osmotisch wirkenden Stoffen imbibirt ist. Auf Ausgiebigkeit und Abwicklung des Vorganges wird allerdings die Zellhaut Einfluss haben, indem ja ihre Permeabilität für Zufuhr und Abfuhr von Wasser in Betracht kommt. Ist z. B. eine cuticularisirte Zellhaut für Wasser sehr schwer permeabel, so wird solches wesentlich nur an den nicht cuticularisirten Stellen ausgetauscht, resp. hervorgepresst werden.

Schwankt die osmotische Druckhöhe in der Zelle, so ändert sich die Druckhöhe, welche durch einseitige Hervorpressung von Wasser zu Stande kommt (*ceteris paribus*), in leicht abzuleitender Weise. Auch wird in Geweben durch Zunahme der Gewebespannung eine Zusammenpressung von Zellen zu Stande kommen können, wodurch dann das hervorgepresste Wasser in Richtung des geringsten Widerstandes in bevorzugtem Maasse fortströmt. Für Regelung dieses Wasserstromes fällt dann auch die Dicke der Plasmamembran und die Durchlässigkeit der

Zellhaut ins Gewicht, doch kann auch durch solche periodische Zusammenpressung und Wiederausdehnung ein dauernder Wasserstrom nicht bewirkt werden, indem auf dem Wege, auf welchem die grössere Wassermenge hervortritt, auch wieder die grössere Menge bei Nachlassen der Compression aufgesogen wird. Wenn freilich der Fortleitung des Wassers nach den beiden entgegengesetzten Richtungen ungleiche Widerstände entgegen ständen, würde eine gewisse Wassermenge nach einer Seite befördert werden, aber wenn auch solches zutreffen sollte, so kann doch der continuirliche Wasserstrom, wie ihn die blutende Pflanze zeigt, nicht durch solche periodische Oscillationen erzeugt werden. Es ist dieses auch ohne besondere Klarlegung sogleich einzusehen, wie auch, dass solche Oscillationen der Gewebespannung die Ausgiebigkeit der Wasserbewegung allerdings beeinflussen können.

Falls osmotisch wirkende Stoffe, entgegen unserer bisherigen Annahme, diosmiren, so bleiben doch die entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte geltend und ich halte nicht für nöthig, speciell die möglichen Verwicklungen darzulegen, da diese unter gegebenen Voraussetzungen leicht abzuleiten sind. Aufmerksam sei nur darauf gemacht, wie z. B. in Geweben die die Zellhäute imbibirende Lösungen osmotisch wirksamer und damit die einseitige Hervorpressung von Wasser aus Zellen verstärkt werden kann.

---

Es ist bekanntlich Hofmeister's Verdienst zuerst eine wirkliche Erklärung der einseitigen Hervorpressung von Wasser aus Zellen versucht zu haben und der leitende Gedankengang war in der That glücklich gewählt, wenn auch die von Hofmeister gegebene und die auf diesem fussenden Erklärungen thatsächlich nicht ausreichten und nicht ausreichen konnten, so lange die Plasmamembran nicht in ihrer Bedeutung erkannt war. Ich halte es nicht für geboten, einige Irrthümer in der Interpretation derjenigen Versuche ausführlich aufzudecken, welche mit dem von Hofmeister construirten oder ähnlichen Apparaten<sup>1)</sup> angestellt wurden. Es genüge darauf hinzuweisen, wie die Bedeutung des Filtrationswiderstandes unrichtig aufgefasst und meist auch übersehen wurde, dass Filtrationswiderstand, insofern er von Dicke der Membran oder von der Qualität der Membran abhängig ist, in wesentlich ungleicher Weise für die osmotische Leistung in Betracht kommt.

---

1) Siehe z. B. Sachs, Experimentalphysiologie 1865. p. 207.

Auch ist die Bedeutung des Umstandes übersehen worden, dass in dem Steigrohr des Apparates in Folge der Diösmose des in die Zelle eingefüllten Stoffes, eine relativ concentrirtere Lösung sich sammelte, als in der verhältnissmässig grossen Wassermenge, in welche die Zelle eingetaucht war.

Ist die Ursache einer einseitigen Hervorpressung von Wasser aus der Zelle in qualitativ ungleicher Beschaffenheit von Membrantheilen begründet, so kann ein solcher Wasserstrom unendlich lange fortdauern, ohne dass das System eine Aenderung erfährt, vorausgesetzt, dass nichts von dem gelösten Stoffe exosmirt. Dem Wesen der Sache nach ist hier aber nur dasselbe realisirt, wie in jeder Zelle, deren osmotischer Druck sich constant erhält, d. h. die Zahl der in der Zeiteinheit sich aus der Zelle und in die Zelle bewegenden Wassertheilchen ist dieselbe, nur ist in unserem Falle Ausstrom und Einstrom ungleichmässig auf die Flächenelemente der Plasmamembran vertheilt. Natürlich wird auch hier durch Reibung u. s. w. Arbeit (Kraft) in Wärme verwandelt, aber Wärme wird auch von aussen zugeführt, welche die lebendige Kraft der osmotisch wirkenden Molecüle und damit die davon abhängige osmotische Leistung selbst unverändert erhält, wenn die Temperatur constant bleibt<sup>1)</sup>.

1) Ein solcher constanter Wasserstrom würde eventuell auch dann möglich sein, wenn der grösste Filtrationswiderstand der oberen Membran zukäme, welche der Strom von innen nach aussen durchwandert. Ein perpetuum mobile wäre dann aber doch noch nicht erfunden. Vgl. hierzu Mayer, Agriculturchemie 1871, Bd. I (I. Aufl.) p. 332. — Eine unbegreifliche Verwirrung hinsichtlich osmotischer Leistung im Organismus finden wir in N. J. C. Müller's Arbeiten (Botan. Untersuchungen IV, 1875—1876). So ist die Behauptung, es müsse der osmotische Wasserstrom proportional sein der in den Blättern gebildeten osmotisch wirkenden Substanz (p. 268), schon deshalb unrichtig, weil die osmotische Leistung von specifischer Qualität der durch Stoffwechselprocesse entstehenden Körper abhängig ist, und natürlich nicht durch Körpermasse und deren nach Wärmeeinheiten gemessenen Spannkraft bestimmt ist. In der obigen Behauptung liegt aber ein noch schlimmerer Irrthum, welcher augenfälliger in Folgendem hervortritt. Auf Seite 226 heisst es: »Der wirkliche endliche Zuwachs an osmotischer Spannung in der Kette ist von der Wurzel ganz unabhängig, deswegen kann von der Wurzel niemals ein Zuwachs an stromerhaltender Kraft ausgehen.« Abgesehen davon, dass die Wurzel doch auch Stoffe aus dem Boden aufnimmt, kann Kraftaufwand beim Transport eines Stoffes und osmotische Leistung nach geeigneter Umwandlung des Stoffes natürlich ausser allem Verhältniss stehen. So wird z. B. bei der Stärkewanderung das in Blättern producirt Material in die Wurzel gelangen können, ohne dass auf dem Wege hierher irgend eine bemerkenswerthe osmotische Spannung zu Stande kam, welche nun aber ungeheure Werthe erreichen kann, wenn innerhalb einer Zelle eine reichliche Menge Zucker aus Stärke entsteht und natürlich ist damit auch die Erzeugung einer sog. Wurzelkraft möglich, wenn in den fraglichen Zellen Bedingungen zum einseitigen Hervorpressen von Wasser gegeben sind. Mit ver-

Wenn aber der durch die Zelle gehende Wasserstrom von ungleicher Vertheilung osmotisch wirksamer Stoffe in der Zelle bedingt ist, so kann er nur so lange dauern, bis durch Diffusion oder überhaupt Mischung in der Zelle eine homogene Lösung hergestellt ist. Ebenso muss der Wasserstrom allmählig abnehmen, welcher dadurch entsteht, dass Flächenelemente der Membran von aussen' mit einer osmotisch wirksamen Lösung in Berührung stehen. Ganz aufhören würde aber ein solcher Wasserstrom erst in unendlicher Ferne, wenn die hervorgepresste Flüssigkeit nur zur Verdünnung der äusseren Lösung diene, und diese immer nur mit einem bestimmten Theile der Membranfläche in Contact kommen könnte. Soll aber dieser Wasserstrom unverändert anhalten, so müssen anderweitige Vorgänge thätig sein, um ausserhalb der Zelle eine Lösung gleicher osmotischer Wirkung zu erhalten und ebenso ist eine Fortdauer des Wasserstromes, welcher durch ungleiche Vertheilung der osmotisch wirksamen Stoffe innerhalb der Zelle entsteht, nur möglich, wenn gleichmässige Mischung im Protoplasma durch die Wirkung bestimmter Factoren verhindert wird. Die Möglichkeit solcher Vorgänge in der lebensthätigen Zelle muss zugegeben werden, zugleich ist aber auch ersichtlich, wie die Eliminirung der einer Mischung entgegenwirkenden Factoren zur Erklärung der Ursache des Hervorpresens von Wasser aus Zellen führen könnte, da ja der Wasserstrom sich vermindern und aufhören müsste, wenn er nicht von ungleicher Qualität der die Membran zusammensetzenden Flächenelemente abhängig ist.

---

Die bisherigen Experimentaluntersuchungen beziehen sich fast allein auf die sog. Wurzelkraft, wobei die gemessene Druckhöhe natür-

---

hältnissmässig geringer Arbeitskraft kann ja auch eine Pulvermasse aus der Fabrik in ein benachbartes Gebäude gebracht werden, um hier nach Entzündung durch den auslösenden Funken Leistungen gewaltigster Art zu vollbringen. Etwas ähnliches sehen wir bei der osmotischen Leistung, welche z. B. erst durch chemische Metamorphose eines Stoffes eingeleitet wird und auch bei anderen als osmotischen Vorgängen kann ein auslösender Process den Ort der Arbeitsleistungen bestimmen. Gerade auf dem Zusammenwirken von Kraftwechsel und Stoffwechsel beruht ja die besondere Gestaltung und Localisirung der Leistungen im Organismus und indem Müller dieses Zusammengreifen übersah, beging er einen fundamentalen Fehler, welcher nicht nur, wie eben gezeigt wurde, bei Beurtheilung der osmotischen Vorgänge zu Tage tritt, sondern auch in anderen Kapiteln, in welchen allgemeine Sätze über Beziehungen zwischen Entstehungsort chemischer Spannkraft und Vertheilung der Arbeitsleistung im Organismus aus physikalischen Principien ohne physiologische Umsicht entwickelt werden.

lich nur Resultante ist, aus der Kraft des Auftriebes, der Menge des in das Innere des Organs gepressten Wassers und der, mit dem Entstehen eines Druckes im Innern eingeleiteten Filtration nach aussen, deren Ausgiebigkeit von verschiedenen Umständen abhängig ist. Diese, und überhaupt die für die Wurzelkraft in Betracht kommenden Factoren, will ich hier nicht ausführlich darlegen, sondern nur auf einzelne wenige Punkte hinweisen. Zunächst ist zu beachten, dass die Zellhäute, welche die Peripherie eines Organes bilden, für Wasser in ungleichem Maasse und eventuell gar nicht durchlässig sind, wie solches ja die cuticularisirten oder verkorkten Zellhäute zeigen. Wo aber die Beschaffenheit der peripherischen Zellhäute Wasseraustausch zulässt, wird es wesentlich sein, ob alle peripherischen Zellen Wasser nach innen pressen. Gesetzt es thuen solches alle peripherischen Zellen mit gleicher Kraft in einem Organe, dessen Peripherie durch Zellen gebildet wird, welche ohne Inter-cellularräume aneinanderschliessen, so kann, ausser durch die Zellen selbst, Wasser nur durch die Seitenwände dieser nach aussen gepresst werden und aus der Ausgiebigkeit dieser Filtration einerseits und der als gleich angenommenen Hubhöhe der einzelnen peripherischen Zellen resultirt die factische Druckhöhe. Complicirter gestalten sich die Verhältnisse, sobald in denjenigen Zonen der Organe, in welchen die umkleidende Zellhaut Wasserdurchtritt gestattet, nicht alle Zellen gleich wirksam sind. In allen Fällen kann aber auch der Grad der Permeabilität der peripherischen Zellwände, resp. der äussersten Schicht in dieser, eine Rolle spielen und es ist leicht einzusehen, warum unter gegebenen Verhältnissen die Druckhöhe für eine gewisse Permeabilität ein Maximum werden muss. Uebrigens unterlasse ich zu zeigen, wie die Druckhöhe auch von der Gestaltung der Wege abhängig ist, welche dem aufsteigenden und absteigenden Wasserstrom im Innern von Organen zu Gebote stehen.

Der Sitz der Wurzelkraft ist von Hofmeister und anderen Autoren in die Wurzelspitzen verlegt worden und thatsächlich können abgeschnittene Wurzeln für sich Wasser hervorpressen, aber solche Versuche zeigen nicht, ob Zellen des Stengels und anderer Organe nicht in gleichsinniger Weise thätig sind. Ist auch nach der geringeren Druckhöhe, welche höher am Stengel angesetzte Manometer ergeben, wenigstens zu vermuthen, dass hauptsächlich die Wurzel Triebkraft entwickelt, so ist doch gewisse Thätigkeit anderer Zellen immer noch möglich und thatsächlich scheiden nach Sachs<sup>1)</sup> Stücke junger Grashalme an dem einen

---

1) Lehrbuch IV. Aufl., p. 660.

abgeschnittenen Ende Wassertropfen ab, wenn die andere Schnittfläche Wasser aufnehmen kann. Auch geht ja in Nectarien und manchen anderen Organen Ausscheidung von Wasser ohne Wurzelkraft vor sich.

Wäre eine aus künstlichen Apparaten gebildete Kette von Zellen gegeben, welche nur durch die trennenden Querwände Wasser passiren lässt<sup>1)</sup>, so würde, wie leicht einzusehen ist, eine einseitige Wasser-auspressung sowohl zu Stande kommen, wenn nur die untere, obere oder mittlere Zelle, als auch wenn alle Zellen in diesem Sinne thätig wären. Ebenso kann nun auch eine einseitige Wasserströmung in Geweben die Triebkraft Zellen verdanken, welche an der Wurzelspitze oder an irgend einer anderen Stelle liegen. Freilich wird es für Organe, in welchen auch inactive Gewebe und Räume vorhanden sind, am vortheilhaftesten sein, wenn die peripherischen Zellen überall da Wasser nach innen pressen, wo das Organ nach aussen von einer für Wasser permeablen Zellhaut abgeschlossen ist. Unter gewissen Umständen ist es sogar möglich, dass einseitige Hervorpressung von Wasser aus inneren Gewebzellen, an dem Querschnitt des Organes einen Wasserausfluss gar nicht zu Stande bringt.

Als Ursache für einseitige Hervorpressung von Wasser aus Zellen bleiben nach unseren Auseinandersetzungen nur wenige Möglichkeiten übrig, welche der Alternativen aber in der Pflanze maassgebend ist. lässt sich nach den vorliegenden Beobachtungen nicht sicher sagen und muss erst durch specielle Untersuchungen entschieden werden. Wo immer in der Zellhaut die imbibirende Lösung nicht gleichmässig vertheilt ist, d. h. eine ungleiche osmotische Wirkung im Contact mit der Plasmamembran zu Stande bringt, muss ein einseitiger Wasserstrom in dieser Zelle nothwendig entstehen. Wird auch die Zellhaut fast immer nur von Lösungen geringer Concentration durchtränkt und kommt zudem nur die Differenz in der osmotischen Wirkung der imbibirenden Lösung in Betracht, so darf doch dieser Factor keineswegs unterschätzt werden, denn eine einprocentige Salpeterlösung, deren specifisches Gewicht nahezu 1,006 ist, hebt in einer Ferrocyankupfermembran eine Quecksilbersäule von 175 Ctm. und bringt so eine höhere Wirkung hervor, als bislang für die Wurzelkraft gemessen wurde<sup>2)</sup>. Wie man sieht,

1) Es könnte dieses ein Glasrohr sein, welches durch Membranen in eine Anzahl Kammern getheilt wurde.

2) Hales hat Hebung des ausgepressten Saftes bis 36 Fuss beobachtet; nach Clark (Flora 1875, p. 559) soll eine Birke einen Druck von 77 Fuss hervorgebracht haben. — Bei Weinrebe fand Unger (Frühlingssäfte d. Pflanze p. 6 d. Separat-abdruckes aus den Sitzungsber. der Wiener Acad. 1857, Bd. XII) das specifische Gewicht des Blutungssaftes zwischen 1,0001 und 1,0012. Dabei war das specif. Gewicht geringer für Säfte, welche höher am Stamme abgezapft wurden.

würde selbst die von einer  $\frac{1}{10}$  procentigen Salpeterlösung erzeugte Druckkraft noch ganz respectabel sein und einen gewissen einseitigen Wasseraustritt aus einer Zelle muss jede geringe Differenz in der osmotischen Wirkung der von aussen anstossenden Lösung zu Stande bringen.

Wird z. B. eine Wurzel von einer Lösung umspült, welche in geringerem Grade osmotisch wirksam ist, als die Flüssigkeit, welche die seitlichen und die nach innen zu gewandten Zellwände imbibirt, so sind ja die Bedingungen zur Entstehung einer Wurzelkraft gegeben und durch Stoffwechselprocesse, sowie durch Exosmose von Stoffen aus inneren Zellen, könnten diese Bedingungen auch dauernd unterhalten werden und zwar nicht nur in den peripherischen Zellen der Wurzel, sondern auch in inneren Gewebezellen. In wie weit einseitige Hervorpressung von Wasser auf diesem Wege zu Stande kommt, müssen erst specielle Untersuchungen feststellen. Kenntniss des specifischen Gewichtes der Flüssigkeiten und der Aschenbestandtheile reicht natürrlich da nicht aus, wo es auf osmotische Leistung ankommt und so unterlasse ich denn überhaupt auf Grund einer Vergleichung der Zusammensetzung einer Nährlösung und der beim Bluten ausfliessenden Flüssigkeit Betrachtungen anzustellen. Uebrigens kann durch die Strömung beim Saftausfluss eine osmotische Ungleichheit in der Zellhaut verstärkt oder hervorgerufen werden und in dieser Hinsicht würde sich dieselbe Pflanze nicht ganz gleich verhalten müssen, wenn sie aus einer Schnittwunde blutet oder wenn die Flüssigkeit im Innern nur unter hoher Spannung steht.

Um an einzelligen Objecten das Hervortreten eines Wassertropfens zu veranlassen, bedarf es offenbar einer so geringen Differenz in der osmotischen Wirkung der Zellhautflüssigkeit, dass diese auch in der Zellhaut einer einzelligen Pflanze bestehen könnte. Auf dem hier ins Auge gefassten Wege mögen wohl auch Nectarabscheidungen und ähnliche Absonderungen von Flüssigkeit zu Stande kommen. Ist einmal ausserhalb der Zelle eine osmotisch wirkende Lösung vorhanden, so muss diese ja in dem bezeichneten Sinne wirken und um die nöthigen Bedingungen für Auspressung von Wasser nach aussen dauernd zu unterhalten, kann neben anderen Ursachen der Umstand in Betracht kommen, dass vielleicht eine kleine Menge von Colloiden in dem Nectar gelöst ist, welche in der Zellhaut nicht oder kaum imbibirt werden. Der erste Anstoss zu einer solchen einseitigen Wasserauspressung wird aber durch eine beliebig entstehende Ansammlung einer osmotisch wirkenden Lösung an geeigneter Stelle gegeben sein. sei es nun, dass zu

dem Ende der Zellinhalt einen Stoff nach aussen abgibt, oder dass ein löslicher Körper durch Metamorphose der Zellhaut entsteht oder auf andere Weise herbeigeschafft wird.

Ausreichend zur Erzeugung der Wurzelkraft ist aber der durch osmotische Wirkung der Zellhautflüssigkeit bewirkte Wasserstrom nicht, welcher übrigens auch unter gegebenen Verhältnissen im negativen Sinne ausfallen könnte. Ausserdem können noch, wie vorhin gezeigt ist, Verschiedenheiten in der Qualität der Plasmamembran, und bei gleichartiger Membran, ungleiche Vertheilung der osmotischen Wirkung des Zellinhaltes Ursachen für eine einseitige Hervorpressung von Wasser werden, doch ist zur Zeit nicht zu sagen, ob und in wie weit einer dieser oder beide Factoren Bedeutung für die Wurzelkraft, und Hervorpressung von Wasser überhaupt, haben. Eine gewisse Ungleichheit in der osmotischen Wirkung ist in verschiedenen Theilen desselben Protoplasmakörpers wohl möglich, wenn Stoffwechselprocesse derart verlaufen, dass in keinem Augenblick eine Ausgleichung durch Diffusion erzielt wird. Uebrigens muss es nach Obigem wahrscheinlich erscheinen, dass nicht jede Hervorpressung von Wasser aus einer Zelle auf dieselbe Weise zu Stande kommt.

Durch welche mechanische Vorgänge die Periodicität des Saftausflusses bedingt ist, muss auch erst auf experimentellem Wege entschieden werden. Hier ist denn auch die Schwankung der Gewebespannung ins Auge zu fassen, welche vermöge der veränderten Druckwirkung eine gewisse, aber nur begrenzte Vermehrung oder Verminderung der absoluten Ausflussmenge herbeiführen kann, aber nicht herbeiführen muss. Nach den vorliegenden unbestimmten Angaben lässt sich nicht wohl mit Sicherheit sagen, ob auch die Höhe einer durch die Wurzelkraft gehobenen Quecksilbersäule tägliche oder andere periodische Schwankungen ausführt und wenn dieses der Fall ist, wie diese Druckschwankungen mit der Ausflussmenge harmoniren. Letztere ist ja nicht nur von der Triebkraft, sondern auch von dem Filtrationswiderstand der Plasmamembran und anderen Hemmungen abhängig und so lässt sich schon dieserhalb nicht a priori sagen, ob die grössere Druckhöhe der geringeren oder der grösseren Ausflussmenge entspricht. Uebrigens kann vielleicht ein umsichtiges Studium der durch die Wurzelkraft erzeugten Druckhöhe und der Ausflussmenge, unter Berücksichtigung anderer periodischer Vorgänge in den Untersuchungsobjecten, die Mittel liefern, um die Zellmechanik zu durchschauen, welche der Wurzelkraft zu Grunde liegt.

Wie das Phänomen des Blutens sich an geköpften Pflanzen gestaltet.

ist es jedenfalls ein erblicher Vorgang, dessen Ausgiebigkeit durch verticale Umkehrung der Pflanze höchstens beeinflusst werden könnte<sup>1)</sup>. Für die freie einzelne Zelle, und ebenso für die einzelnen activen Zellen in Geweben, muss aber nothwendig experimentell entschieden werden, ob man es hier mit einem erblichen oder inducirten Vorgang zu thun hat. Letzteres kann jedenfalls nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden, so lange nicht festgestellt ist, ob die Schwerkraft in Beziehung zur Richtung des austretenden Wasserstromes steht, was möglicherweise wieder nur für bestimmte Objecte gelten könnte. Sollte aber eine solche Beziehung bestehen, dann würden sich vielleicht durch experimentelle Untersuchungen wichtige Anhaltspunkte finden lassen, um auch über den Auslösungsvorgang Klarheit zu erhalten, welcher geotropische Krümmung herbeiführt.

## 26. Zusammenfassung einiger Resultate.

Aus dem physiologischen Theile habe ich hier nur diejenigen Resultate hervorgehoben, welche die Fundamente aller dort angestellten Betrachtungen bilden.

### Physikalischer Theil.

Durch Traube's Niederschlagsmembranen dürften Körpertheilchen nicht passiren können, ohne in den Bereich der von den Membrantheilchen ausgehenden Molecularkräfte zu kommen. (Moleculare Osmose.)

Durch die Diosmose kann die relative Moleculargrösse gelöster Körper nicht ohne weiteres bestimmt werden.

Wenn der wirkende Körper nicht diosmirt, wird in einer gegebenen Membran die maximale osmotische Druckleistung zu Stande kommen. Demgemäss wird eine weitere gegenseitige Annäherung der Membrantheilchen, ceteris paribus, eine Drucksteigerung nicht herbeiführen.

Die Druckhöhe ist unabhängig von der Dicke der Membran, mit welcher natürlich die Ausgiebigkeit der in eine Zelle gerichteten Wasserbewegung abnimmt.

Die osmotische Triebkraft hängt ab von den zwischen Membrantheilchen, Wasser und gelöstem Körper wechselseitig wirkenden Mole-

1) Eine geköpfte Dahlia blutete, wie vorauszusehen war, nach Umkehrung sehr ausgiebig weiter, doch habe ich die in dieser Lage und in vertical aufrechter Stellung ausfliessenden Wassermengen nicht vergleichend bestimmt.

cularkräften, durch welche an der Membranfläche eine Zone von veränderter Zusammensetzung, die Diffusionszone, constituirt wird.

Da, neben der Constitution der Diffusionszone, die Anziehung zwischen den Theilchen des gelösten Körpers und des Wassers die osmotische Triebkraft bestimmt, so wird, wenn Exosmose nicht stattfindet, im allgemeinen die Druckhöhe für einen schnell diffundirenden Körper höher ausfallen, als für einen langsam diffundirenden Körper. Ein einfaches Verhältniss zwischen Druckhöhe und Diffusionsconstante kann natürlich nicht bestehen, weil verschiedene Körper eine ungleich constituirte Diffusionszone bilden.

Demgemäss erzeugen in Traube's Niederschlagsmembranen Krystalloide eine ganz unverhältnissmässig höhere Druckkraft als Colloide. Dagegen kann in Pergamentpapier, Thierblase u. s. w. die Wirkung der Colloide unter Umständen die der Krystalloide sogar übertreffen, weil die Leistung dieser leicht diosmirenden Körper viel weiter hinter der maximalen Druckhöhe zurückbleibt, als die Leistung der schwieriger diosmirenden Krystalloide.

Die osmotische Druckhöhe nimmt mit der Concentration der Lösung in einem für jeden gelösten Körper und jede Membran specifischen Verhältniss zu. In derselben Membran wachsen, falls der wirkende Körper nicht diosmirt, der osmotisch erzeugte Wassereinstrom und die Druckhöhe in annähernd gleichem Verhältniss, indem die filtrirende Wassermenge dem Druck proportional ist. Es geht hieraus auch hervor, dass die Constitution der Diffusionszone von einem einseitigen Wasserstrom nicht wesentlich beeinflusst wird.

Temperaturschwankungen werden durch Erweiterung der Räume zwischen den Membrantheilchen keinen Einfluss auf die Druckhöhe haben, so lange der wirkende Körper nicht diosmirt. Im allgemeinen werden aber Druckschwankungen durch äussere Eingriffe zu Stande kommen, wenn durch Modificationen in der Membran oder im Zellinhalt die Constitution der Diffusionszone oder die Molecularwirkung zwischen Wasser und gelöstem Körper geändert wird.

### Physiologischer Theil.

Ueber Aufnahme oder Nichtaufnahme eines gelösten Körpers in das Protoplasma entscheidet eine peripherische Schicht dieses, die Plasmamembran, welche sicher überall da gebildet wird, wo Protoplasma an eine andere wässrige Flüssigkeit stösst.

Ein durch die Plasmamembran diosmirender Körper muss sich im Protoplasma, resp. im Zellsaft verbreiten, wenn nicht besondere Vorgänge, etwa chemische Bindung, den eingedrungenen Körper an bestimmten Punkten fixiren.

Die hohe Druckkraft in Pflanzenzellen ist durch osmotische Wirkung gelöster Inhaltsstoffe in der Plasmamembran bedingt, in welcher, ähnlich wie in gewissen künstlichen Niederschlagsmembranen, krystalloide Körper am meisten leisten.

Indem das Protoplasma auch gegen den Zellsaft durch eine Plasmamembran abgegrenzt ist, gleicht die Zelle in osmotischer Hinsicht einem aus zwei ineinandergeschachtelten, ungleich grossen Zellen gebildeten Systeme.

