

Phyt. 239ⁿ

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

AUS DEM GEBIET

DER MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. JOHANNES VON HANSTEIN,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT BONN.

VIERTER BAND.
ERSTES HEFT.

Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen
von Dr. Johannes Reinke.

BONN,
BEI ADOLPH MARCUS.

1879.

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

AUS DEM GEBIET

DER MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. JOHANNES VON HANSTEIN,

WEIL. PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT BONN.

VIERTER BAND.

Mit Beiträgen von Johannes Reinke und Johannes von Hanstein.

MIT 14 TAFELN.

BONN,

BEI ADOLPH MARCUS.

1882.

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

AUS DEM GEBIET

DER MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. JOHANNES VON HANSTEIN,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT BONN.

VIERTER BAND
ERSTES HEFT.

Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen
von Dr. Johannes Reinke.

BONN,
BEI ADOLPH MARCUS.

1879.

UNTERSUCHUNGEN

UEBER

DIE QUELLUNG

EINIGER VEGETABILISCHER SUBSTANZEN.

VON

Dr. JOHANNES REINKE,
PROFESSOR IN GÖTTINGEN.

MIT 4 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

BONN,
BEI ADOLPH MARCUS.
1879.

Vorwort.

Die auf nachstehenden Blättern mitgetheilten Beobachtungen gehören einem Gebiete an, welches trotz seiner fundamentalen Bedeutung für die Physiologie der Pflanzenzelle bisher eines nur geringen Interesses sich zu erfreuen hatte. Eine umfassende Monographie der Quellungserscheinungen ist aber auch hier nicht angestrebt worden. Die Untersuchungen bewegen sich ausschliesslich in den Richtungen, wo bisher wenig oder gar nicht vorgearbeitet war. Andere Theile des gleichen Gebietes, z. B. diejenigen, welche von Nägeli, sowie von Nägeli und Schwendener genauer studirt wurden, sind deswegen nur erwähnt, sofern sie für die aus den eigenen Versuchen zu ziehenden Folgerungen von Wichtigkeit waren. —

Um Missdeutungen vorzubeugen, erscheint es nöthig, einen Hauptpunct vorweg kurz zur Sprache zu bringen. In dem theoretischen Theile der Abhandlung wurde die Anschauung Nägeli's zu Grunde gelegt, dass in den organisirten Substanzen die chemischen Molecüle zu grösseren Molecülgruppen, den Micellen vereinigt seien. In eine Discussion über die Nothwendigkeit dieser Vorstellung bin ich nicht eingetreten. Dagegen mache ich die Voraussetzung, dass diese Micellen völlig dem Bereiche der Molecularkräfte angehören, also in ihren mechanischen Eigenschaften den als morphotische Individuen angesehenen »kleinsten Theilchen« oder »Molecülen« der Physiker sich anreihen. Eine Consequenz dieser Annahme, die auch auf die mechanische Theorie der Quellung sich erstrecken musste, ist die, dass die Micellen Schwingungen um eine stabile Gleichgewichtslage ausführen, deren lebendige Kraft wir als Wärme empfinden¹⁾.

1) Eine andere Vorstellung über das Wesen der Wärme nimmt an, dass dieselbe in Schwingungen der Theilchen der electrischen Flüssigkeiten ihren Grund habe. Der Bewegungszustand der kleinsten materiellen Theilchen wird aber auch von dieser Seite her nicht in Abrede gestellt.

Diese Annahme erscheint mir nothwendig, weil ich glaube, dass die löslichen Colloide, z. B. Gummi, aus eben solchen Micellen sich aufbauen, wie die organisirten Körper, was von Graham zuerst ausgesprochen wurde. Die Micellen des Gummi's stehen aber vollständig unter der Herrschaft der Molecularkräfte, da sie bei der Lösung sich gleichmässig in einer gegebenen Menge Wasser vertheilen und dabei in den flüssigen Aggregatzustand übergehen. Eine Lösung von Gummi ist aber für mich eine ächte Lösung, weil sie Tropfenform anzunehmen vermag und sich beliebig mit Wasser verdünnen lässt.

Dieser Anschauung wird sicher von Einzelnen die Auffassung entgegengestellt werden, dass die Micellen grössere morphotische Elemente seien, welche sich den Molecularkräften theilweise entziehen und dass nur die in ihnen enthaltenen chemischen Molecüle jene Schwingungen ausführen, welche die Physiker ihren »kleinsten Theilchen« zuschreiben. Für diese Ansicht will ich bemerken, dass auch sie mit der von mir angedeuteten mechanischen Theorie der Quellung vereinbar ist; es braucht dann nur Dasjenige, was über den Einfluss der lebendigen Kraft der Micellen gesagt ist, ausser Acht gelassen zu werden, da bei dieser Anschauung der Druck des Wassers die ganze mechanische Arbeit der Quellung zu leisten hat.

Ferner muss ich hervorheben, dass ich erst nach Vollendung des Druckes auf eine Mittheilung von H. Quincke¹⁾ aufmerksam gemacht wurde, worin derselbe eine Contraction des von quellenden thierischen Substanzen aufgenommenen Wassers nachweist.

Auch ist noch auf zwei wichtige Druckfehler hinzuweisen, welche ich vor der Lectüre zu verbessern bitte. Auf Seite 31 ist Zeile 7 von unten zu lesen: Taf. 2 Fig. 3, anstatt Fig. 4; Seite 32 lies Zeile 13 von oben: 3,4 anstatt 2,1.

Endlich brauche ich es wohl nicht speciell zu betonen, dass die beschriebenen Versuche prägnante Beispiele aus oft lange fortgesetzten Versuchsreihen sind; ich habe nicht mehr aus diesen Beobachtungen mitgetheilt, als mir nothwendig erschien, um ein Princip zu begründen. Und damit empfehle ich das Schriftchen der wohlwollenden Nachsicht meiner Fachgenossen.

Reinke.

1) Pflüger's Archiv 1870 p. 332.

I n h a l t.

	Seite
Einleitung	1
I. Allgemeine Veränderungen in den Eigenschaften quellender Körper.	
1. Aenderung der Elasticität und der Festigkeit mit der Quellung	14
2. Aenderung der Quellungskraft	35
3. Das Entweichen des Wassers aus gequollenen Körpern bei Verdampfung und Pressung	51
II. Die bei der Quellung verrichtete mechanische Arbeit.	
1. Die äussere Arbeit der Quellung	56
2. Die innere Arbeit der Quellung	60
III. Beschleunigung und Hemmung der Quellung durch äussere Ursachen.	
1. Der Einfluss der Temperatur auf den Gang der Quellung	82
2. Der Widerstand der Lösungen gegen die Quellung	87
IV. Andeutungen zu einer allgemeinen Theorie der Quellung	97
1. Das Aufquellen	98
2. Die Schrumpfung	118
3. Der Widerstand wässeriger Lösungen gegen die Quellung	121
4. Das Verhältniss der Quellung zur Lösung	123
V. Uebersicht der wichtigeren Ergebnisse	129
Erklärung der Abbildungen	136

Untersuchungen

über die

Quellung einiger vegetabilischer Substanzen.

Einleitung.

Wie Lösung und Verdunstung, so gehört auch die Quellung zu den Diffusionserscheinungen. Bei der Verdunstung werden die peripheren Theilchen eines Körpers derart losgerissen, dass sie unter Aufhebung aller Cohäsion den Gesetzen der Dämpfe folgen, d. h. im Raume möglichst weit sich auszubreiten streben. Bei der Lösung wird mit dem Eindringen der Flüssigkeit zwischen die festen Substanz-Theilchen die Anziehung dieser letzteren zu einander in dem Maasse überwunden, dass eine vollständige Aenderung des Cohäsionsverhältnisses, ein Aufhören des festen Aggregat-Zustandes erfolgt und die Theilchen sich gleichmässig im Lösungsmittel verbreiten. Bei der Quellung endlich äussern zwar anfangs die Theile des festen Körpers eine stärkere Anziehung zur Flüssigkeit als unter einander, so dass die Cohäsion des quellenden Körpers sich lockert, indem seine Theilchen sich mit Flüssigkeitshüllen umgeben; allein diese Lockerung ist eine begrenzte, die überwiegende Anziehung der festen Theilchen zum Wasser eine vorübergehende; nach Erreichung eines Maximum des Wassergehaltes überwiegt wieder die Anziehung der festen Theilchen zu einander über die des Wassers, nur quantitativ ist die Cohäsion geändert, nicht vollständig modificirt.

Die Frage, ob wir die zwischen einem quellbaren Körper und Wasser obwaltenden Anziehungskräfte chemische oder physicalische nennen sollen, erledigt sich mit der Frage, ob die Diffusionserschei-

nungen überhaupt als chemische oder physicalische Processe anzusehen sind. Will man noch darauf bestehen, eine Scheidewand zwischen chemischer und physicalischer Anziehung aufzurichten, so muss man nach meinem Dafürhalten die Diffusion den chemischen Erscheinungen zurechnen, und zwar deswegen, weil jeder einzelne Körper z. B. in Beziehung auf Wasser ein specifisches Diffusionsvermögen besitzt, eine Anziehung, welche von seiner chemischen Qualität abhängt. Können doch auch durch blosse Diffusion chemische Verbindungen, wie Doppelsalze, gespalten werden, indem z. B. nach Graham's ¹⁾ Entdeckung die beiden Componenten der Alaune eine verschiedene Diffusionsgeschwindigkeit besitzen.

Es haben manche Beziehungen zwischen verschiedenartigen Körpern einen chemischen Character gewonnen, seitdem die moderne Chemie den Begriff der Molekülverbindungen neben dem früher allein üblichen der Atomverbindungen in ausgedehnter Weise zur Anwendung bringt. A. Naumann ²⁾ ist soweit gegangen, die Mischung zweier Flüssigkeiten, die Lösung eines festen Körpers oder die Absorption eines Gases in einer Flüssigkeit als Molekelverbindung nach veränderlichen Verhältnissen zu bezeichnen ³⁾. Ebendahin würden dann auch die in einer Flüssigkeit gequollenen Körper zu stellen sein, ja bei diesen letzteren würde der chemische Character noch deutlicher hervortreten, wenn wir das Quellungsmaximum als einen stabilen Hydratationszustand gelten lassen wollen, welchem der Körper bei der Wasseraufnahme zueilt; denn vor seiner vollständigen Sättigung befindet sich der quellbare Körper in Bezug auf die Quellungsflüssigkeit im labilen Gleichgewicht. Daher erscheint es auch zweckmässig, den Begriff der Quellung dem allgemeineren der Imbibition nicht gleichzusetzen. Nach der ursprünglichen Anwendung des Wortes Imbibition in der Pflanzenphysiologie verstand man darunter die Durchtränkung des ganzen Pflanzenkörpers mit Wasser; Imbibitions-Wasser

1) Ueber die Diffusion von Flüssigkeiten, in Annalen der Chemie und Pharmacie 1851. XXVII. p. 56.

2) Grundriss der Thermochemie 1869. p. 79.

3) Graham erklärt sogar, dass chemische Affinität niedersten Grades sich bis zur Capillar-Attraction abzustufen vermöge. (Vgl. Annal. d. Chemie 1862. p. 72.)

ist danach alles dasjenige Wasser, welches eine Pflanze mit den Wurzeln aufnimmt und welches sie durch die Transpiration wieder verliert ¹⁾. Andererseits werden wir nicht umhin können, von Imbibition zu sprechen, wenn ein poröser Körper, z. B. ein Klotz von Gips oder Thon seine freien Hohlräume mit einer Flüssigkeit füllt. Ein Schwamm, eine capillare Röhre, ein Stück Pergament-Papier vermögen Wasser zu imbibiren; und im gleichen Sinne können wir von der Imbibition eines Samenkorns, eines Stückchens Zellhaut sprechen. Allein zwischen der Imbibition des porösen Thons und der Zellhaut liegt eine bedeutende Differenz. Der erstere ändert bei der Imbibition weder sein Volumen noch den Grad seiner Cohäsion, während die letztere dabei an Volumen gewinnt, an Cohäsion oder genauer an absoluter und rückwirkender Festigkeit verliert. Obgleich nach den Versuchen von Jamin ²⁾ das Wasser in einen porösen Gipsklotz mit einem Druck von der Höhe mehrerer Atmosphären einströmt, so ist dieser Druck, abhängig von der Enge der capillaren Poren, doch niemals im Stande, die Anziehung der Molekeln des festen Körpers zu überwinden. Darin gerade liegt das Eigenthümliche der Imbibition von Wasser durch organische Substanzen, dass eine Vermehrung des Volums und ein Auseinanderdrängen der Theilchen des festen Körpers durch das Wasser erfolgt, aber in der Regel nur bis zu einer Grenze, wo die Anziehung der festen Theile unter einander diejenige zum Wasser wieder überwiegt. Nägeli ³⁾ hat für diesen merkwürdigen Process eine ebenso einfache wie geniale Erklärung ersonnen. Von der Annahme ausgehend, dass die molecularen Anziehungskräfte höheren Potenzen der Entfernung umgekehrt proportional seien als die Newton'sche Gravitation, gelangt er zu dem Schlusse, dass die wirksame Potenz zwischen Substanztheilchen und Substanztheilchen im Stärkekorn eine niedrigere sei, als die zwischen einem Substanztheilchen und Wasser; daher muss diese letztere Anziehung eher dem Nullpunct sich nähern, als die erstere.

1) Vgl. z. B. Senebier, *Physiologie végétale* IV. p. 49. 54.

2) *Mémoire sur l'équilibre et le mouvement des liquides dans les corps poreux*. *Comptes rendus* 1860. p. 311 ff.

3) *Die Stärkekörner* p. 232.

Wir können demnach die Quellung mit der capillaren Attraction zu den Imbibitionserscheinungen rechnen, allein wir dürfen diese Begriffe einander nicht substituieren. Das charakteristische Merkmal der Quellung bleibt die Zunahme an Volumen beim Aufsaugen und die Verminderung des Volums bei der Abgabe von Wasser.

Dass nur organisirte Körper quellbar sein könnten, dafür lässt sich ein zwingender Grund nicht beibringen. Obgleich wir die Quellungsfähigkeit zunächst an organisirten Substanzen oder deren unmittelbaren Derivaten (z. B. dem Bassorin) wahrnehmen, so ist keineswegs undenkbar, dass wir nicht noch Quellungserscheinungen anorganischer Körper sollten kennen lernen. Schon manche kieselsaure Verbindungen besitzen einen gallertartigen Zustand, dessen Cohäsion ganz mit derjenigen gequollener organischer Substanzen übereinstimmt, auch vermindert sich durch Verdampfung von Wasser ihr Volumen. Vielleicht giebt es Verbindungen von Kieselsäure, welche bei der Einwirkung einer Flüssigkeit wirklich aufquellen. Ferner wurde von Wagner und Tollens (Liebigs Annalen Band 171 p. 355) ein quellbarer, in seinem physicalischen Verhalten der Gelatine und dem Traganth nahe stehender Körper kennen gelehrt, das Acrylcolloid, welches die Entdecker als Nebenproduct bei der Darstellung von Bromacrylsäure erhielten. — Diese Beispiele werden sicher noch vermehrt werden können.

Um nun die Erscheinungen, welche die vegetabilische Substanz in Bezug auf ihre Quellbarkeit darbietet, richtig erläutern zu können, haben wir uns zunächst über eine Vorstellung von der Molecularstructur derselben zu einigen. Nägeli hat zuerst die Hypothese geäußert, dass in den Stärkekörnern die Molecüle zu grösseren Molecülcomplexen aggregirt seien; später hat derselbe¹⁾ diese Aggregate als Micellen bezeichnet. Die gleiche Vorstellung hat Graham²⁾ für alle Colloidsubstanzen nahe gelegt. »Die Frage bietet sich als eine naheliegende von selbst dar«, sagt dieser Forscher, »ob das Molecül einer Colloidsubstanz nicht durch das Zusammentreten einer Anzahl kleiner krystalloider Molecüle gebildet sein, und ob die Grundlage des Colloidalsu-

1) Nägeli u. Schwendener, das Mikroskop, II. Aufl. p. 424.

2) Annalen der Chemie 1862. p. 71.

standes nicht in Wirklichkeit der zusammengesetzte Character des Molecüls sein möge.« Pfeffer¹⁾, welcher die gleiche Anschauung vertritt, macht auf die Uebereinstimmung zwischen den Micellen Nägeli's und den Molecülverbindungen im Sinne der neueren Chemie aufmerksam; er braucht für beide die zweckmässige Bezeichnung »Tagma«, von der zu wünschen wäre, dass sie allgemein den schwerfälligen Ausdruck »Molecülverbindung« ersetzen möge. Bevor das aber in der Chemie geschehen ist, dürfen wir in der Pflanzenphysiologie doch wohl den Anspruch Nägeli's an die Priorität der Bezeichnung nicht übersehen, und wird daher in diesem Aufsätze das Wort »Micelle«²⁾ gebraucht werden.

Nach Nägeli's Vorstellung sind die Micellen von Wasserhüllen umgeben, welche beim Austrocknen sich auf ein Minimum, beziehungsweise auf Null reduciren. »In der trockenen Substanz berühren sich die festen Theilchen«³⁾. Der Grad der Aufquellung dagegen entspricht der Mächtigkeit dieser Wasserhüllen. Diese Hülle muss dichter sein, ihre Molekeln weniger verschiebbar als in den auch mit Wasser erfüllten Interstitien der Micellen⁴⁾. Der Einwand gegen diese Theorie, dass die von Nägeli um die kleinsten Theilchen herumlagernd angenommenen Wasserhüllen mit den Eigenschaften der Festigkeit und Elasticität unvereinbar seien, wie sie organisirte Körper zeigen, erweist sich nicht als stichhaltig. Denn auch im Quellungsmaximum werden die Micellen nicht soweit von einander entfernt, dass ihre wechselseitige Anziehung aufhören könnte, Zugkräften gegenüber als elastischer Widerstand zu wirken; im trockenen Zustande aber ist dieser Widerstand in hohem Grade verstärkt, hier können wir die alsdann sehr dünn gewordenen Wasserhüllen, sofern die Cohäsion der Substanz in Betracht kommt, einfach als die äussersten Schalen der festen Micellen betrachten, durch deren Anziehung sie unbeweglich fixirt werden.

1) Osmotische Untersuchungen p. 32. ff.

2) Ich habe mir dies Wort übrigens nicht als ein Compositum von *μικρος* und *cellula* gedeutet, sondern nur als eine Diminutivform von *μικρος*. Vgl. Pfeffer l. c. p. 150.

3) Nägeli l. c. p. 342.

4) Nägeli l. c. p. 341.

Nägeli¹⁾ hält die Micellen selbst für Wasser undurchdringlich; Pfeffer²⁾ dagegen macht Gründe geltend, wonach auch eine Wasserbewegung durch die Micellen hindurch möglich erscheint. Jedenfalls würden hierdurch die Phänomene der Diosmose und der Quellung sehr viel complicirter werden; da wir aber Beweise für diese Durchdringbarkeit der Micellen zur Zeit nicht in Händen haben, nach meiner Ansicht auch für die in dieser Abhandlung zu discutirenden Quellungserscheinungen durch die eventuelle Durchdringbarkeit der Micellen nichts Wesentliches sich ändern würde, so sollen hier der grösseren Einfachheit wegen dieselben als undurchdringlich angenommen werden.

Durch höhere Temperatur wie durch Säuren oder Alkalien wird bekanntlich ein weit stärkeres Aufquellen einzelner organisirter Substanzen hervorgerufen, als durch Wasser bei niederer Temperatur; sie zerfliessen zu einer Kleistermasse und nehmen beim Austrocknen ihre ursprüngliche Structur nicht wieder an. In diesen Fällen handelt es sich um eine vollständige Zerstörung der Molecularstructur, nach Nägeli³⁾ um eine Zertrümmerung der Micellen, ausserdem aber auch um eine Modification des chemischen Characters. Danach gehören diese Erscheinungen, wie auch Pfeffer hervorhebt, zu den Dissociations-Processen, sie werden als von den einfachen Quellungsphänomenen, wie sie in der lebenden Pflanze vorkommen, qualitativ verschieden in dieser Arbeit nur ganz beiläufig Berücksichtigung finden.

Eine weitläufige Untersuchung über das Verhältniss zwischen Molekel und Micelle würde nicht zur vorliegenden Aufgabe gehören. Dagegen mache ich für die von mir angenommenen Micellen die Voraussetzung, dass sie zu den kleinsten Substanztheilchen gehören, durch deren Schwingungen das Phänomen der Wärme hervorgerufen wird.

Alle organisirten Theile der Pflanze sind quellbar, die Stärkekörner, die Proteinkrystalle, das Protoplasma, die Zellwand, und zwar mehr oder weniger. Während ein Stab aus trockenem Holz beim Eintauchen in Wasser für das Augenmaass kaum eine Verlängerung erkennen lässt, schwillt die äussere Samenschale vieler Pflanzen bei

1) l. c. p. 333.

2) l. c. p. 35. 150.

3) l. c. p. 353.

Benetzung um ein Vielfaches ihres ursprünglichen Volumens auf und ein ausgetrocknetes Stück von Fucus zeigt in reinem Wasser ein derartiges Aufquellen seiner Extracellulärschicht, d. h. der äussersten Schichten seiner Zellen, dass letztere wie ein dünner Schleim in der Flüssigkeit sich ausbreitet, ohne scharfe Begrenzung, dem gelösten Zustande sich nähernd.

In den wachsenden Pflanzenzellen finden wir die einzelnen Theile alle stark gequollen, sogar im Maximum der Quellung oder diesem Maximum doch sehr genähert. Wir müssen uns daher nach ausgetrockneten Pflanzentheilen umsehen, wenn wir den Process der Quellung studiren wollen.

Es fehlt auch nicht an Material, bald günstigerem, bald weniger günstigem, um diese Aufgabe in Angriff zu nehmen. Dennoch ist die eigenthümliche Structur des Pflanzenkörpers für viele Untersuchungen zwar nicht gerade ein unübersteigliches Hinderniss, aber oft in hohem Grade erschwerend, besonders wo es sich um quantitative Ermittlungen handelt. In den wenigsten Fällen genügen so kleine Bruchtheile von Geweben, wie man im Sehfeld des Mikroskops zu beobachten vermag. In der Regel sind grössere Mengen für die bezüglichen Versuche nothwendig, zum mindesten ein paar Cubikcentimeter; und für so grosse Mengen organisirter vegetabilischer Substanz müssen wir den Anspruch auf Homogenität ihrer Theile leider fallen lassen, uns damit auf die Ermittlung solcher Thatsachen beschränkend, welche auch bei der Quellung nicht homogener Körper deutlich zu Tage treten. Eine wirklich homogene organisirte Substanz ist aber selbst in mikroskopisch kleinen Fragmenten kaum zu beschaffen.

Denken wir uns aus einer verdickten Zellwand einen Würfel oder eine Kugel herausgeschnitten, so finden sich darin stets wasserreiche und wasserärmere Schichten, also von verschiedenen Quellungscoefficienten, mit einander wechselnd; ganz dasselbe ist mit einzelnen Stärkekörnern der Fall. Es ist eben ein charakteristisches Merkmal der organisirten Substanzen, dass ihre moleculare Structur keine gleichförmige ist. Endlich ist auch, z. B. in den Zellhäuten, der Quellungscoefficient in verschiedenen Richtungen ein sehr verschiedener¹⁾; auch

1) Vgl. z. B. N. J. C. Müller, Botanische Untersuchungen I. pag. 120 ff.

vom Einfluss dieser Verschiedenheiten haben die im Nachfolgenden mitgetheilten Beobachtungen sich möglichst frei zu halten gesucht.

Wir haben es demnach immer und unter allen Umständen bei unseren Versuchen mit Körpern zu thun, welche aus einem Gemenge von Substanzen verschiedener Quellbarkeit bestehen; das würde schon der Fall sein, wenn wir nur mit Zellhäuten experimentiren wollten. Allein es stehen uns für makroskopische Versuche ausschliesslich aus einer grossen Zahl ganzer Zellen bestehende Gewebestücke zu Gebote, oder höchstens, wie im Traganthgummi, etwas gleichförmigere Desorganisationsproducte solcher Gewebe. Indessen brauchen wir vor der Benutzung ganzer Zellen auch keineswegs zurückzuschrecken, wenn wir das Feld der Untersuchung in der angedeuteten Weise begrenzen; dann aber ist es gleichgültig, ob ein quellender Körper aus Zellhaut + Protoplasma + Stärkekörnern besteht, oder blos aus nicht homogener Zellhaut. In dem Aufquellen ganzer Zellen beobachten wir den Durchschnittseffect aus der Quellung der einzelnen Schichten und Theilchen der Zellhaut, und der einzelnen Theilchen des quellungsfähigen Zellinhalts, unter denen manche Substanzen, wie z. B. kleine Oeltröpfchen, die Quellungsgrösse Null besitzen. Dadurch, dass die verschiedenen Theilchen derartiger Körper in verschiedenem Grade quellbar sind, entstehen im Innern allerlei Spannungen, welche einen Theil der durch den Quellungsprocess ausgelösten Kräfte wieder absorbiren. Allein dieser Verlust an lebendiger Kraft scheint bei den zur Untersuchung vorzugsweise benutzten Objecten in Wirklichkeit geringer zu sein, als die theoretische Betrachtung vermuthet. Immerhin ist bei Veranschlagung der gesammten, auch potentiellen, Arbeitsgrösse der Quellung dieser Posten mit in Ansatz zu bringen. Als Object der directen Messung verbleibt die Quersumme der Quellung aller einzelnen Theile eines solchen Körpers.

Geeignetes Material für das Studium der physicalischen Grundlagen der Quellungserscheinungen bieten uns zunächst die trockenen Samen.

Die im Folgenden mitgetheilten Versuche sind grossentheils mit Erbsen angestellt worden, die von der Testa vorsichtig befreit waren; um jede Lebenserscheinung auszuschliessen, waren dieselben oft in verdünnter Sublimatlösung aufgequollen und wieder getrocknet. Es zeigte sich

aber auch bald, dass unter Wasser liegend die Erbse keine Spur von Wachsthumerscheinungen zu erkennen gibt.

Eine reife, lufttrockene Erbse besteht aus der Radicula, der Plumula und den beiden Cotyledonen. Die letzteren überwiegen der Masse nach so sehr, dass wir Radicula und Plumula nicht weiter zu berücksichtigen brauchen, zumal da ihr Zelleninhalt mit dem der Cotyledonen übereinstimmt. In den letzteren finden wir zahlreiche Cambiumstränge mit dünnwandigen, langgestreckten Zellen und feinkörnigem, stärkefreiem Plasma; zwischen denselben liegen die grösseren Zellen des Blattparenchyms mit etwas stärkeren Wänden, der Inhalt dicht angefüllt mit grobkörnigem Protoplasma, darin eine Anzahl grosser Stärkekörner eingestreut; die letzteren zeigen im Innern meist grössere Risse. Zwischen diesen Parenchymzellen befinden sich luftführende Intercellulargänge¹⁾.

Ein zweites brauchbares Object für das Studium der Quellungsphänomene bieten die Thallome vieler Meeresalgen dar. Bei der Untersuchung kamen zur Verwerthung *Laminaria saccharina*, *digitata* und *Chondrus crispus*. Beide haben vor der Erbse den Vorzug, dass ihrem Gewebe (abgesehen von alten *Laminaria*-Stämmen) die luft erfüllten Intercellularräume gänzlich fehlen; bei allen den Versuchen, wo das Vorhandensein dieser Intercellularräume störend wirkt, experimentirt man zweckmässiger mit den Algen²⁾.

Ein Querschnitt durch den flachen Theil der *Lamina* sowohl von *Laminaria saccharina* als auch von *Laminaria digitata* lehrt, dass derselbe aus zwei Rindenschichten und einer Markschicht besteht. Die Markschicht wird aus den Hyphenfasern gebildet, welche besonders in Richtung der Längsaxe des Laubes verlaufen und relativ sehr dicke Wände nebst engem Zellenlumen zeigen. Die Rindenschichten dagegen bestehen aus parenchymatischen Zellen mit dünneren Wänden und relativ weitem Lumen. Beim Austrocknen der Pflanze schrumpfen die Ge-

1) Eine Abbildung der Parenchymzellen einer Erbse findet sich bei Wiesner, die Rohstoffe des Pflanzenreiches, pag. 250, Fig. 25.

2) Vortreffliche Abbildungen des Gewebes des *Laminaria*-Stammes im ungequollenen und gequollenen Zustande finden sich bei Luerssen, Medicin. pharm. Botanik p. 99 ff., desgl. von *Chondrus crispus* p. 124 und 125.

webe derart, dass die Zellwände sich der austrocknenden Substanz des Zelleninhalts dicht anschmiegen, wodurch in den parenchymatischen Schichten der Rinde Einfaltungen der Zellwände entstehen. Beim Wiederaufquellen in Wasser quellen dann sowohl der Zelleninhalt als auch die Wände gleichzeitig, wobei die parenchymatischen Zellen in dickeren Stücken ihre ursprüngliche Ausdehnung nicht wieder erlangen, sondern immer noch mehr oder weniger eingefaltet bleiben. Nur in ganz dünnen mikroskopischen Schnitten dehnen die Zellwände sich zu ihrer ursprünglichen Form. Wir können daher annehmen, dass wir bei der Quellung grösserer Stücke des Laubes von *Laminaria* im Wesentlichen die Quellung seiner Zellwände beobachten, dass das Verhalten des Zelleninhalts damit sich übereinstimmend verhält, aber als quantitativ untergeordnetes Moment gegen die Wände zurücktritt.

Die Stämme von *Laminaria digitata* sind insofern analog gebaut, als sie ein peripheres, parenchymatisches Gewebe und einen aus Hyphen bestehenden Axencylinder enthalten; in Betreff der Quellungserscheinungen gilt das Gleiche, wie für die Lamina.

Das Phänomen der Quellung stellt sich an diesen Körpern in folgender Weise dar.

Wenn man einen zarten Schnitt aus dem Parenchym einer Erbse, der aus den getroffenen Stärkekörnern nur eine ganz dünne Lamelle herausschneidet, trocken unter dem Mikroskop einstellt und dann Wasser zusetzt, so sieht man den Schnitt sich plötzlich, mit einem Ruck ausdehnen, die einzelnen Theile springen förmlich auseinander und damit scheint der Act des Quellens beendet. Bei genauerer Beobachtung dagegen bemerkt man, besonders mit Zuhülfenahme der Mikrometerscala, dass nach der ersten, momentanen Ausdehnung noch eine ganz geringe Volumenerweiterung in langsamem Tempo statt hat, deren Betrag aber unbedeutend ist im Vergleich zur ersten Dehnung. Bald steht auch diese Bewegung völlig still, es ist in der Substanz die Sättigung der Quellung eingetreten; die Ausdehnung, welche der Körper in diesem Zustande gewonnen hat, und welche der Menge des aufgenommenen Wassers entspricht, heisst sein Quellungs-Maximum.

Es leuchtet ein, dass die Ausdehnung, welche ein quellbarer Körper bei der Aufnahme von Wasser erleidet, der Ausdehnung

entspricht, die man an einem elastischen Faden oder Stabe durch Anhängen eines Gewichtes herbeiführen kann. Derselbe wird momentan durch die Zugkraft auf eine dem Elasticitätsmodul der Substanz entsprechende Länge auseinandergezogen; darauf beginnt ebenfalls in sehr geringem Massstabe und von verschiedener Dauer die elastische Nachwirkung.

Wir können daher auch von einer Nachwirkung der Quellung sprechen. Dieselbe ist bei verschiedenen Körpern von sehr verschiedener Dauer; bei der Erbse bald beendigt, ist ihre Wirkung bei Gummiarten, z. B. schon beim Traganth, eine nahezu unbegrenzte. Wie der mechanischen Zugkraft gegenüber, so ist auch bei der Quellung der Widerstand der Theilchen ein geradezu verschwindender gegen die zur Anwendung kommende Kraft; der Widerstand tritt erst hervor bei der Nachwirkung, er bedarf hier der Zeit, um überwunden zu werden, er wächst und wird bald unendlich gegenüber der Kraft der Quellung.

Ich kann mir vorstellen, dass ich dem mikroskopischen Schnittchen aus der Erbse eine geringere Wassermenge zuführte, als es zur Sättigung bedurfte; das Volumen (beziehungsweise die lineare Ausdehnung), um welches ein quellbarer Körper bei der Aufnahme eines gewissen Quantum Wasser (a) sich ausdehnt, ist als der Quellungscoefficient des betreffenden Körpers zu bezeichnen. In der Regel wird man wohl den Zustand des Quellungsmaximums benutzen, um den Quellungscoefficienten für verschiedene Substanzen festzustellen.

Chondrus und *Laminaria* zeigen im Wesentlichen dasselbe Verhalten, wie die Erbse.

Aus dem Umstande, dass kleine dünne Schnitte dieser Substanzen auch nach der Quellung eben bleiben, darf man schliessen, dass in kleineren Quantitäten, wo die Aufquellung momentan erfolgen kann, die in Folge der Differenz im Quellungscoefficienten der einzelnen Theile des Gewebes nothwendigen Spannungen äusserst gering sind, sonst müssten wellenförmige Kräuselungen des Schnittes eintreten. Es zeigt die Erbse bei dieser Gelegenheit nur, dass, während Protoplasma und Zellhäute sich fast ganz gleichartig ausdehnen, die aus den Stärkekörnern herausgeschnittenen Lamellen ein wenig zurückbleiben, so dass eine schmale, capillare Spalte zwischen den Stärke-

körnern und dem Protoplasma auftritt, während letzteres der Zellhaut auch nach dem Aufquellen anliegt. Diese Spalte füllt sich sogleich mit Wasser. An quellenden, unverletzten Zellen schien es mir, dass diese unmittelbar an die Stärkekörner grenzenden Spalten die ersten Anfänge der Vacuolenbildung seien, welche sich im Zustande des Quellungsmaximums bereits im Zellinnern zu erkennen geben. Die mechanische Ursache der Vacuolenbildung in den Zellen muss ja von dem Quellungscoefficienten des Protoplasma abhängen. Wir können uns das Zustandekommen derselben nur auf zweierlei Weise zurechtlegen. Entweder die Wassercapacität des Plasmas wird an gewissen Stellen durch eine physicalische oder chemische Ursache plötzlich herabgedrückt; dann muss die Ausscheidung von Wasser an einer solchen Stelle erfolgen. Oder beim ersten Aufquellen bleibt ein Theil des Plasmas oder ein in demselben eingeschlossener Körper in der Quellung zurück; in das dadurch entstehende Vacuum muss sogleich Wasser von den angrenzenden Substanzen hineinfließen. Diesem letzteren Umstande dürften die Vacuolen in den Zellen der Erbse ihren ersten Ursprung zu danken haben.

Beim Studium des Quellungsprocesses an trockenen Samen müssen wir uns auch darüber vergewissern, wo die Ausdehnung durch blosse Quellung aufhört und die Ausdehnung durch Wachstum beginnt. In Betreff der Erbse gelingt es ausserordentlich leicht, jede Wachsthumerscheinung auszuschliessen, weil eine von Wasser bedeckte Erbse niemals wächst; dieselbe quillt bis auf das Maximum, bleibt auf dieser Höhe aber stehen, bis sie durch Desorganisation zu Grunde geht.

Es bedarf wohl kaum der Hervorhebung, dass für alle physiologischen Prozesse, die in den Organismen sich abspielen, die genaueste Kenntniss der Quellungserscheinungen von hervorragender Wichtigkeit wird. Ueberall, wo wir Magazinirung organischer Materie in den Pflanzen beobachten, sehen wir dieselbe in der Form quellbarer Substanzen sich ablagern; überall, wo diese Stoffe zum Ausbau der Gewebe Verwerthung finden, vollziehen sich Aenderungen der Quellbarkeit, welche theils Festeres ausscheiden, theils zur Verflüssigung führen. Alle Wachsthumsvorgänge haben an quellbares Material anzuknüpfen; die quantitativ so vielfach variirenden Elasticitäts- und

Festigkeitsverhältnisse der Gewebe und ihrer Theile geben diesen allen das Gepräge quellbarer Substanzen. Die mechanischen Effecte, welche in der Anordnung der Gewebe ihren Ausdruck finden, basiren auf den Sätzen der Quellungserscheinungen; die hier obwaltende, ausserordentliche Verschiedenheit in der mechanischen Leistungsfähigkeit ist in hervorragender Weise durch die Verschiedenheit der Quellbarkeit bedingt. Jene Umformungen der Pflanze endlich, welche die Entwicklungsgeschichte von der Entstehung der Keimzellen an aufweist, vollziehen sich an gequollener und plastischer Materie; sowohl die Formung der Gewebe und Organe, als auch jene Wachstumserscheinungen innerhalb der einzelnen Zelle, welche zu deren Theilung und Vermehrung führen, knüpfen sich an die auf chemischem Wege erfolgende Neubildung von Stoffen verschiedener Quellbarkeit als an ein bedeutungsvolles mechanisches Moment.

Eine Anzahl von Begriffen, beziehungsweise Ausdrücken, von denen einige bereits oben benutzt wurden, und welche mehr oder weniger häufig im Laufe dieser Abhandlung zur Verwendung kommen werden, mögen hier der bequemeren Uebersicht wegen eine tabellarische Aufzählung finden. Es ist zu verstehen unter

Quellungscoefficient die Zahl, welche ausdrückt, um wieviel ein quellbarer Körper bei der Aufnahme eines gegebenen Quantum von Wasser sich ausdehnt.

Quellungsmaximum die Ausdehnung, welche ein Körper besitzt, nachdem der Quellungsprocess eines in Wasser liegenden Körpers zum Stillstande gekommen ist.

Quellungs Capacität die Zahl, welche angiebt, eine wie grosse Menge Wasser der Körper im Quellungsmaximum zu binden vermag.

Quellungsgrad die Verhältnisszahl von Wasser zu fester Substanz in einem beliebigen Stadium des Quellungsprocesses.

Quellungsdisgregation der Abstand der festen Theilchen eines gequollenen Körpers.

Quellungskraft die Kraft, welche übrig bleibt, wenn man von der absoluten Grösse der Anziehung der gegebenen festen Substanz zum Wasser die verschiedenen, in Betracht kommenden

Widerstände subtrahirt; thatsächlich also die Kraft, mit welcher quellende Körper das Wasser anziehen.

Quellungscurve die graphische Darstellung der Grösse, welche die Aenderung der Quellungskraft vom Anfang bis zum Ende des Quellungprocesses ausdrückt.

Quellungsphase die Ordinate der Quellungscurve, welche einem gegebenen Stadium des Quellungprocesses entspricht.

Quellungsvermögen ein Begriff, darstellbar durch ein rechtwinkliges Dreieck, dessen eine Kathete die Anfangsordinate der Quellungscurve, dessen andere Kathete das Quellungsmaximum ist.

Unter gewissen Voraussetzungen können mehrere dieser Begriffe einander gleichwerthig werden; von dem Gange der Betrachtung wird es dann abhängen, ob dieselben promiscue gebraucht werden dürfen.

I. Allgemeine Veränderungen in den Eigenschaften quellender Körper.

I. Aenderung der Elasticität und der Festigkeit mit der Quellung.

Wenn ein homogen gedachter, quellbarer Körper Wasser aufnimmt, so vergrössert er dabei sein äusseres Volumen annähernd um die Grösse des aufgenommenen Wasservolums. Indem das Wasser nothwendig bestrebt sein muss, sich gleichmässig zwischen die feste Substanz des Körpers zu vertheilen, so wird die Quellungsdisgregation der Micellen hierdurch vergrössert werden; mit dieser zunehmenden Disgregation der festen Substanztheilchen und der gleichzeitigen Steigerung des Wassergehaltes müssen die ursprünglich im Körper vorhandenen elastischen und anderen Cohäsionseigenschaften eine gesetzmässige Aenderung erfahren, deren Grösse von dem Abstände der Micellen unter einander abhängig ist.

Bei nicht homogenen Körpern, wie sie uns für das Experiment allein zu Gebote stehen, würde der durch die Quellung hervorgerufene Totaleffect in Bezug auf die Aenderung der mechanischen Eigenschaften