

29. April. Gesamtsitzung der Akademie.

Hr. Schwendener las:

Über die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven.

1.

Das Wachstum organisirter Gebilde geschieht bekanntlich durch Intussusception, d. h. durch Einlagerung von Substanz und Wasser zwischen die Micellen der schon vorhandenen Masse. Mit diesem Wachstumsmodus verknüpft ist zunächst eine Anordnung der kleinsten Theilchen in parallel zur Umrisslinie verlaufende Schichten, wie sie auch beim Wachstum durch Apposition entstehen; dazu kommt aber noch die charakteristische Reihenbildung in einer Richtung, welche die Schichten rechtwinklig oder doch nahezu rechtwinklig schneidet, eine Eigenthümlichkeit, welche die durch Apposition wachsenden Körper nicht kennzeichnet¹⁾. Sowohl die Schichtung parallel zur Oberfläche als die hierzu rechtwinklige Reihenbildung lässt sich in vielen Fällen direct beobachten oder aus beobachteten Thatsachen mit Nothwendigkeit folgern. Dies bleibt auch dann richtig, wenn das Organ aus Zellen zusammengesetzt ist, die dann gleichsam die sichtbaren Raum- oder Flächenelemente darstellen, auf welche die in Rede stehende Anordnung sich überträgt. Die Belege hierfür lassen sich leicht beibringen, können jedoch vorläufig nur angedeutet werden.

Bezüglich der Schichtung sei hier an die bekannte Abwechslung von dichter und weicher Substanz in Stärkekörnern und Zellmembranen, für welche der Ausdruck „Schichtung“ allgemein gebräuchlich ist, ferner an die mehr oder weniger concentrischen Zellenlagen oder Jahrringe im Holz der Dicotylen, an die Kappen der Wurzelhaube und die Periclinen in der Scheitelregion höherer und niederer Gewächse erinnert. Für die radiale Reihenbildung sprechen: 1) bei Stärkekörnern die durch Austrocknen oder un-

¹⁾ Nichtorganisirte Gebilde, welche zwar durch Apposition wachsen, deren Schichten aber von organisirten Häuten ausgeschieden werden, wie z. B. die Perlen und die Schaaalen der Muscheln, bilden eine Mittelstufe, die ich hier unberücksichtigt lasse.

gleichmässiges Quellen entstehenden Risse, 2) bei Membranen einerseits die Thatsache, dass die Quellung rechtwinklig zum Schichtenverlauf in vielen Fällen ein Maximum erreicht und folglich die grosse Axe der Quellungsellipse durch alle Veränderungen hindurch radial orientirt bleibt, andererseits die entsprechende Richtung der Rissflächen beim Zerreißen der Schichtencomplexe durch tangentialen Zug, 3) bei Zellflächen und Zellkörpern der vorherrschende und oft sehr augenfällige Verlauf der anticlinen Zellreihen oder Zellwände, die Richtung der Markstrahlen etc.

Für die folgenden Betrachtungen hat diese Reihenbildung in radialer Richtung überall dieselbe Bedeutung, die Reihen mögen aus Micellen oder aus mikroskopisch wahrnehmbaren Elementarorganen bestehen. Immer bezeichnen dieselben die Wege, welche beliebige Elemente während des Dickenwachsthums durchlaufen, indem sie durch die Volumenzunahme der innern Partien nach aussen oder durch die der äussern nach innen geschoben werden. Ein bestimmtes Micell auf der Oberfläche eines noch jungen Stärkekorns entfernt sich z. B., während die Schichten sich spalten und vermehren, auf der vorgezeichneten Bahn vom organischen Centrum; ebenso rückt ein bestimmter Punkt auf der Rindenseite des Verdickungsringes unserer Bäume in Folge der Bildung neuer Jahresschichten nach aussen, und die peripherischen Faserenden eines wachsenden *Roccella*-Scheitels beschreiben die bekannten Trajectorien.

Bei dickwandigen Zellmembranen mit Porencanälen sind auch diese letztern als Wegspuren in dem bezeichneten Sinne zu betrachten; sie beschreiben Curven gleicher Natur, und da sie deutlicher als alle andern zu erkennen sind, so ist der Beobachter hier des Suchens nach weitem Anhaltspunkten enthoben. Dasselbe gilt von den strahligen Fäden in den Cystolithen von *Ficus* und andern ähnlichen Bildungen:

Die Verschiebungen, welche mit der Intussusception verknüpft sind, lassen sich also im Allgemeinen leicht übersehen; auch leuchtet ein, dass der Gegensatz zwischen zelliger und nichtzelliger Structur gegenüber den gemeinsamen mechanischen Momenten untergeordnet ist. Die genauere Betrachtung wird sogar, wie ich gleich beifügen will, herausstellen, dass die Gliederung der Masse in Zellen und die Vermehrung der letztern auf die Natur der Verschiebungen und somit auf die Form der trajectorischen Curven

keinen Einfluss hat. Das einzig Bestimmende ist die Einlagerung neuer Substanz, gleichviel in welcher Form. Um indess diese Verschiebungsvorgänge Schritt für Schritt verfolgen und construieren zu können, ist es nothwendig, die Wachstumsursachen selbst in geeigneter Weise zu analysiren, d. h. die Componenten so zu wählen, dass die zu lösende Aufgabe eine möglichst einfache wird.

Thatsächlich kann das Bestreben der Substanz, neue Theilchen zwischen die vorhandenen einzulagern, nach allen Richtungen des Raumes wirksam sein und sogar in jeder beliebigen ein relatives Maximum erreichen. Für die mechanische Betrachtung ist es aber immer gestattet, die sämmtlichen Kräfte in zwei Gruppen von Componenten zu zerlegen, von denen die einen radial, die andern tangential orientirt sind. Und wenn, wie in unserem Falle, die Elemente sich in Schichten und radiale Reihen ordnen, so ist die Annahme, dass die das Wachstum bedingenden Kräfte einerseits in der Tangentialebene der Schichten, andererseits in der dazu rechtwinkligen radialen Richtung thätig seien, die einzig naturgemässe. Damit ist freilich die Frage, ob das Wachstumsbestreben in der einen Richtung als Ursache, in der andern als die nothwendige Folge zu betrachten sei, nicht entschieden. In dieser Beziehung mögen sich die verschiedenen körperlichen Gebilde, mit denen wir es hier zu thun haben, ungleich verhalten. Für die Stärkekörner nimmt Nägeli aus theoretischen Gründen an, dass das Flächenwachstum das Primäre, die dadurch bedingte Spannung und darauf folgende Einlagerung in radialer Richtung das Secundäre sei. Für die Rinde der dicotylen Bäume dagegen, welche als peripherische Schicht des Stammes ja ebenfalls zeitlebens an Umfang zunimmt, hätte eine solche Annahme offenbar wenig für sich¹⁾. Ebenso scheint in manchen andern Fällen das radiale Wachstum das ursprüngliche, das tangentiale das durch Anregung bewirkte zu sein. Aber wie dem auch sein mag, es ist für die Bestimmung der Resultirenden gleichgültig, in welcher Reihenfolge die wirksamen Componenten berücksichtigt werden, da ja bloss ihre Grösse und Richtung, nicht ihre genetischen Beziehungen in Betracht kommen. Es ist demnach unter allen Umständen zulässig, die durch Wachstum bedingten Verschiebungen zunächst unter

¹⁾ Vgl. hierüber Detlefsen, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg I. S. 18, 41.

der Voraussetzung zu verfolgen, dass die radialen Kräfte allein und ungestört thätig seien, und erst nachträglich die Abweichungen zu bestimmen, welche die Verhältnisse des tangentialen Wachstums und die damit zusammenhängenden seitlichen Componenten verursachen.

Sei also A in Fig. 3 auf Taf. II ein Complex concentrischer Schichten, und betrachten wir zunächst die Flächenelemente zwischen den Radien cb und cd , d. h. also die 4 kleinen Trapeze zwischen mn und bd , die man sich räumlich als Scheibchen vorstellen mag. Nehmen wir ferner an, diese concentrischen Schichten besitzen in der zu ihrem Verlauf rechtwinkligen Richtung ein Wachstumsbestreben, das im Radius ca sein Maximum erreicht und nach beiden Seiten hin abnimmt, dann wird der Parallelismus der Schichten in Folge dieses einseitig geförderten Wachstums nothwendig gestört, ihre Grenzlinien divergiren nach oben zu, und unsere 4 kleinen Trapeze oder Scheibchen zwischen mn und bd erhalten in Folge dessen eine schwach keilförmige Gestalt; sie nehmen zwar durchgehends an Dicke zu, aber auf der nach ac gerichteten Seite in höherem Grade als auf der entgegengesetzten (Taf. II, Fig. 3, B). Damit hängt zusammen, dass die seitlichen Umrisslinien mb und nd jetzt nicht mehr gerade verlaufen, sondern bogenförmig gekrümmt erscheinen ($m'b'$ und $n'd'$ in Fig. 3, B). Aber jedes Stück dieses Bogens steht natürlich nach wie vor senkrecht auf der Flächenausdehnung des zugehörigen Scheibchens; denn das ist ja vorläufig unsere Prämisse, dass das Wachstum nur eine Verschiebung der Theilchen senkrecht zur Schichtung bedinge. Man kann sich auch, um ein noch anschaulicheres Bild zu erhalten, die Scheibchen in der Mitte durchbohrt und von einer Schnur durchzogen denken; lässt man alsdann die ebenerwähnten Gestaltveränderungen eintreten, so krümmt sich die ganze Scheibchenreihe und auch die Schnur bildet eine Curve, aber der Winkel, unter welchem sie die Berührungsflächen der Scheibchen schneidet, bleibt ein rechter.

Genau dieselbe Curve kommt natürlich auch dann zu Stande, wenn die bezeichneten Wachstumsvorgänge in den 4 Scheibchen nicht gleichzeitig, wie wir es hier vorausgesetzt haben, sondern in beliebiger Reihenfolge nach einander stattfinden. Es kann z. B. zuerst das innerste sich radial strecken und dann in den Dauerzustand übergehen, etwas später das zweite, dann das dritte etc.

Oder es kann dieser Process an der Peripherie beginnen und in centripetaler Richtung fortschreiten oder auch im Zickzack von einer Schicht zu einer beliebigen andern überspringen. In allen diesen Fällen ist die resultirende Gesamtwirkung dieselbe, so lange die Theilwirkungen constant bleiben.

Wir gelangen also zu dem Ergebniss, dass die radialen Reihen, von denen wir ausgingen (Fig. 3, A), in orthogonale Trajectorien übergehen. Auf die Verschiebung bezogen, welche die Raumtheilchen während des Wachstums erfahren, ist damit gesagt, dass sich dieselben in orthogonal-trajectorischen Curven bewegen. Denken wir uns z. B. in Fig. 3, A (Taf. II) die innere Grenzfläche der Scheibchenreihe mn unbeweglich, gleichsam als feste Basis, so rücken die Punkte b und d in solchen Trajectorien nach aussen, bis sie die in Fig. 3, B bezeichnete Lage (b' und d') erreicht haben. Aber ich wiederhole: Die rechtwinklige Schneidung ist an die Bedingung geknüpft, dass die Wachsthumsvorgänge in der Richtung des Schichtenverlaufs entweder keine Widerstände mit sich bringen oder doch keine solchen, welche seitliche Componenten liefern.

Diese Voraussetzung trifft nun allerdings auch in den günstigsten Fällen nicht häufig, bei manchen Objecten wohl gar nicht zu. Es finden gewöhnlich grössere oder kleinere Abweichungen statt, hervorgerufen durch seitliche Kräfte, deren Herkunft und Wirkungsweise eine besondere Erklärung verlangt. Diese zu geben, soweit es sich um allgemeinere Vorkommnisse handelt, soll im Folgenden versucht werden.

2.

Bevor ich indess näher auf die angedeuteten Abweichungen eingehe, mag es für die geometrische Orientirung zweckmässig sein, einige Formen regelmässiger Curvensysteme nebst den zugehörigen orthogonalen Trajectorien speciell hervorzuheben. Besondere Beachtung verdienen namentlich diejenigen Fälle, welche einigermaassen an botanische Vorkommnisse erinnern.

A. Das gegebene Curvensystem besteht aus Kreislinien.

1) Concentrische Kreise von allmählig steigender Grösse. Die Trajectorien sind bekanntlich Gerade, die vom Centrum ausgehen.

2) Nichtconcentrische Kreise von allmählig steigender Grösse, die Centren sämmtlich auf einer Geraden (z. B. der Ordinatenaxe), auf welcher zugleich der Punkt liegt, in welchem die Kreise sich von innen berühren (Taf. I, Fig. 3). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, welche mit den gegebenen den Berührungspunkt gemein haben, deren Centren aber auf einer andern Geraden liegen, welche die erstgenannte rechtwinklig schneidet (in unserer Fig. auf der Abscissenaxe). Man construirt diese trajectorischen Kreise, indem man einen beliebigen Punkt der Abscissenaxe als Mittelpunkt und den Abstand desselben vom Ursprung als Radius wählt.

3) Nichtconcentrische Kreise von allmählig steigender Grösse, aber ohne gemeinsamen Berührungspunkt, die Centren sämmtlich auf einer geraden Linie (Taf. I, Fig. 4, die Centren auf der X-Axe). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, deren Centren auf einer zur vorigen rechtwinkligen Geraden (der Y-Axe in Fig. 4) liegen, und welche die Abscissenaxe sämmtlich in den beiden Punkten i und i' schneiden. Der Ursprung des Coordinatensystems liegt in der Mitte zwischen i und i' .

Man kann natürlich auch umgekehrt die trajectorischen Kreise als gegebene Curven und die andern als zugehörige Trajectorien betrachten¹⁾.

4) Kreise von constantem Radius, aber die Centren auf einer geraden Linie liegend. Dieser Fall reducirt sich für botanische Betrachtungen auf den einfachern, dass ein Halbkreis, als Scheitelwölbung gedacht, allmählig auf der Axe vorrückt.

Die orthogonalen Trajectorien der so entstehenden Schaar von Halbkreisen sind congruente Huyghens'sche Trajectorien, welche sämmtlich aus einer einzigen durch Verschiebung derselben parallel zur Axe entstehen. Die rechts und links von der Mediane liegenden Äste der Curve verlaufen symmetrisch; für beide ist die Mediane Asymptote. Um diese Curven zu ziehen, hat man nur nöthig, eine einzige wirklich zu construiren und zugleich die Lage der Axe anzugeben; die übrigen werden einfach durchgepaust, nachdem man die entsprechende Verschiebung in der Axenrichtung

¹⁾ Dieser Fall nach C. Neumann, allgemeine Lösung des Problems über den stationären Temperaturzustand eines homogenen Körpers, welcher von irgend zwei nichtconcentrischen Kugelflächen begrenzt wird. Halle 1862.

vorgenommen. (Vgl. meine Figur zur Veranschaulichung des Scheitelwachsthumms bei Flechten in Nägeli's Beitr. z. wiss. Bot. 2. Heft Taf. VII, 15.)

B. Das gegebene Curvensystem besteht aus confocalen Kegelschnitten.

In diesem Falle sind die Trajectorien mit den gegebenen Curven identisch; nur besteht die Einschränkung, dass zu den confocalen Ellipsen confocale Hyperbeln als Trajectorien gehören und umgekehrt.

Da die hierher gehörigen Combinationen bereits von Sachs¹⁾ besprochen und in sehr anschaulicher Weise dargestellt worden sind, so beschränke ich mich darauf, den Leser auf diese Darstellungen zu verweisen. Nur eine Bemerkung glaube ich hier noch beifügen zu sollen. Die Sachs'schen Abbildungen sind von andern Autoren zum Theil so gedeutet worden, als ob alle Periclinen einer Scheitelregion, wenn sie annähernd wie Parabeln oder Ellipsen aussehen und sich nach oben zu etwas nähern, nothwendig confocale Parabeln oder Ellipsen sein müssen. Das ist ein Irrthum, den ich hiermit berichtigen möchte. Ebenso ist natürlich auch die Vorstellung, als ob der eingebildete gemeinsame Focus mit dem organischen Bildungscentrum zusammenfalle, vollständig unmotivirt; so leichthin können geometrische Beziehungen nicht auf organische Bildungsvorgänge übertragen werden. Was hat denn der geometrische Focus einer parabolischen Umrisslinie mit den Theilungen der Zellen zu thun? Gerade um solchen Täuschungen vorzubeugen, scheint mir dem genannten mathematischen Ausdrücke gegenüber die von Sachs in seiner zweiten Abhandlung²⁾ vorgeschlagene Bezeichnung der Wachstumstypen für botanische Zwecke den Vorzug zu verdienen.

C. Das gegebene Curvensystem besteht aus ähnlichen und ähnlich gelegenen Ellipsen.

Als ähnliche Ellipsen bezeichnet man solche, bei welchen das Verhältniss der Axen dasselbe ist. Unter dieser Voraussetzung besteht für die Trajectorien die allgemeine Gleichung $y^n = cx$,

¹⁾ Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd. S. 64, Taf. 3 und 4.

²⁾ l. c. II. S. 202.

wobei n das Axenverhältniss und c einen variablen Parameter bezeichnet. Hieraus ergeben sich beispielsweise folgende Specialfälle:

1) $n = 1$. Die Ellipsen gehen unter dieser Voraussetzung in Kreise über und die Trajectorien in gerade Linien.

2) $n = \sqrt{\frac{3}{2}}$. Die Trajectorien sind sogenannte Neil'sche Parabeln. Das resultirende Bild ist der Fig. 5 auf Taf. I ähnlich; nur zeigen die Trajectorien etwas abweichende Krümmungen.

3) $n = \sqrt{2}$. Die Trajectorien sind gewöhnliche Parabeln (Taf. I, Fig. 5), deren Axe mit der kleinen Axe der Ellipse zusammenfällt.

4) $n = \sqrt{3}$. Die Trajectorien sind Curven nach der Gleichung $y^3 = cx$ oder $y = \sqrt[3]{cx}$. Hierher gehören z. B. die Umrisslinien der Träger von gleichem Widerstande mit cylindrischem Querschnitt (vgl. Schwendener, das mechan. Princip, S. 96).

D. Verschiedene andere Curven.

1) Die gegebenen Curven sind Neil'sche Parabeln (Gleichung $ay^2 = x^3$); die orthogonalen Trajectorien hierzu sind Hälften gewöhnlicher Parabeln mit quer gestellten Axen (Taf. I, Fig. 2).

2) Die gegebenen Curven entsprechen der Gleichung $r^m = c \sin m\varphi$; dann sind die orthogonalen Trajectorien gegeben durch $r^m = c \cos m\varphi$, folglich mit den gegebenen Curven identisch, jedoch um den Winkel $\frac{\pi}{2m}$ gedreht. Als Specialfälle mögen erwähnt werden:

- a) $m = +2$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind Lemniscaten von der Form ∞ , welche um 45° gegen einander gedreht erscheinen und sämmtlich durch den Ursprung des Coordinatensystems gehen (Taf. I, Fig. 6; nur für die nach oben gehenden Zweige weiter durchgeführt).
- b) $m = -2$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind gleichseitige Hyperbeln, welche um 45° gegen einander gedreht sind. erinnert an die Kappen mancher Wurzelhauben.
- c) $m = +\frac{1}{2}$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind Cardioiden, welche um 180° gegen einander gedreht sind (Taf. I, Fig. 1).

- d) $m = -\frac{1}{2}$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind confocale Parabeln, welche um 180° gegen einander gedreht sind. Dieser Fall ist identisch mit der zu *B* gehörigen Parabelschaar.

Für $m = +1$ gehen die Curven in die Kreise Fig. 3, für $m = -1$ in gerade Linien über.

3) Die gegebenen Curven sind Parabeln nach der Gleichung $y^2 = 2p(x - a)$, in welcher a einen variabeln Parameter bezeichnet. Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind Curven nach der Gleichung $y = e^{-\frac{1}{p}(x+c)}$, wobei e die Basis der natürlichen Logarithmen (Taf. I, Fig. 8). Man construirt diese Trajectorien mit Hülfe der auf rechtwinklige Coordinaten bezogenen logarithmischen Linie $y = e^x$.

4) Die gegebenen Curven sind Parabeln oder Hyperbeln im weitern Sinn, nach der Gleichung $Y^n X^m = c$. Die Trajectorien hierzu sind gegeben durch $my^2 - nx^2 = A$; es sind gewöhnliche Hyperbeln oder Ellipsen, je nachdem n positiv oder negativ ist.

5) Die gegebenen Curven sind confocale Lemniscaten (Casini'sche Curven). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind gleichseitige Hyperbeln, deren Axen der Lage und Grösse nach variiren.

6) Die gegebenen Curven sind nichtconfocale Lemniscaten von der Form der getrennten Ovale in Fig. 1 auf Taf. II. Die Trajectorien hierzu sind ebenfalls nichtconfocale Lemniscaten, die aber aus einem Zweige bestehen und deren Axen die der gegebenen unter 45° schneiden. Die zusammengehörigen Curvenstücke sind in der Figur mit gleichen Ziffern bezeichnet; eine der Curven ist ein Kreis¹⁾.

Die vorstehende Aufzählung macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit; damit wäre dem botanischen Publicum auch wenig gedient. Ich gebe sogar zu, dass die Kenntniss der mathematisch-regelmässigen Curven für das blosse Verständniss der hier zu erörternden Frage gar nicht nothwendig ist. Da jedoch die in der Natur vorkommenden Trajectorien zur Vergleichung mit Kegel-

¹⁾ Dieser Fall nach A. Wangerin in Grunert's Archiv, Theil LV, S. 5 und Taf. I.

schnitten und andern höheren Curven unwillkürlich anregen und in der Darstellung und Schematisirung zum Theil auch wohl eine entsprechende, aus dieser Vergleichung hervorgegangene Bezeichnung finden, so ist eine gewisse Übersicht über die möglichen Combinationen allerdings geeignet, vor einseitiger Auffassung zu bewahren, und somit von praktischem Interesse.

3.

Gehen wir jetzt zur Untersuchung der Abweichungen über, welche die orthogonalen Trajectorien durch die aus dem tangentialen Wachsthum sich ergebenden Widerstände erfahren. Es ist zwar, wie bereits oben bemerkt, wohl denkbar, dass zwischen den beiden Wachstumsintensitäten eine vollständige Harmonie besteht, welche Widerstände mit seitlichen Componenten von vorne herein ausschliesst. In diesem Falle bleiben natürlich die Trajectorien orthogonal. Eine solche Regelmässigkeit kommt auch hin und wieder, wenigstens ohne erkennbare Abweichungen, vor, so z. B. bei den Rissen mancher Stärkekörner, den Porenkanälen einseitig verdickter Membranen (vgl. Taf. II, Fig. 6 u. 7), stellenweise auch bei manchen Zellflächen und Zellkörpern (Markstrahlen u. dergl.). Viel häufiger jedoch sind kleine Störungen vorhanden, durch welche die rechten Winkel der Trajectorien um einige Grade verändert werden, und es wird nun unsere Aufgabe sein, das Zustandekommen und die Natur dieser Störungen für einzelne aus den Wachstumsverhältnissen abgeleitete Voraussetzungen kennen zu lernen.

Eine der häufigsten Ursachen solcher Abweichungen liegt offenbar darin, dass das Wachsthum in tangentialer Richtung, wenn es für sich allein, d. h. gänzlich unbeeinflusst stattfände, eine geringere Intensität ergeben würde als das Wachsthum in radialer Richtung. Für die Rinde unserer Bäume ist die Annahme eines solchen Gegensatzes so zu sagen selbstverständlich, und Wachsthumsvorgänge, wie sie beispielsweise im Markstrahlenparenchym der Linde stattfinden, liefern hierfür besonders instructive Belege. Aber auch andere Zellkörper, wie die Wurzelhaube, der Centralstrang der Dicotylenwurzel bei beginnender Korkbildung innerhalb der Schutzscheide etc. lassen keinen Zweifel darüber, dass die radiale Dickenzunahme durch das active Wachstumsbestreben

der Zellen bedingt wird, während das Verhalten der peripherischen Zellen in der Wurzelhaube, zumal in der Nähe des Randes, ebenso dasjenige der Schutzscheide bei der Korkbildung dicotyler Wurzeln auf eine passive Dehnung, verbunden mit Wachstum — man kann sagen auf ein passives Wachstum — schliessen lassen. In gleicher Weise ist auch bei Zellmembranen, welche sich unter Verkleinerung des Lumens verdicken, nicht etwa eine active Contraction der innern Membranschichten, sondern ein passives Über-einanderschieben der Micellen in Folge des radialen Wachstumsbestrebens anzunehmen.

In all' diesen Fällen verhalten sich die tangential verlaufenden Schichten oder Zellreihen wie elastische Bänder oder Streben, welche durch das radiale Wachstum gespannt werden und nach Maassgabe dieser Spannung nicht bloss in radialer, sondern auch in seitlicher Richtung ihren Widerstand geltend machen. Denken wir uns z. B. eine ringförmige Schicht, welche auf der einen Seite stärker in die Dicke wächst als auf der andern (Taf. II, Fig. 5), so bezeichnen die orthogonalen Trajectorien am , bn , cp und dq die Verschiebungswege, wie sie ohne die in Rede stehenden Störungen beschrieben würden. Sind nun die Punkte p q und mn paarweise so gewählt, dass sie ursprünglich gleich weit von der Mediane (Symmetrieaxe) abstehen, so erfährt dieser Abstand durch das angenommene Dickenwachstum in p q nur einen sehr kleinen Zuwachs, während die Punkte m und n fast auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Entfernung auseinander rücken. Eine passiv gedachte Tangentialreihe, welche diese letztern Punkte mit einander verbindet, wird also sehr viel stärker gespannt als eine ebensolche Reihe zwischen p und q ; sie wird sich also auch mit viel grösserer Kraft zu contrahiren bestrebt sein und vermöge dieses Übergewichtes die Punkte m und n in der Richtung der Pfeile verschieben. Dasselbe gilt von beliebigen andern Punkten, welche auf der Seite des stärkern Wachstums liegen. Da nun die Hälften rechts und links von der Mediane symmetrisch sind, so ist der Gesamteffect dieser tangentialen Spannkräfte genau derselbe, wie wenn die Mediane am Orte des stärksten Wachstums die peripherischen Enden der sämtlichen Trajectorien näher an sich heranzöge; diese letztern erhalten in Folge dessen ungefährr die Richtung, welche in unserer Figur durch die punktirten Linien angedeutet ist.

Diese Richtungsänderungen modificiren begreiflicher Weise auch die Abstände der Trajectorien auf dem peripherischen Kreis, oder allgemein ausgedrückt: sie verändern die Breitenausdehnung der zwischen je zwei Trajectorien eingeschlossenen Flächen. Diese letztern werden auf der Seite des stärksten Dickenwachstums nothwendig schmaler, weil hier das Contractionsbestreben der Tangentialreihen am grössten ist, und zwar erreicht die Verschmälerung aus demselben Grunde ihr Maximum zwischen der Symmetrieaxe und der nächstliegenden Trajectorie. Auf der entgegengesetzten Seite dagegen werden die genannten Flächen in die Breite gezogen und zwar am stärksten in unmittelbarer Nähe der Symmetrieaxe, weil hier das Contractionsbestreben der Schichten am kleinsten ist. Nach den Seiten hin nimmt die Verbreiterung ab, um ganz allmählig in die Verschmälerung überzugehen; es muss sich also irgendwo gegen die Mitte zu ein neutraler Streifen befinden, der bei der Ablenkung der Trajectorien weder schmaler noch breiter wird.

Ebenso lässt sich durch eine einfache Betrachtung zeigen, dass der Abstand zwischen der orthogonalen Trajectorie und der entsprechenden abgelenkten vom Orte des stärksten Wachstums nach beiden Seiten hin eine Zeit lang zunimmt, bis er das Maximum erreicht hat, um dann allmählig wieder abzunehmen. Denken wir uns nämlich, das Contractionsbestreben der gespannten Tangentialreihen äussere sich zunächst bloss am Orte des maximalen Wachstums und zwar zwischen der Mediane und den zwei nächsten (rechts und links liegenden) Trajectorien, so werden diese letztern und mit ihnen das ganze System der Trajectorien um eine entsprechende lineare Grösse nach dieser Seite hin verschoben. Diese Verschiebung ist natürlich mit einer passiven Verlängerung des Kreisbogens verknüpft, welcher die bezeichneten Trajectorien mit dem Orte des geringsten Zuwachses verbindet, und die lineare Verschiebungsgrösse ist für jeden Punkt des Bogens, wenn wir den letztern widerstandslos gleiten lassen, dem Abstände von jenem Orte proportional. In gleicher Weise erfahren ja auch bestimmte Punkte auf einem Kautschukbande, das man sich am einen Ende befestigt, am andern gezogen denkt, in Folge der Dehnung eine um so grössere Ortsveränderung, je weiter sie vom Befestigungspunkte entfernt sind. Lassen wir nun nachträglich die bis dahin latent gedachten Contractionskräfte ebenfalls zur Wirkung

kommen, so bedingen sie voraussichtlich auf der Seite des stärkern Wachsthum, wo sie einen viel höhern Grad erreichen, eine so bedeutende Annäherung der Trajectorien, dass die vorausgegangene kleine Dehnung mehr als aufgewogen wird, während allerdings auf der Seite des geringsten Zuwachses diese nämlichen Kräfte die daselbst vorhandene Zugspannung verstärken. Soweit sich nun die Trajectorien in Folge der Ablenkung näher rücken, summiren sich ihre respectiven Ortsveränderungen mit Rücksicht auf eine beliebige feste Axe und also auch mit Rücksicht auf ihre ursprüngliche Lage. Mit dem linearen Abstand, auf einem gegebenen Kreis gemessen, wächst aber auch die angulare Abweichung von der rechtwinkligen Schneidung. Demzufolge erreichen diese beiden Grössen in einer gewissen Entfernung von der Mediane ihr Maximum und nehmen von hier aus nach beiden Seiten hin ab.

Um diesen Verschiebungsprocess, wie er sich unter der Voraussetzung eines freien Gleitens der tangential gespannten Schichten vollziehen würde, experimentell zu veranschaulichen, befestige man in *A* (Taf. I, Fig. 7) ein Kautschukband oder eine Drahtspirale und hänge an den Punkten *a, b, c ... f* die beigesetzten Gewichte an, also 4 Gramm in *a*, 4 Gr. in *b*, 3 Gr. in *c* etc. oder nach Umständen Multipla dieser Grössen. Dann ist das spannende Gesamtgewicht für jedes Theilstück durch die Summe der darunter befindlichen Gewichte gegeben; diese Summe beträgt für das oberste Theilstück = 15 Gramm, für das nächstfolgende 11 Gr., für das dritte 7 Gr. und so fort, wie es die auf der linken Seite beigesetzten Ziffern angeben. Die Spannung nimmt also von oben nach unten ab und zwar unter den gegebenen Umständen ungefähr in demselben Verhältniss, wie bei ungleichmässigem Wachsthum ringförmiger Bildungszonen. Man notire sich nun die Lage der Theilpunkte auf dem gespannten Bande, halte sodann das untere Ende desselben unverrückbar fest und entferne hierauf sämmtliche Gewichte; dann findet sofort Ausgleichung der Spannungen statt, wobei die Punkte *a, b ... e* eine Verschiebung erfahren, welche derjenigen der Trajectorien auf dem peripherischen Kreise entspricht. Die gleichmässige Spannung, welche dadurch zu Stande kommt, entspricht natürlich dem arithmetischen Mittel der Einzelspannungen in den Theilstücken, beträgt also $\frac{1}{6}$ von $1 + 2 + 4 + 7 + 11 + 15 = \frac{40}{6} = 6\frac{2}{3}$. Demzufolge contrahirt sich das oberste Theilstück mit einem Überschuss von $15 - 6\frac{2}{3} = 8\frac{1}{3}$, ebenso die beiden fol-

genden mit den respectiven Kräften von $11 - 6\frac{2}{3} = 4\frac{1}{3}$ und $7 - 6\frac{2}{3} = \frac{1}{3}$. Die drei untern Theilstücke dagegen erfahren eine entsprechende Verlängerung, weil die in ihnen vorhandene Spannung weniger als $6\frac{2}{3}$ beträgt. Aus dieser Sachlage ergibt sich ohne Weiteres, dass das Maximum der Verschiebung nur wenig vom Punkte *c* absteht.

In Wirklichkeit kann nun aber von einem freien Gleiten der gespannten Schichten auf den darunter liegenden, wie wir es bis dahin vorausgesetzt haben, keine Rede sein; der überall vorhandene anatomische Zusammenhang verhindert dasselbe. Wir können diesen Zusammenhang gewissermaassen mit der Reibung vergleichen, welche unser Kautschukband zu überwinden hätte, wenn es um eine rauhe Walze gelegt und dann erst den localen Contractionskräften ausgesetzt würde. Wie hier ein am freien Ende des Bandes wirksamer Zug nicht leicht bis zum andern Ende sich fortpflanzt, weil der Reibungswiderstand die Kraft gleichsam absorbiert, so erstreckt sich auch in gespannten Schichten die Wirkung des vorhandenen Zuges nur auf einen Theil des Umfanges; der Rest bleibt unbeeinflusst. In Folge dessen fällt auch die Verschiebung der Trajectorien durchgehends geringer aus als in dem vorhin besprochenen theoretischen Falle, und das Verschiebungsmaximum rückt von der Mitte der symmetrischen Hälften hinweg und nähert sich dem Orte des stärksten Wachsthums. Behufs richtiger Abmessung der Winkelabstände darf überdies nicht übersehen werden, dass die neutrale Axe der Spannungen, welche in unserer Fig. 5 auf Taf. II mit der geometrischen Symmetrieaxe zusammenfällt, in Wirklichkeit mehr oder weniger davon abweicht, aus dem einfachen Grunde, weil die beiden Hälften eines excentrisch gebauten Organs keineswegs genau homogen sind, sondern sowohl in der Dehnbarkeit wie in der Festigkeit der einzelnen Theile differiren. Die beiden Hälften sind mit andern Worten ungleich stark. In Folge dessen wird die geometrische Halbiringlinie ebenfalls verschoben und zwar nach der stärkern Seite der gezogenen Schichten hin. Nach derselben Seite divergirt alsdann auch die Symmetrieaxe der Spannungen (d. h. die neutrale Linie, welche weder nach rechts noch nach links abgelenkt wird) von der geometrischen Mittellinie.

Die im Vorstehenden geschilderten Ablenkungen der Trajectorien nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin lassen sich

an den verschiedensten Objecten beobachten; sie charakterisiren nicht bloss den gewöhnlichen Verlauf der Markstrahlen in excentrisch gebauten Hölzern, wir begegnen ihnen auch in der Scheitelregion der Stämme und Wurzeln, bei letztern namentlich betreffs der antielinen Wandrichtungen in der äussern Rinde (Taf. II, Fig. 11) und in den Kappen der Wurzelhaube, zuweilen ferner an den Orten localer Korkwucherungen oder analoger Zellbildungen, desgleichen in den Cystolithen von *Ficus* (vgl. die Abbildung der botanischen Wandtafeln von L. Kny), hin und wieder auch in den einseitig verdickten Zellmembranen mit Porenkanälen, selten und schwach ausgesprochen bei Stärkekörnern.

Die Tangentialspannungen, welche solche Ablenkungen bewirken, sind übrigens nicht etwa bloss an die Bedingung excentrischen Wachstums geknüpft, sondern treten nothwendig auch dann auf, wenn bei allseitig gleicher Dickenzunahme die Krümmungen der wachstumsfähigen Tangentialreihen (Periclinen) an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleich sind. Ist z. B. der Querschnitt eines cylindrischen Zellkörpers von Anfang an elliptisch und das Axenverhältniss der wachstumsfähigen Zone in einem bestimmten Zeitpunkt = 2 : 1, so ist der grösste Krümmungsradius, welcher den Endpunkten der kleinen Axe entspricht, 8 mal länger als der kleinste an den Enden der grossen Axe. Die Divergenz der orthogonalen Trajectorien ist nun aber nothwendig um so stärker, je kleiner die Krümmungsradien. Gleiche Dickenzunahme vorausgesetzt, erreicht daher auch die Tangentialspannung an den Enden der grossen Axe ihr Maximum, und da die Abnahme nach beiden Seiten hin symmetrisch stattfindet, so verhält sich diese Axe wie bei nichtconcentrischen Kreisen die Mediane: sie zieht die Trajectorien gleichsam näher an sich heran (Taf. II, Fig. 10, Querschnitt durch den innern Theil der Blattscheide oberhalb der Rhizomspitze von *Convallaria majalis*). Ist dagegen der Zuwachs an den Orten stärkster Krümmung in demselben Verhältniss geringer, als die Radien stärker divergiren — was allerdings eine allmälige Annäherung zur Kreisform bedingen würde —, so verschwindet die Ungleichheit der Tangentialspannungen und die Trajectorien behalten ihren orthogonalen Verlauf. Theoretisch betrachtet, lässt sich überhaupt für jedes Curvensystem eine solche Vertheilung der Radialkräfte und der hierdurch bewirkten Zuwachse denken, dass die vorhandenen Widerstände der Tangentialreihen

zwar einen Druck nach innen ausüben, aber keine seitlichen Componenten liefern.

An einem gegebenen Object sind natürlich die fraglichen Spannungsverhältnisse nicht immer leicht zu übersehen, und es ist häufig genug unmöglich, sie aus der geometrischen Form der Schichtensysteme ohne Weiteres abzuleiten. Man denke z. B. an die mancherlei Unregelmässigkeiten, welche in der Rinde unserer Bäume schon durch ihre ungleiche Mächtigkeit an verschiedenen Punkten und durch die Anordnung der Bast- und Sklerenchymzellen, sowie ferner durch die im Frühjahr entstehenden Risse hervorgerufen werden. Man rechne hierzu die localen Widerstände, welche von kleinen, in der Schnittfläche oder deren Nähe befindlichen Ästen herrühren, dann das öftere Vorkommen mehrerer Maxima im nämlichen Jahrring und die nicht übereinstimmende Lage derselben in verschiedenen Jahrringen etc. Sind die Triebe jung, so kommen zu alledem noch die individuellen Abstufungen zwischen den grössern und kleinern Gefässbündeln, im Gegensatz zu der mehr homogenen Natur des Verdickungsringes älterer Stämme. Aber nicht bloss die dicotylen Hölzer, auch beliebige andere Zellkörper zeigen zuweilen ähnliche Unregelmässigkeiten. Ich erinnere nur an die Ungleichheiten in der Verdickung gespannter Membranen, an die physikalischen Verschiedenheiten der Membransubstanz u. dgl. Selbstverständlich lassen sich Complicationen wie die eben aufgezählten nur in concreten Fällen einigermaassen erklären; genauere Messungen sind meist auch hier unausführbar. Aber wie sich auch diese localen Änderungen der Elasticitätsverhältnisse gestalten mögen, sie erreichen nur selten und meist nur stellenweise einen solchen Grad, dass das im Vorhergehenden abgeleitete Schema der Störungen verwischt oder in sein Gegentheil umgewandelt würde. Es versteht sich übrigens von selbst, dass man bei Untersuchungen dieser Art Schichtencomplexe mit zahlreichen Störungen am besten von vorne herein ausschliesst und sich vorzugsweise an junge, etwa fünf- bis zehnjährige Äste von Linden, Ulmen etc. hält, welche nicht selten eine bewunderungswürdige Gesetzmässigkeit zeigen (vgl. Taf. II, Fig. 2, Querschnitt durch einen Lindenzweig).

Eine zweite Ursache der Ablenkung, die sich aber nur in Zellgewebe geltend machen kann, liegt im Vorhandensein von Druckdifferenzen (Turgescenzunterschieden) zwischen verschiedenen

Zonen oder Grenzflächen, — Differenzen, wie sie z. B. bei ungleicher Nahrungszufuhr, namentlich aber bei Verwundungen eintreten und dann während der Callusbildung eine Zeit lang erhalten bleiben. Die Trajectorien neigen sich in diesem Falle, sofern sie verschiebbar sind, nach der Seite des geringern Druckes, d. h. nach der Wundfläche oder der weniger turgescenten Seite hin, bis das alte Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Aber schon frühzeitig macht sich gerade bei Überwallungen ein entgegengesetzter Einfluss geltend, den wir als weitere Ursache der Ablenkung bezeichnen können. Dieser Einfluss kommt dadurch zu Stande, dass die Rinde des Wundholzes durch die neuen Zuwachse und noch mehr durch das Vorrücken des Callusrandes stark gespannt wird und deshalb einen einseitigen Zug nach der gesunden Seite hin ausübt, wo ohnehin die Dickenzunahme eine beträchtlichere ist. Die Markstrahlen erscheinen demzufolge vom Callusrande hinweggebogen, zuweilen so stark, dass sie die Grenzlinie zwischen Holz und Rinde unter Winkeln von $60-70^\circ$ schneiden. An der Stelle, wo die vor der Verwundung vorhandenen Xylemstrahlen nach aussen in die nach der Verwundung entstandenen Fortsetzungen übergehen, erscheinen dieselben deutlich gebrochen; ja in manchen Fällen ist die Schubwirkung in der Berührungzone so stark, dass die zunächst dem Callusrande befindlichen Markstrahlen nicht bloss gebrochen, sondern seitlich verschoben erscheinen, d. h. ein kleines Stück eines solchen Strahls durchsetzt die Berührungzone in tangentialer oder tangential-schiefer Richtung, um dann wieder in die mehr radiale überzugehen (Taf. II, Fig. 9, Querschnitt durch einen Zweig von *Cytisus Laburnum*).

Die Wirkungen der im Vorstehenden bezeichneten Zugkräfte, soweit sie durch Schiefstellung der Trajectorien sich kundgeben, erstrecken sich bei unsern Hölzern begreiflicher Weise zunächst auf den Verdickungsring, dessen Zellreihen am wenigsten Widerstand leisten. Es scheint mir indess aus einzelnen Thatsachen hervorzugehen, dass bisweilen auch der Splint bis auf eine gewisse Tiefe dem vorhandenen Zuge mehr oder weniger nachgibt, in dem Sinne, dass Ursachen, welche beispielsweise im Sommer 1880 zu wirken beginnen, auch den Holzring des Jahres 1879 um eine gewisse Grösse verschieben. Ich schliesse dies namentlich aus dem Verhalten der Markstrahlen in den Fällen, wo die Maxima des Zuwachses in zwei aufeinander folgenden Jahrringen c. $40-50^\circ$

gegen einander verschoben sind. Wäre der Splint unverrückbar, so müsste hier derjenige Xylemstrahl, welcher mit der Symmetrie-axe der Spannungen im ältern Jahrring zusammenfällt, in diesem selbst orthogonale Kreuzung, im nächst jüngern dagegen maximale Ablenkung zeigen und folglich in der Berührungslinie der beiden Jahrringe schwach gebrochen erscheinen. Das trifft nun zwar in den meisten Fällen zu, war aber doch an einzelnen der untersuchten Objecte nicht zu constatiren. Es bedarf indess weiterer Beobachtungen, um diese Frage definitiv zu entscheiden.

Endlich kommt in Zellgeweben eine scheinbare Abweichung von der rechtwinkligen Schneidung auch dann zu Stande, wenn die Wandungen der Zellen, welche die einzigen Spuren der durch Wachsthum bedingten Verschiebungen bilden, von Anfang an schief, statt senkrecht zur Schichtung gestellt sind. Ist z. B. *abcd* (Taf. II, Fig. 4) eine solche Zelle, so beschreiben die Punkte *c* und *d* während des peripherischen Wachsthums und der damit verbundenen Zelltheilungen die durch punktirte Linien angedeuteten Bahnen *cc*₃ und *dd*₃, während *a* und *b*, wie wir der Einfachheit wegen annehmen wollen, ihre Lage beibehalten. Die Wände *ac* und *bd* gehen also in die schiefen Linien über, welche nach den Punkten *c*₁*d*₁, *c*₂*d*₂, *c*₃*d*₃ etc. gezogen sind. Als Endergebniss erhalten wir die gebrochenen Linien *ac*₃ und *ad*₃, welche mit den eigentlichen Verschiebungsbahnen offenbar nicht coincidiren; man sieht indessen leicht ein, dass sie, in Graden ausgedrückt, um so weniger von denselben abweichen, je länger die zurückgelegten Wege. Damit ist zugleich gesagt, dass die beim Wachsthum sich bildenden Complexe anticliner Zellwände, auch wenn diese letztern ursprünglich beliebig orientirt sind, stets mehr oder weniger genau die Trajectorien bezeichnen, in welchen die kleinsten Theilchen allmählig weiter nach aussen rücken. Die Übereinstimmung wird so vollständig als möglich, wenn die anticlinen Wandrichtungen von Anfang an dem Verlaufe der Trajectorien entsprechen.

Es gibt nun freilich noch Störungen ganz anderer Art, welche unter Umständen die Richtung der Zellreihen total verändern, zugleich aber mit wirklichen Verschiebungen der Theilchen verbunden sind: ich meine die Ungleichheiten des spätern intercalaren Wachsthums in einer mit den Trajectorien sich kreuzenden Richtung. So verlaufen z. B. bei manchen exotischen Orchideen die Zellreihen der Wurzelhülle ursprünglich radial, auf dem medianen

Längsschnitt quer, im ausgewachsenen Zustande dagegen schief-longitudinal und zwar von der innern Grenze am basiscopen Ende nach der Aussenseite des acrosopen. Es mag indessen genügen, auf diese Verschiebungen, die den eigentlichen Kern unserer Frage nicht berühren, kurz hingewiesen zu haben.

4.

Nachdem ich im Vorhergehenden die verschiedenen Vorkommnisse, welche nach meiner Auffassung aus demselben mechanischen Hintergrunde heraus zur Erscheinung kommen, im Zusammenhange zu erläutern versucht habe, scheint es mir geboten, nachträglich diejenigen Punkte noch besonders zu beleuchten, in welchen meine Darstellung mit derjenigen von Sachs¹⁾ nicht übereinstimmt. Sachs erklärt sowohl die Richtung der Markstrahlen als der anticlinen Zellreihen in der Scheitelregion von Stämmen und Wurzeln aus der Art und Weise, wie beim Wachsthum durch Zellbildung die neuen Wände sich an die schon vorhandenen ansetzen. Als Regel wird hierbei die „rechtwinklige Schneidenung“ angenommen, die ja auch unzweifelhaft in vielen Fällen annähernd zutrifft. Der Verlauf der Markstrahlen und der anticlinen Reihen in Zellflächen und Zellkörpern fällt hiernach unter denselben Gesichtspunkt, wie die Wandrichtungen in Sporen, Eizellen, Pollenmutterzellen, Scheitelzellen etc. Überall ist es die rechtwinklige Schneidenung, als Regel für die Wandbildung in der Zelle gedacht, welche den Verlauf der Trajectorien bestimmt. Mechanische Momente kommen dabei nicht in Betracht, denn die Vorgänge innerhalb der Zelle sind mechanisch unerklärt.

Nach meiner Auffassung dagegen bilden die Zelltheilungen eine Erscheinung für sich, die ich im Vorhergehenden nicht berührt habe, und die trajectorische Reihenbildung wird aller Orten von denselben mechanischen Principien beherrscht, welche die Richtung der Micellarreihen in Stärkekörnern und verdickten Zellmembranen etc. bedingen. Damit soll natürlich nicht in Abrede gestellt sein, dass der Parallelismus zwischen den später auftretenden Einzelwänden und den Trajectorien wesentlich zur Verdeutlichung des Bildes beiträgt; mit andern Worten: dieser Parallelis-

¹⁾ Arbeit. des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd. S. 46 u. 185.

mus erhöht den Effect, auf den es hier ankommt, aber er ist nicht die Bedingung desselben.

Gerade die Markstrahlen, welche mit zu den deutlichsten und instructivsten Trajectorienbildungen gehören, liefern ein vortreffliches Beispiel für die Richtigkeit dieser Auffassung. Es sei $abcd$ in der schon oben citirten Fig. 4 auf Taf. II eine Zelle des Markstrahlenmeristems, ab die Xylem-, cd die Rindenseite derselben. Die Seitenwände sind absichtlich beliebig schief angenommen. Dann rücken die Punkte c und d , wie wir gesehen haben, in Folge der Thätigkeit des Verdickungsringes auf den durch punktirte Linien bezeichneten Wegen nach aussen, und nur wenig verschieden davon ist die Richtung, in welcher die ursprünglichen Wände ac und bd in spätern Stadien verlängert erscheinen. Um diese Verlängerungen mit annähernder Genauigkeit zu construiren, hat man nur nöthig, die Formveränderungen unserer Meristemzelle für eine grössere Anzahl von Stufen anzugeben und auf jeder Stufe einen innern Theil der Zelle in den unveränderlichen Dauerzustand übergehen zu lassen (die Fortsetzung auf der Aussenseite mag der Vereinfachung wegen vernachlässigt werden). Und um die seitlichen Wände dieses fixirten Theils thatsächlich vor jeder Verschiebung zu schützen, kann man sich einen beliebigen Wandbildungsprocess in den Nachbarzellen oder im Markstrahl selbst hinzudenken, wie er in der Figur durch das rechtwinklige Gitterwerk veranschaulicht ist. Die neu auftretenden Zellwände haben also für unsere Betrachtung bloss den Zweck, die seitlichen Grenzlinien des Markstrahls in derjenigen Lage festzuhalten, in welcher der Übergang zum Dauergewebe stattgefunden; ihre Richtung ist völlig irrelevant. Betreffend die weitere Durchführung der Construction verweise ich auf die Figur, zu deren Erklärung ich bloss noch beifüge, dass die successiven Lagen der Wand cd mit c_1d_1 , c_2d_2 , c_3d_3 ... und die fixirten Zuwachse des Dauerzustandes der Reihe nach mit $1, 2, 3$... bezeichnet sind, wobei übrigens die pericline Grenzlinie nach Form und Neigung beliebig gezogen werden kann. Das Übrige ist aus den gezeichneten Linien zu ersehen. Als resultirende Grenzstände des Markstrahls im Dauerzustande erhält man die gebrochenen Linien ac_5 und bd_5 , welche das ganze System der Geraden nach innen begrenzen; für unendlich viele Stufen gehen dieselben in Curven über, welche den punktirten

Trajectorien cc_5 und dd_5 rasch näher rücken. Die Mitte des Markstrahls fällt genau mit der vorgezeichneten Trajectorie zusammen.

Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass die Fortsetzung des Markstrahls nach aussen einzig und allein durch die radiale Verlängerung der gegebenen Meristemzelle und die damit verbundene fortschreitende Differenzirung auf ihrer Innenseite bedingt wird. Ob sich diese Zelle im Verlaufe des Wachstumsprocesses irgendwie theilt oder in unserer Vorstellung etwa bloss nach Art der Diatomeen eine allmählig vorrückende wachstumsfähige Zone besitzt, aus welcher nach innen der Dauerzustand hervorgeht, das hat auf die Richtung des resultirenden Markstrahls keinen Einfluss. Es kommt überhaupt nicht darauf an, ob das kleine Flächenelement $abcd$ in Fig. 4 als Zelle oder Zellgruppe, oder als homogene Substanz gedacht wird, sondern bloss darauf, dass diesem Flächenelement das vorausgesetzte Wachstumsstreben zukommt, und dass die daraus hervorgehenden Dauerprodukte in derjenigen Lage fixirt bleiben, die sie während der Bildung eingenommen.

Dieselbe Betrachtungsweise lässt sich bei andauerndem Wachstum in einer Richtung überall anwenden. Wächst z. B. eine beliebige Gewebezelle vorherrschend in der Längsrichtung, und sind die entstehenden Dauerproducte von gleicher Beschaffenheit und überdies von den benachbarten deutlich verschieden, so bilden sich nothwendig längsverlaufende Reihen oder Stränge. Man denke z. B. an die Entwicklung der porösen Gefässe, der Siebröhren, der gegliederten Milchsaftgefässe u. s. w., sowie überhaupt an die Längsreihen im Mark- und Rindenparenchym oder in beliebigen andern Geweben mit intercalarem Wachstum. Und wenn das fragliche Gewebe zugleich eine quer gestellte Wachstumszone besitzt oder überhaupt quer verlaufende Schichten unterscheiden lässt, so bilden natürlich die Längsreihen rechtwinklige Trajectorien zu diesen Schichten. Aus demselben Grunde ordnen sich die Korkzellen in Folge der radialen Streckung ihrer Mutterzellen in gleich gerichtete Reihen, welche die Schichten des Korkes, wo solche vorhanden sind, ungefähr rechtwinklig schneiden, und ähnliche Beispiele liefern auch die innern Rindenzellen vieler Wurzeln, die Meristemreihen von *Dracaena* etc. Dabei ist wohl zu beachten, dass in manchen hierher gehörigen Fällen sowohl die ursprünglichen wie die neu auftretenden Wände schief zur herrschenden

Wachstumsrichtung gestellt sind, die Reihenbildung aber dessenungeachtet stets deutlich hervortritt.

5.

Zum Schlusse glaube ich einige der hierher gehörigen Fälle, insbesondere die auf Taf. II dargestellten mikroskopischen Objecte noch speciell besprechen zu sollen. In Fig. II der genannten Tafel ist die schematisirte Querschnittsansicht eines Lindenzweiges wiedergegeben, um den Verlauf der Markstrahlen in der peripherischen Jahresschicht zu veranschaulichen. Die Neigungswinkel sind nach einer mit der Camera aufgenommenen Originalskizze mit möglichster Genauigkeit, jedoch nur für eine bestimmte Anzahl von Punkten und unter Vernachlässigung etwaiger schwacher Krümmungen eingetragen. Die Symmetrieaxe der Spannungen trifft die Umrisslinie in a ; sie fällt also annähernd (aber nicht genau) mit dem Orte des stärksten Wachstums zusammen. Die Ablenkung der Markstrahlen von der orthogonalen Richtung nimmt nach beiden Seiten bis zu den mit m bezeichneten Punkten zu und jenseits dieser Punkte wieder ab, um in b und c auf Null herunterzusinken. Das Maximum der Ablenkung beträgt auf der linken Seite $= 21^\circ$ (die Neigung zur Umrisslinie also $= 69^\circ$), auf der rechten Seite dagegen nur $= 12^\circ$ (Neigung zur Umrisslinie $= 78^\circ$). Dergleichen Differenzen sind in der Natur etwas Gewöhnliches, wenn sie auch nicht immer diesen auffallenden Grad erreichen; sie haben ihren Grund darin, dass die Rindenhälften rechts und links von der Axe ungleiche Zugkräfte entwickeln, was gewöhnlich schon durch die ungleiche Mächtigkeit angedeutet ist. Auf den nächst innern Jahrring scheinen diese Verschiebungsvorgänge ohne Einfluss geblieben zu sein.

Ein erheblich complicirteres Beispiel abgelenkter Markstrahlen ist in Fig. 8 auf Taf. II abgebildet. Die Figur stellt einen Stammquerschnitt von *Passerina filiformis* dar. Die vier äussern Jahrringe sind mit den Ziffern 1, 2, 3, 4 bezeichnet; in jedem Jahrring steht die zugehörige Ziffer in der Nähe der Symmetrieaxe. Die Ablenkungen der Markstrahlen innerhalb einer Jahresschicht sind normal; da jedoch die Maxima des Zuwachses nicht in denselben Radius fallen, sondern mehr oder weniger, für 2 und 3 beispielsweise um c. 90° gegen einander verschoben sind, so erscheinen die Markstrahlen an der Grenze der betreffenden Jahrringe ge-

brochen. Hiernach ist auch in diesem Falle die Richtung der Markstrahlen im einzelnen Jahrring nur abhängig von den Zugkräften, welche während seiner Entstehung wirksam waren; nachträgliche Verschiebungen lassen sich nicht constatiren.

Von Ablenkungen der Radialreihen bei elliptischer Form der Periclinen habe ich in Fig. 10 der nämlichen Tafel einen Querschnitt durch die jugendliche Blattscheide eines Rhizoms von *Convallaria majalis*, und zwar nur die Partie innerhalb des Gefäßbündelringes, dargestellt. Die Figur soll nicht das eigentliche Zellnetz, sondern bloss die schiefwinklige Kreuzung der Reihen als Folge der stärkern Spannung in den Scheiteln der Ellipsen veranschaulichen. Man begegnet übrigens ganz analogen Abweichungen auch bezüglich des Markstrahlenverlaufes in Stammorganen mit elliptischem Querschnitt. Nur kommt es hier öfter vor, dass der Zuwachs in der Richtung der kleinen Axe viel stärker ist, so dass die elliptische Querschnittsform des jungen Zweiges schon frühzeitig in die kreisförmige übergeht. In diesem Falle besitzt häufig der stärkere Zuwachs das Übergewicht über die stärkere Krümmung und verschiebt dementsprechend die Trajectorien nach der kleinen Axe zu.

Endlich ist in Fig. 11 noch ein Gewebe mit nicht geschlossener Umrisslinie, nämlich der Wurzelkörper von *Triticum repens* (mit Weglassung der Wurzelhaube) dargestellt, um die Ablenkung der Radialwände in der Epidermis zu veranschaulichen. Die verdickte Aussenwand nimmt hier offenbar am Scheitelwachstum nicht im gleichen Maasse activen Antheil, wie das übrige Gewebe; sie wird daher durch das Vorrücken des Urmeristems gespannt, und da sie nach unten zu stärker wird, so zieht sie die ursprünglich rechtwinkligen Wände nach rückwärts. Die Ablenkung erreicht ihr Maximum in *m*, wo sie c. 20° beträgt; von da an nimmt sie wieder ab und verschwindet allmählig. Dabei verdient noch der Umstand Beachtung, dass die intercalaren Wände, welche nachträglich in der Epidermis entstehen, den abgelenkten gewöhnlich parallel verlaufen, also schon im Moment der Entstehung schief gestellt sind.

Ähnliche Verschiebungen der Wandrichtungen und der trajectorischen Reihen durch den Zug gespannter Schichten kommen im Gewebe häufig vor. Die peripherischen Kappen der Wurzelhaube zeigen z. B. in vielen Fällen eine Annäherung der Anticlinen an

die Mediane, ebenso die Zellreihen der Ovula etc. Das Vorhandensein eines tangentialen Zuges ist allerdings bei manchen hierher gehörigen Geweben nicht constatirt, weil bis jetzt Niemand darauf geachtet hat; für die peripherischen Schichten der Wurzelhaube jedoch ist daran nicht zu zweifeln.

Was nun noch die nichtzelligen Gebilde betrifft, deren kleinste Theilchen ebenfalls trajectorische Curven beschreiben, so habe ich in Fig. 6 der Taf. II zwei einseitig verdickte Zellmembranen aus der Schutzscheide des Rhizoms von *Triticum repens*, in Fig. 7 eine mechanische Zelle aus der Granne von *Arrhenatherum elatius* dargestellt. Die Porenkanäle dieser Zellwände schneiden die Schichten ziemlich genau rechtwinklig. Bei der Durchmusterung zahlreicher Fälle habe ich indess eine Ablenkung nach dem Orte des stärksten Zuwachses hin wiederholt beobachtet. Dagegen bemerke ich ausdrücklich, dass extrem schiefwinklige Kreuzungen, wie man sie hin und wieder in den zur Veranschaulichung der Porenkanäle bestimmten Abbildungen dargestellt findet¹⁾, in Wirklichkeit niemals vorkommen.

Bezüglich der Risse in Stärkekörnern verweise ich auf die Darstellungen Nägeli's. Wie bekannt, verlaufen dieselben ziemlich genau rechtwinklig zur Schichtung. Um solche Risse hervorzurufen, lässt man die Körner am besten einige Zeit in Alcohol liegen und bringt sie nachher in Wasser oder in verdünntes Glycerin. Quellungsmittel, welche eine Structuränderung bewirken, sind weniger günstig. Um durch perspectivische Ansichten nicht irre geführt zu werden, ist es rathsam, nur solche Spalten zu beobachten, welche unter dem Mikroskop genau senkrecht stehen und demgemäss beim Wechsel der Einstellung keine Verschiebungen zeigen. An solchen Profilansichten feiner Rissflächen habe ich entweder keine oder doch nur sehr geringe Ablenkungen von der rechtwinkligen Schneidung beobachtet.

¹⁾ Vgl. z. B. Weiss, Anatomie der Pflanzen S. 30 Fig. 38.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—6 u. 8: Verschiedene Curvensysteme und ihre Trajectorien.

Fig. 1. Cardioiden, welche um 180° gegen einander gedreht erscheinen.

Fig. 2. Curven, welche an die Wandrichtungen in der Wurzelhaube erinnern; die Kappen Neil'sche Parabeln, ihre Trajectorien gewöhnliche Parabeln.

Fig. 3. Nichtconcentrische Kreise, die sich von innen in einem Punkte berühren, die Centren sämmtlich auf der Ordinatenaxe. Ihre Trajectorien sind ebenfalls Kreise, die den Berührungspunkt mit jenen gemein haben, deren Centren aber auf der Abscissenaxe liegen.

Fig. 4. Nichtconcentrische Kreise, die sich nirgends berühren; die Centren auf der Abscissenaxe. Die Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, welche sämmtlich durch die Punkte i und i' gehen und deren Centren auf der Ordinatenaxe liegen.

Fig. 5. Ähnliche und ähnlich gelegene Ellipsen, deren Axen sich verhalten wie $1:\sqrt{2}$. Die Trajectorien sind gewöhnliche Parabeln.

Fig. 6. Lemniscaten von der Form ∞ ; ihre Trajectorien ebenfalls Lemniscaten, aber um 45° gegen jene gedreht.

Fig. 7. Elastisches Band zur Erläuterung der Spannungen und ihrer Ausgleichung in den Tangentialreihen.

Fig. 8. Gewöhnliche Parabeln, welche an die Kappen der Wurzelhaube erinnern; die Trajectorien sind Curven, welche der Gleichung $y = e^{-\frac{1}{p}(x+c)}$ entsprechen.

Tafel II.

Fig. 1. Nichtconfocale Lemniscaten von der Form der getrennten Ovale; die Trajectorien sind ebenfalls nichtconfocale Lemniscaten, die aber nur aus einem Zweige bestehen und um 45° gegen jene gedreht sind. Die zusammengehörigen Curvenstücke sind mit den nämlichen Ziffern bezeichnet.

Fig. 2. Schematisirter Querschnitt durch einen Lindenzweig, um die Richtung ddr Markstrahlen im peripherischen Jahrring zu veranschaulichen.

Fig. 3, A. System concentrischer Schichten, welche durch einseitig gefördertes Dickenwachsthum in das nichtconcentrische System B übergehen, wobei die radialen Reihen zu orthogonalen Trajectorien werden.

Fig. 4. Construction zur Erläuterung der Reihenbildung für den Fall, dass die ursprünglichen Wände ac und bd einer Meristemzelle schief gegen die orthogonal-trajectorische Richtung gestellt sind.

Fig. 5. Construction, um das Zustandekommen eines Zuges nach der Symmetrieaxe durch einseitig gefördertes Wachsthum zu erklären.

Fig. 6. Zellen mit einseitiger Wandverdickung aus dem Rhizom von *Triticum repens*. Die Porenkanäle bilden orthogonale Trajectorien.

Fig. 7. Eine ähnlich verdickte Zelle aus der Granne von *Arrhenatherum elatius*.

Fig. 8. Querschnitt durch den Stamm von *Passerina filiformis*. Da die Maxima des Zuwachses in den successiven Jahrringen nicht in den gleichen Radius fallen, so erscheinen die Markstrahlen an der Grenze gebrochen.

Fig. 9. Querschnitt durch den Stamm von *Cytisus Laburnum*. Zeigt das Verhalten der Markstrahlen bei Überwallungen.

Fig. 10. Querschnitt durch die Blattscheide oberhalb der Rhizomspitze von *Convallaria majalis*, innerer Theil. Die Figur veranschaulicht die Ablenkung der Anticlinalen bei elliptischer Form der Periclinalen.

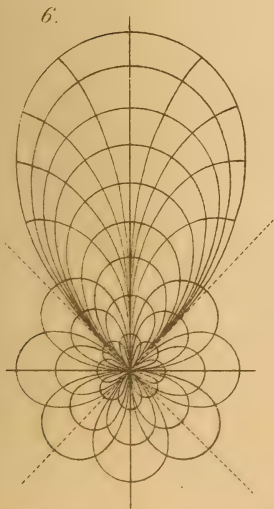
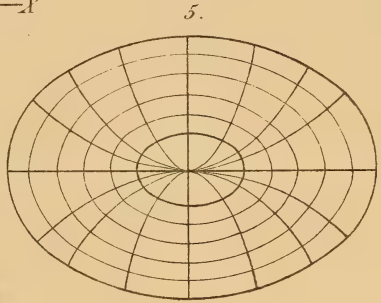
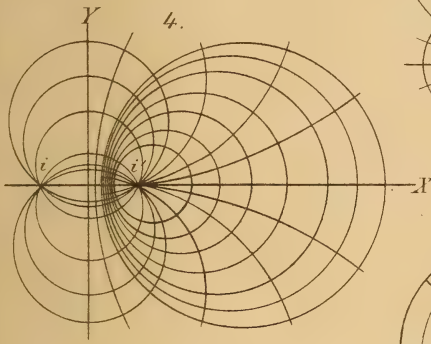
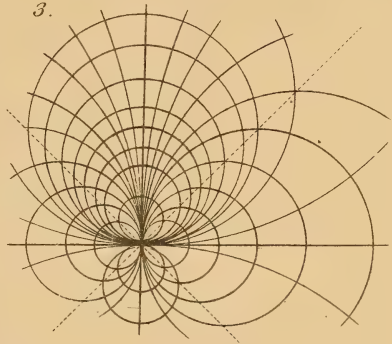
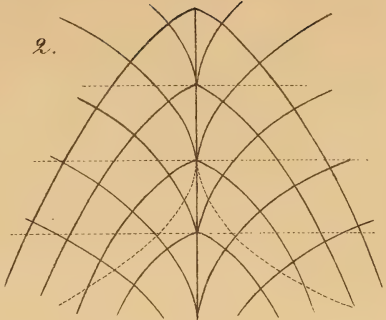
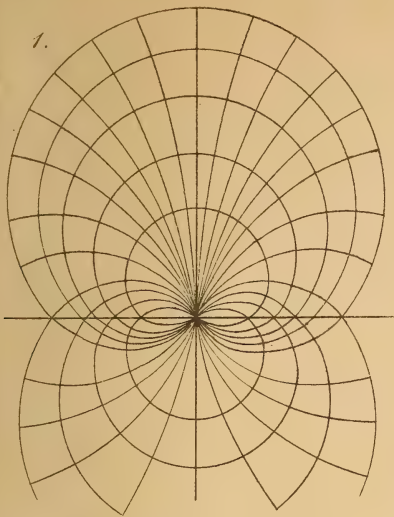
Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch den Wurzelkörper von *Triticum repens*. Zeigt die Ablenkung der radialen Wände in der Epidermis; Maximum der Ablenkung bei *m*.

Hr. Auwers legte folgende Mittheilung des Hrn. Professors H. C. Vogel in Potsdam vor.

Über eine einfache Methode zur Bestimmung der Brennpunkte und der Abweichungskreise eines Fernrohr-objectivs für Strahlen verschiedener Brechbarkeit.

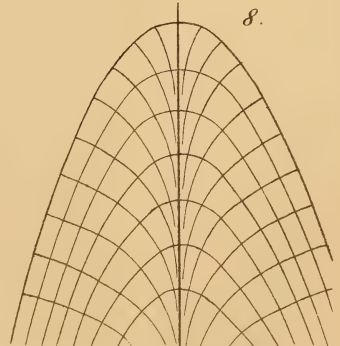
Stellt man das Ocular eines auf einen Stern gerichteten astronomischen Fernrohrs so ein, dass der Stern ein möglichst kleines Bild zeigt, und bringt hinter dem Ocular einen Prismensatz mit gerader Durchsicht an, so wird das Sternbild in ein Spectrum ausgezogen, welches durchaus nicht linear ist, sondern in den meisten Fällen eine Figur zeigen wird, ähnlich der in Fig. 1 der Tafel dargestellten. Nur die intensivsten Theile des Spectrums sind nahezu in eine Linie zusammengedrängt, während das Spectrum sich besonders nach dem blauen Ende stark verbreitert. Die Ursache dieser Erscheinung liegt in dem unvollkommenen Achromatismus des Objectivs.

Bei der Einstellung des Oculars kommen nur die Strahlen, welche den stärksten Eindruck auf das Auge machen (Roth, Gelb und Grün) und welche bei einem gut achromatisirten Objectiv sich



7.

A	
15	46r.
a	46r.
11	46r.
b	46r.
7	36r.
c	36r.
4	26r.
d	26r.
2	16r.
e	16r.
1	16r.
f	16r.



Schwenderer del.

C. F. Schmidt lith.

