

Ueber die Kontraktion der Wurzeln.

Von

Dr. Hugo de Vries.

Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dass der Wurzelhals krautiger Pflanzen im Boden versteckt liegt. Man kann sich von dieser Thatsache leicht, sowohl bei wildwachsenden als bei kultivirten Arten überzeugen, am bequemsten aber bei solchen perennirenden Gewächsen, welche nur eine Rosette von Wurzelblättern, und keinen oberirdischen Stengel tragen. Auch zweijährige Pflanzen eignen sich gut für diese Beobachtung. Denkt man über die Ursache dieser Erscheinung nach, so leuchtet bald ein, dass ohne besondere Vorrichtungen in den Wurzeln, die Lage des Wurzelhalses eine viel höhere sein müsste. Denn die Keimpflanzen breiten ihre Cotylen über der Erde aus, und die Plumula ragt also mehr oder weniger aus dem Boden hervor. Die Ansatzstellen der Cotylen und der aus der Knospe hervorgetriebenen Blätter liegen aber später im Boden versteckt, sie müssen also nachträglich in den Boden hineingeschoben sein. Da nun auf den Aeckern der Boden sich während des Sommers ganz bedeutend setzt, so würde der Wurzelhals immer mehr aus dem Boden hervortreten müssen, statt sich in diesen zu verstecken, wie solches auch wirklich bei einigen Pflanzen, z. B. den sogenannten aus der Erde wachsenden Rüben, der Fall ist. Bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen aber findet dieses nicht statt, hier muss also der Wurzelhals in irgend einer Weise in den Boden hineingezogen werden.

Dieses kann nun offenbar nur durch eine Verkürzung der Wurzeln verursacht werden, wie bereits von Fittmann,¹⁾ der zuerst auf diese Erscheinung aufmerksam machte, hervorgehoben wurde.

Es ist selbstverständlich, dass diese Verkürzung der Wurzeln für die Pflanzen von grossem biologischen Vortheil ist. Denn in mannigfacher Hinsicht bietet der Boden den in ihnen versteckten Knospen einen Schutz, sowohl im Sommer als zumal im Winter, wo die Bedeckung die Gefahr des Erfrierens in wirksamer Weise verringern muss. Dadurch erklärt es sich, dass die Erscheinung im Pflanzenreich so ganz allgemein vorkommt. Den besten Schutz bedürfen wohl jene Pflanzen, welche, wie die Iris-Arten, mit einem kriechenden, fleischigen Rhizom im Boden befestigt sind. Daher auch bei solchen Arten die Verkürzung der Wurzeln ganz allgemein vorkommt, wodurch einem Hervorragen des Wurzelstockes aus dem Boden vorgebeugt wird.

1) Flora 1819, Bd. II. S. 651.

Einer weiteren, mit den beschriebenen eng zusammenhängenden Erscheinung begegnen wir bei dem Studium der Verbreitung der Wurzeln und ihrer Zweige im Boden. Es ist durch Sachs' schöne Untersuchungen¹⁾ über das Wachsthum der Wurzeln bekannt, dass die äusserste Spitze der Wurzeln durch eine hinter ihr liegende wachsende Zone zwischen die Bodenpartikelchen mit grosser Kraft hineingeschoben wird. Die Spitze folgt dabei den Unebenheiten der Bodenpartikelchen, indem sie jedesmal in die weitesten und am wenigsten Widerstand leistenden Lücken gedrängt wird. Unter solchen Umständen müsste nun selbstverständlich der Verlauf zumal der Seitenwurzeln ein sehr geschlängeltes sein, und die Wurzeln selbst müssten lose zwischen den Bodentheilchen liegen. Die Beobachtung lehrt aber, dass dem nicht so ist. Die Nebenwurzeln sind eben so gut wie die Hauptwurzeln auf längeren Strecken fast grade und dabei meist straff gespannt. Dieses kann offenbar nur daher rühren, dass sie sich, nachdem sie ausgewachsen sind, und ihre Lage also der Hauptsache nach eingenommen haben, nachträglich so stark verkürzen, als es die Befestigung an den Bodentheilchen, und der Widerstand dieser erlaubt.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass sehr allgemein die ausgewachsenen Theile der Wurzeln das Vermögen besitzen müssen, sich mit bedeutender Kraft zu verkürzen. Dass eine solche Verkürzung nun wirklich stattfindet, habe ich in meinem II. und VII. Beitrage zur speziellen Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen für den Klee und die Rübe durch direkte Messungen bewiesen.²⁾ Es wurden an jungen Pflanzen je zwei Marken in bestimmter Entfernung auf die Hauptwurzel aufgetragen, und dann die Pflanzen, theils in Erde, theils als Wasserkultur während einiger Wochen weiter kultivirt. Nach Ablauf dieser Frist wurde die Entfernung der Marken wiederum gemessen, und es zeigte sich ausnahmslos eine grössere oder geringere Verkürzung. Diese Verkürzung betrug bei der Rübe in 2—3 Wochen bis 10 pCt., beim Klee dauerte der Versuch 1½ Monate, und wurde eine Verkürzung von 10—15 pCt., bisweilen sogar von 20—25 pCt. beobachtet.

Nachdem nun also die Verkürzung thatsächlich nachgewiesen, und ihre Bedeutung für die Oekonomie der Pflanzen erkannt worden war, schien es mir von Interesse die Ursache dieser Erscheinung kennen zu lernen. Es war zu erforschen in welchen Zellen und Gewebspartien der eigentliche Sitz der aktiven Kontraktion zu suchen sei, und in welcher Weise die Verkürzung bewirkt werde. Es fragte sich, ob diese Kontraktion auf derselben Ursache beruhe, wie die übrigen Kontraktionserscheinungen im Pflanzenreich, oder ob sie vielleicht eine grössere Uebereinstimmung mit der Zusammenziehung thierischer Organe, wie der Muskeln zeige? Endlich, da die Verkürzung eine bleibende, und eine im Laufe der Zeit sich häufende ist, dürfte eine Beziehung zwischen ihr und dem Wachsthum junger Organe als wahrscheinlich vermuthet werden; welcher Art diese Beziehung aber sein würde, konnte erst durch eine genauere Kenntniss der Erscheinung der Wurzelkontraktion ermittelt werden.

Um auf diese und ähnliche Fragen eine Antwort geben zu können, habe ich die Wurzelkontraktion näher untersucht, und die Thatsachen, welche ich dabei aufgefunden habe, sollen in den folgenden Abschnitten beschrieben werden. Am Schlusse werde ich es dann versuchen, aus diesen Thatsachen eine Antwort auf obige Fragen abzuleiten.

1) Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg Bd. I. S. 385.

2) Diese Jahrbücher, Jahrg. VI, 1877, S. 927—930 und Jahrg. VIII, 1879, S. 474—475. An ersterer Stelle ist auch die Literatur über diesen Gegenstand aufgeführt worden.

Abtheilung I.

Beobachtungen an frischen Wurzeln.

§ 1. Die Querrunzeln der Rinde.

Irmisch¹⁾ beobachtete, dass die Rinde älterer Wurzeln von *Pinellia* und *Lilium Martagon* deutliche Querrunzeln zeige, und dass man diese Runzeln nach dem Durchschneiden des Holzkörpers durch Ausziehen der Rinde zum Verschwinden bringen könne. Er folgerte daraus, dass jene Runzeln eine Folge der Verkürzung der Wurzeln seien. Solche Querrunzeln sind nun sehr allgemein verbreitet. Unter den Monocotylen beobachtete ich sie häufig und in der schönsten Weise an den Nebenwurzeln der Rhizome von *Iris*-Arten, z. B. bei *Iris pallida*. Eben so schön und konstant bei den aus den Zwiebeln der *Hyacinthe* hervorbrechenden Wurzeln, zumal wenn diese auf Wasser kultivirt werden. Ferner bei der *Tazette* (*Narcissus*) und der gewöhnlichen *Zwiebel* (*Allium Cepa*). Es ist, soweit ich gesehen habe, immer nur der obere, einige Centimeter lange Theil der Wurzeln, an dem die Oberfläche runzlig erscheint, die jüngeren Theile sind glatt.

In den letzten Tagen des Juli liess ich eine Anzahl von *Zwiebelgewächsen* ausgraben, um die Wurzeln auf Querrunzeln zu untersuchen. Es waren meist verblühte, theils sogar schon fruchtreife Exemplare. Ich beobachtete die Runzeln bei *Lilium martagon*, *Gladiolus communis*, *Narcissus poeticus*, *Allium Moly*; bei diesen Arten waren sie sehr schön entwickelt. Schwächer aber doch deutlich bei den meisten anderen untersuchten Arten, z. B. bei *Allium magicum* und *Muscari comosum*.

Unter den Dicotylen zeigen die zweijährigen Gewächse im Allgemeinen wohl die schönsten Runzeln des Wurzelkörpers. Ich beobachtete sie während des ersten Vegetationssommers bereits im Juli an *Carum carvi* und *Conium maculatum*, wo sie auf eine kurze Strecke in der Nähe des Wurzelhalses beschränkt waren. Im September sah ich sie an einjährigen Pflanzen von *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*, *Carum carvi*, *Cephalaria leucantha*, *Althaea rosea* und *Dipsacus fullonum*. Endlich im Sommer des zweiten Vegetationsjahres in sehr schöner Weise bei *Rumex acetosa*, *Heracleum pubescens*, *Pastinaca sativa*, der wilden Form des *Daucus carota*, und bei älteren Pflanzen von *Eryngium maritimum*.

In allen diesen Fällen war die obere Strecke in einer Länge von meist 2—3 *cm* am stärksten runzlig, dann nahmen die Runzelungen rasch nach unten an Zahl und Stärke ab, und in einer Entfernung von 10 *cm* oder wenig mehr war die Oberfläche meist nahezu ganz glatt.

Diese Beobachtungen lehren uns, dass die äussere Rindenschicht sich bei der Kontraktion passiv verhält; wie das von einer Korksicht auch nicht anders zu erwarten war.

Ogleich die Runzeln eine sehr natürliche Folge der Wurzelkontraktion sind, so scheinen sie doch keineswegs eine nothwendige Folge zu sein, wenigstens habe ich sie in vielen Fällen nicht auffinden können. Die Ausdehnung in querer

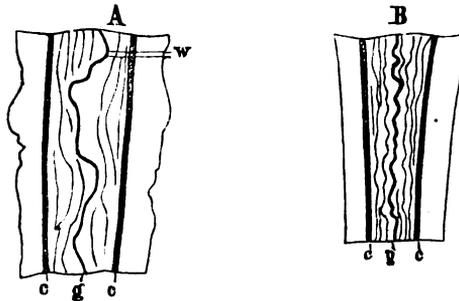
1) Th. Irmisch, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, 5. Abth. Ueber einige Aroideen. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle. XIII. 2. 1872. S. 11.

Richtung durch das Dickenwachsthum der Wurzeln mag wohl dazu beitragen, die Runzeln zu verwischen, denn dickere Wurzeln (wie z. B. Rüben) zeigen sie im Allgemeinen weniger wie dünnere.

§ 2. Der geschlängelte Verlauf der Holzgefäße.

Schneidet man den dickeren Theil kräftiger Wurzeln der Länge nach in zwei nahezu gleiche Hälften, so beobachtet man nicht selten schon mit dem unbewaffneten Auge, oder doch mit der Loupe, dass die Holzgefäße des centralen Theiles keineswegs gradlinig verlaufen, sondern mehr oder weniger wellenartig geschlängelt sind. Entspringen die Nebenwurzeln an der Hauptwurzel in zwei Reihen, so liegen die Ausbiegungen wesentlich nur in der Insertionsebene dieser Nebenwurzeln, und man muss den Schnitt also in dieser Ebene führen, um den Verlauf deutlich zu erkennen. Man sieht dann auf genau axilen Schnitten, wie die ältesten, centralen Gefäße häufig sehr stark hin- und hergebogen sind, bisweilen in wenigen grösseren, bisweilen in zahlreicheren kleineren Bögen. Den ersteren Fall bildet unsere Fig. 1. *A* in zweimaliger Vergrößerung

Fig. 1.



Längsschnitte durch den oberen Theil der Hauptwurzel junger Pflanzen. *A* *Dipsacus fullonum*. *B* *Cynara Scolymus*. *c* Cambium. *g* Holzgefäße; die inneren zeigen einen stark geschlängelten Verlauf.

für den oberen Theil der Hauptwurzel einer im Juli des ersten Sommers untersuchten Pflanze von *Dipsacus fullonum* ab; die Fig. *B* stellt den zweiten Fall für eine gleichaltrige Pflanze von *Cynara Scolymus* dar.

In Fig. 1 *A* erkennt man auch die Runzeln der Rinde im Durchschnitt, in der Wurzel, welcher die Fig. 1 *B* entnommen ist, war die Rinde glatt.

Die beiden Figuren zeigen ohne weiteres, dass die inneren ältesten Gefäße am stärksten gebogen sind, und die übrigen desto weniger, je mehr nach aussen sie liegen, je jünger sie also sind. Die allerjüngsten sind nahezu grade. Ich brauche wohl nicht darauf hinzuweisen, dass wegen der stetig fortdauernden Verkürzung selbstverständlich die Gefäße um so mehr gebogen sein müssen, je älter sie sind.

Bei *Dipsacus fullonum* und *Cynara Scolymus* beobachtete ich diese Erscheinung häufig und meist in starker Ausprägung; ebenso bei einjährigen Pflanzen von *Verbascum Thapsus*. Bei *Beta vulgaris saccharifera*, *Calendula officinalis*, *Papaver somniferum* u. A. sah ich die Erscheinung gleichfalls, aber die Biegungen waren viel schwächer.

Diese Beobachtungen lehren, dass die Holzgefäße sich bei der Kontraktion passiv verhalten, und vom kontraktilem Gewebe zusammengedrückt werden.

Eine Bestätigung dieser Folgerung liefern die Zuckerrüben, deren Wurzeln

fast gar keine Holzgefässe entwickeln¹⁾ und dennoch zu denjenigen gehören, welche sich am stärksten kontrahiren.

Es muss also das Wurzelparenchym der Sitz der Kontraktion sein, eine Folgerung, welche sich im nächsten Abschnitt direkt wird beweisen lassen. Ich hebe sie hier hervor, um darauf aufmerksam zu machen, dass hierdurch der längst bekannte aber nie erklärte Unterschied im anatomischen Bau des Holzes der Wurzeln krautiger Pflanzen, von dem Baue des Stengelholzes derselben Pflanzen eine biologische Erklärung findet. Denn wenn das Parenchym der Sitz der Kontraktion ist, und diese Kontraktion nur den Wurzeln und nicht dem Stengel eigen ist, so ist es selbstverständlich, dass in jener das Parenchym in viel höherem Maasse entwickelt sein wird als in dieser. Ebenso ist es erklärlich, dass in der Wurzel alle diejenigen Elemente, welche sich nicht bei der Kontraktion betheiligen können, wohl aber dieser grosse Widerstände entgegenzusetzen würden, so spärlich wie nur möglich ausgebildet sind. Es gilt dies vor Allem von den inhaltslosen Elementen mit verdickter oder sonst erhärteter Zellwand, also von den Holzgefässen, den Holz- und Bastfasern und der Korkrinde.

Ich darf diese Betrachtungen nicht schliessen, ohne darauf hinzuweisen, dass sie sich nur auf jüngere Wurzeln beziehen; den mehrjährigen Wurzeln, zumal denen der Holzgewächse, fehlt wohl immer das Vermögen der Kontraktion, und damit auch die erwähnte Eigenthümlichkeit im anatomischen Bau.

§ 3. Die Gewebespannung in den Wurzeln.

Wenn einzelne Gewebepartien sich activ kontrahiren, andere dabei passiv zusammengedrückt werden, so müssen selbstverständlich Spannungen im Gewebe entstehen. Diese Spannungen werden sich ausgleichen, wenn die einzelnen Gewebetheile von einander isolirt werden, und zu Verlängerungen und Verkürzungen der einzelnen Theile, oder bei weniger vollständiger Trennung zu Krümmungen Veranlassung geben.

Nach dem in § 1 und 2 Mitgetheilten darf man also bei der Isolirung der einzelnen Gewebepartien der Wurzeln solche Grössenveränderungen erwarten.

Es würde aber voreilig sein, die etwa beobachteten Grössenveränderungen ausschliesslich als Folgen der Spannungen zwischen Korkrinde und Holzgefässen einerseits und dem Parenchym andererseits betrachten zu wollen. Denn es ist selbstverständlich, dass auch in dem kontraktilen Parenchym selbst verschiedene Ursachen thätig sein können, welche solche Spannungen herbeiführen, oder ihre Intensität ändern können.

Es ist aber wichtig, die Spannungserscheinungen empirisch kennen zu lernen. Dabei ist vor Allem erforderlich, die Wurzeln und ihre Gewebetheile sowohl vor Aufnahme von Wasser, als auch vor Verlust von Wasser durch Verdunstung oder andere Ursachen möglichst zu schützen, da diese beiden Ursachen selbstverständlich selbst Grössenveränderungen verursachen könnten, welche die aus dem Aufheben der Spannung resultirenden verdecken und mehr oder weniger unkenntlich machen könnten. Um diesen Zweck zu erreichen, muss man die isolirten Theile sofort nach der Isolirung, in Luft liegend, untersuchen.

1) de Vries, Wachsthumsgeschichte der Zuckerrübe; diese Jahrbücher Jahrg. VIII, 1879. S. 469 u. ff.

Wir betrachten zunächst die Spannungen in axiler und nachher die in querer Richtung.

Trennt man die Rinde vom Holzkörper von mehrere Millimeter dicken Wurzeln einjähriger Pflanzen, so haben die beiden vorher gleich langen Theile ungleiche Länge; der Holzkörper ist jetzt kürzer als die Rinde. Der Unterschied ist allerdings nur gering, er betrug bei einem Anfangs 70 mm langen Wurzelstück von *Cynara Scolymus* 1 mm.

Auch im Holzkörper selbst sind die einzelnen Theile gegen einander gespannt. Ich isolirte, nachdem ich den Holzkörper aus einer kräftigen diesjährigen Hauptwurzel von *Cynara Scolymus* entrindet hatte, den centralen Theil von der Peripherie. Dazu wurde erst durch zwei parallele Schnitte eine axile Lamelle herausgeschnitten, und dann diese wieder durch zwei parallele Schnitte in drei Theile getrennt. Es entstanden so vier peripherische Streifen und ein centraler Theil. Die Länge des Ganzen war Anfangs nach der Entrindung 70,0 mm. Nach der Trennung war die mittlere Länge der vier peripherischen Theile 69,3 mm, die Länge des Centrums 72,0 mm. Es hatten sich also die ersteren um 0,7 mm verkürzt, der letztere um 2 mm verlängert.

In derselben Weise wurde der Holzkörper einer zweiten Hauptwurzel von *Cynara Scolymus* behandelt.

Länge des Ganzen	46,3 mm.
Mittlere Länge der peripherischen Theile	45,9 „
Länge des isolirten Centrums	48,0 „
Verkürzung der Peripherie	0,4 „
Verlängerung des Centrums	1,7 „

Man sieht hieraus, dass die centralen Theile im Verbande zusammengedrückt, die peripherischen Theile aber ausgedehnt sind. Dieses entspricht dem anatomischen Befunde, welcher lehrt, dass das Centrum weitaus reicher an Holzgefäßen ist, als die Peripherie, wozu noch kommt, dass die Gefäße im Centrum selbstverständlich älter, und also mehr zusammengedrückt sind.

Die relativen Längenänderungen lassen sich in sehr schöner Weise an axilen Lamellen erkennen. Isolirt man einen etwa $\frac{1}{2}$ mm dicken, die Achse der Wurzel in sich aufnehmenden Längsschnitt mittelst des Rasirmessers, nachdem man vorher durch zwei scharfe Querschnitte ein etwa 1 cm langes Stück herausgeschnitten hat, so sieht man, dass der obere und untere Rand des so isolirten Schnittes keineswegs mehr grade, sondern in eigenthümlicher Weise gekrümmt sind. Figur 2 A bildet diese Krümmung für eine solche Lamelle aus einer

Fig. 2.



Längsschnitt aus einer Hauptwurzel einer diesjährigen Pflanze von *Dipsacus fullonum*. c Cambium; h Holz; r Rinde. Die obere und untere Kante waren vor der Isolirung grade. A frisch, B nach 15 Minuten in Wasser. (Vergl. für B. § 7 S. 59.)

Wurzel von *Dipsacus fullonum* ab. Man sieht, dass in der Höhe des Cambiums die Krümmungen beiderseits gegen die Mitte convex, im Holze aber gegen die Mitte concav sind. Mit anderen Worten, es hat sich das Cambium und das benachbarte Gewebe verkürzt, während die Rinde und das Holz sich ausgedehnt haben.

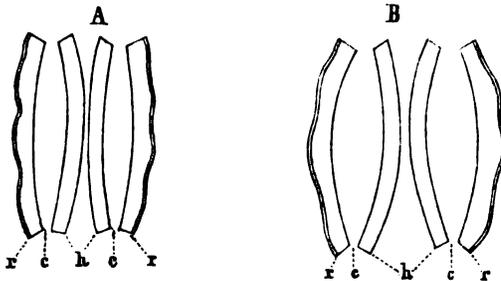
Aus diesen Messungen folgt, dass, wenn man eine ganze Wurzel oder auch nur einen entrindeten Holzkörper durch zwei axile Kreuzschnitte in je vier Streifen spaltet, diese Streifen sich krümmen müssen. Und zwar muss die Krümmung in beiden Fällen eine entgegengesetzte sein.

Ich spaltete eine etwa 6 mm dicke Hauptwurzel einer diesjährigen Pflanze von *Carum carvi* in der angegebenen Weise in vier Theile, sie krümmten sich mit der Innenseite concav.

Aus [einer kräftigen Wurzel von *Dipsacus fullonum* wurde der Holzkörper in einer Länge von etwa 2 cm isolirt und in vier Theile gespalten; die Theile blieben an einem Ende mit einander in Verbindung. Sie bogen sich nach aussen concav und entfernten dadurch ihre freien Enden um etwa 6 mm von einander. Denselben Versuch stellte ich mit demselben Erfolge an einer Wurzel von *Cynara Scolymus* an.

Die beschriebenen Krümmungen bei der Isolirung von Gewebestreifen sind am deutlichsten, wenn man axile Längsschnitte durch drei Schnitte derart in vier Theile trennt, dass der eine Schnitt die Lamelle in zwei gleiche Hälften spaltet, die beiden anderen aber durch das Cambium geführt werden. Fig. 3 A

Fig. 3.



Längsschnitt aus einer Hauptwurzel einer diesjährigen Pflanze von *Dipsacus fullonum* in der Achse und im Cambium der Länge nach durchschnitten, c, r und h wie in Fig. 2. A frisch, B nach 15 Minuten in Wasser. (Vergl. für B § 7 S. 60.)

stellt diese Erscheinung dar, wie ich sie an einer axilen Lamelle einer kräftig sich verkürzenden Wurzel von *Dipsacus fullonum* beobachtete. Die beiden Rindenstreifen sind mit der Rinde convex und mit dem cambialen Gewebe concav gekrümmt; in den beiden Holzstreifen nimmt ebenfalls das jugendliche Gewebe die concave Seite ein, während das ältere gefässreichere centrale Holz die convexe Seite darstellt.

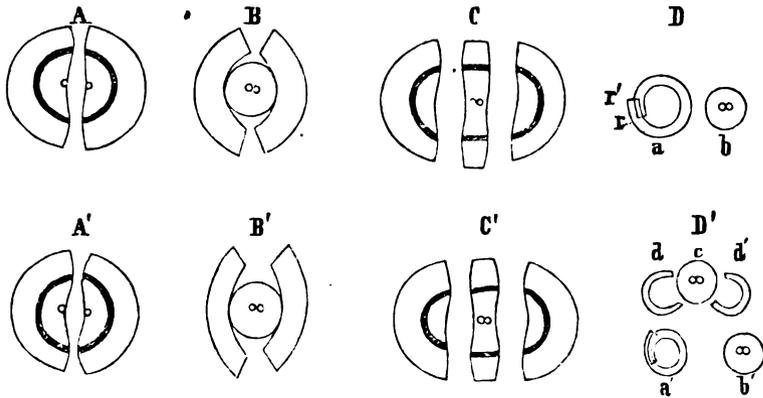
Das Gesamtergebnis aus allen diesen Beobachtungen ist:

1. Die jüngsten, cambialen Gewebepartien verkürzen sich bei der Isolirung am kräftigsten.
2. Die äusserste Rinde und das centrale Holz verlängern sich bei der Isolirung am meisten.
3. In den zwischenliegenden Geweben geht die Verkürzung ganz allmählig in die Verlängerung über.
4. In den lebenden Wurzeln sind also die jüngsten aus dem Cambium hervorgegangenen Theile passiv gedehnt, die ältesten (centrales Holz und äussere Rinde) passiv zusammengedrückt.

Betrachten wir jetzt die Erscheinungen der Gewebespannung in der queren Richtung. Die Figuren 4 A bis D stellen die wichtigsten Fälle bildlich dar, wie ich sie an einer sehr kräftigen Hauptwurzel einer diesjährigen, mehrblättrigen

Pflanze von *Dipsacus fullonum* in den regnerischen Tagen des Juli 1879 beobachtete. Die $\frac{1}{2}$ —1 mm dicken Scheiben wurden sofort auf Glasplatten gelegt, zerschnitten und ohne Benetzung sofort bei schwacher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 4.



A—D Querscheiben aus einer diesjährigen Hauptwurzel von *Dipsacus fullonum*, in verschiedener Weise in einzelne Theile gespalten. Auf Glas liegend, sogleich nach der Isolirung abgebildet. A durch einen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften getrennt. B durch einen Kreisschnitt ist das Holz aus der Rinde isolirt; letztere durch Längsschnitte in zwei gleiche Hälften gespalten. C durch zwei parallele Schnitte in drei Theile getrennt. D nach Entfernung der Rinde ist der peripherische Theil (a) des Holzes durch einen Kreisschnitt vom centralen (b) getrennt, und dann ersterer bei r durchschnitten; die beiden jetzt freien Enden schoben sich sofort über einander (r und r'). A', B', C', D' dieselben Präparate nach 15 Minuten in Wasser, vergl. § 6 S. 56.

Die graden Schnitte wurden mit dem Rasirmesser gemacht, die Kreisschnitte mit einem Korkbohrer. Betrachten wir jetzt die in den einzelnen Fällen erhaltenen Resultate der Reihe nach.

Fig. 4 A zeigt uns den einfachsten Fall, wo die Scheibe durch einen Schnitt in zwei Hälften gespaltet worden ist. Die Schnittländer biegen sich sofort, die Mitte wird concav, im Cambium wird der Rand beiderseits convex, und die Rinde erscheint wie eingezogen. Ueber die absoluten Grössenänderungen erlaubt diese Methode der Beobachtung kein Urtheil zu fällen, aber sie lehrt, dass das cambiale Gewebe sich relativ ausgedehnt hat, während das centrale Holz und die äussere Rinde sich relativ verkleinert haben. Dasselbe zeigt in noch schlagenderer Weise die Figur 4 C, für welche die Scheibe durch zwei parallele Schnitte in drei annähernd gleiche Theile gespalten wurde. Die beiden seitlichen Theile verhalten sich wie die Hälften der Scheibe A, der mittlere Streifen zeigt die relative Ausdehnung der dem Cambium benachbarten jüngeren Theile und die relative Zusammenziehung des Holzes und der Rinde in äusserst schöner Weise.

In der in Figur 4 B abgebildeten Scheibe wurde das Holz durch einen Kreisschnitt von der Rinde getrennt und dann letztere in zwei Hälften gespalten. Sofort verminderten diese ihre Krümmung, und zeigten dadurch eine relative Ausdehnung der inneren Theile, eine relative Zusammenziehung der äusseren Partien an.

Um zu erfahren, welche Spannungen im Holze selbst vorhanden sind, wurde die Rinde entfernt und dann aus der übrig gebliebenen Holzscheibe mittelst eines Korkbohrers der centrale Theil isolirt (Fig. 4 D b). Der äussere Ring wurde nun an einer Stelle (D a bei r') geöffnet, die beiden freien Enden

schoben sich sofort übereinander (r und r') und zeigten dadurch an, dass die äussere Zone sich im Verhältniss zur inneren Zone des Ringes bedeutend vergrösserte.

Isolirt man aus einer Wurzel den Holzkörper, und spaltet diese durch einen axilen Schnitt in zwei Hälften, so klafft die Wunde, während die Ränder des Schnittes sich noch berühren. Spaltet man den isolirten Holzkörper durch zwei parallele Schnitte, so klaffen beide Wunden in derselben Weise. Ich beobachtete dieses bei *Dipsacus fullonum* und *Cynara Scolymus*; es war übrigens aus den in Fig. 4 A und C abgebildeten Erscheinungen vorherzusehen.

Das Resultat dieser Beobachtungen ist folgendes:

1. Die jüngsten, cambialen Gewebepartien dehnen sich in querer Richtung bei der Isolirung relativ am kräftigsten aus.
2. Die äusserste Rinde und das centrale Holz ziehen sich in querer Richtung bei der Isolirung relativ am stärksten zusammen.
3. Die dazwischen liegenden Gewebe bilden allmälige Uebergänge.
4. In den lebenden Wurzeln sind also die jüngsten cambialen Theile in querer Richtung relativ zusammengepresst, das centrale Holz und die Rinde relativ gedehnt.

Vergleicht man jetzt diese Resultate mit den früher für die Längsspannung erhaltenen, so ergibt sich ein genau entgegengesetztes Verhalten, wie ja aus dem Gleichbleiben des Volumens der einzelnen Theile bei der Isolirung zu erwarten war.

Wir finden:

1. Die jüngsten cambialen Gewebepartien verkürzen sich bei der Isolirung in der Längsrichtung und dehnen sich dabei in der Querrichtung aus.
2. Die älteren Theile (Holz und Rinde) verlängern sich in der Längsrichtung und ziehen sich in der Querrichtung zusammen.
3. In der lebenden Wurzel sind also die jüngsten Theile der Länge nach gedehnt und der Quere nach zusammengedrückt; die älteren Theile dagegen in der Längsrichtung zusammengedrückt und in der Querrichtung gedehnt.

Abtheilung II.

Die Veränderungen der Wurzeln bei Aufnahme von Wasser.

§ 4. Methode der Versuche.

Bevor ich zu der Beschreibung der einzelnen Versuche übergehe, will ich einiges über die Anordnung der Versuche im Allgemeinen mittheilen. Ich fasse dabei hauptsächlich diejenigen Versuche in's Auge, durch welche es galt, die Frage zu entscheiden, ob die Wurzeln bereits durch eine einfache Aufnahme von Wasser eine Verkürzung erleiden würden. Es musste dabei also die Länge der frischen Wurzel mit der Länge desselben Abschnittes nach kürzerem oder längerem Aufenthalte in Wasser verglichen werden.

Die Methode der Messungen war im Allgemeinen dieselbe, welche auch bei dem Studium der Längenänderungen wachsender Organe durch das Wachstum, durch Turgoränderungen u. s. w. benutzt wird. Es wurden auf jede zu untersuchende Wurzel, nachdem sie gut gereinigt und von Nebenwurzeln befreit war, zwei oder mehrere Marken mit Tusche in bestimmter Entfernung aufgetragen.

Man lässt die Marken einen Augenblick trocknen, nachher ertragen sie ohne Schaden einen mehrtägigen Aufenthalt unter Wasser. Ich mache die obere (dem Wurzelhalse zugekehrte) Seite der Marke stets sorgfältig grade und scharf, und lege den Maassstab immer an dieser Seite an. Die Dicke der Marke so wie die Form der unteren Seite ist dann ziemlich gleichgültig. Dieses Verfahren scheint mir zweckmässiger als das Auftragen sehr feiner Marken, deren Mitte dann als die markirte Stelle gilt. Auch sind dickere Marken, zumal wenn die Entfernung mehrere Centimeter beträgt, aus vielen Rücksichten bequemer als dünnere.

Um die Marken aufzutragen, benutze ich eine Korkplatte, auf deren einer Längshälfte eine andere Korkplatte befestigt ist; letztere hat ungetähr die Dicke der zu verwendenden Wurzeln. Die Wurzel wird nun gegen den Rand der oberen Platte angelegt und mit Nadeln, welche dicht neben der Wurzel in die untere Platte gesteckt werden, befestigt und nöthigenfalls angedrückt. Ich lege dann einen in Millimeter eingetheilten Maassstab auf die obere Korkplatte der Art gegen die Wurzel, dass die Enden der auf der schiefen Kante liegenden Millimeterstriche die Wurzeloberfläche berühren. Es ist dann leicht, mittelst eines Pinsels die Marken so auf der Wurzel zu ziehen, dass ihre Vorderseite genau in der Verlängerung der Theilstriche fällt. Die Entfernung der Marken ist je nach der Stärke der Wurzel und nach dem Zweck des Versuchs eine verschiedene. Die so markirten Wurzeln werden zur Messung während oder am Ende der Versuche in derselben Weise auf die Korkplatte befestigt und der Maassstab in derselben Weise angelegt; man kann dann ohne Mühe Zehntel-Millimeter durch Schätzung ablesen.

Die Wahl des Versuchsmaterials spielt eine sehr wichtige Rolle, denn da die Verkürzungen, wie man im nächsten Paragraphen sehen wird, immer nur wenige Procente betragen, ist es sehr wesentlich, solche Wurzeln zu wählen, welche sich am kräftigsten verkürzen. Die Erfahrung hat mich gelehrt, dass man solche mit dem besten Erfolg unter den diesjährigen Exemplaren zwei- oder mehrjähriger Gewächse sucht; viele unter ihnen zeigen im Juli sehr kräftige Verkürzungen, auch bei kurzem Aufenthalt im Wasser.

Ganz besonders empfehle ich diesjährige Pflanzen der Weberkarde (*Dipsacus fullonum*), des gemeinen Kümmels (*Carum carvi*) und der Artischoke (*Cynara Scolymus*), welche ich zu weitaus den meisten Versuchen abwechselnd benutzte. Die Pflanzen waren in einem fruchtbaren Gartenboden kräftig gewachsen, ihre Hauptwurzeln waren meist 5–10 *mm* dick, und die Zahl ihrer erwachsenen Blätter war bei den Artischocken meist 3–5, bei den beiden anderen etwa 8–10. Gewöhnlich eignete sich ein etwa 10 *cm* langer Theil der Hauptwurzel dieser Pflanzen für die Versuche.

Die Vorbereitung der Wurzeln für den Versuch erfordert eine besondere Beachtung. Es ist selbstverständlich, dass, wenn man den Einfluss der Aufnahme von Wasser durch die frischen Wurzeln studiren will, diese während der Vorbereitung weder Wasser verlieren, noch welches aufnehmen dürfen. Die Wurzeln müssen aber in Wasser gewaschen werden, um sie zu reinigen, dieses muss nun offenbar sehr rasch geschehen und die Wurzeln müssen gleich nachher gut abgetrocknet werden. Trägt man die ausgegrabenen Wurzeln aus dem Garten in's Laboratorium, so ist es wichtig, schon im Garten die Blätter abzuschneiden, da diese sonst aus den Wurzeln Wasser an sich ziehen, wie das zumal bei trockenem Wetter der Fall sein wird. Dass diese beiden

Fehlerquellen messbare Fehler herbeiführen können, wird sich aus einigen der unten zu beschreibenden Versuche deutlich ergeben.

Wenn man die Wurzeln während des Versuches längere Zeit in Wasser aufbewahrt, so setzt man sich der Gefahr aus, dass der Zutritt des Sauerstoffes ein ungenügender wird. Um dieser Gefahr möglichst vorzubeugen, habe ich in den meisten Versuchen die Wurzeln in flache Schälchen gebracht, und nur soviel Wasser aufgegossen, dass sie grade davon bedeckt waren; ich liess dann die Schälchen selbst unbedeckt. Wo die Umstände es nicht erlaubten, solche Schälchen anzuwenden, und ich statt deren Cylindergläser benutzte, fingen die Wurzeln oft schon am zweiten Tage an abzusterben, und dürfte der Versuch gewöhnlich also nur 24 Stunden dauern. Wie wir später sehen werden, verlängern sich die Wurzeln beim Tode; sterben also einige oder mehrere Zellen, so wird dadurch die Verkürzung des Ganzen verringert oder gar aufgehoben werden.

Einige Versuche wurden in dem heissen Juli von 1878, andere während der regnerischen Tage des Juli 1879 gemacht; zu beiden Zeiten zeigten sich die Pflanzen für meine Zwecke sehr geeignet.

§ 5. Verkürzung der Wurzeln durch Wasseraufnahme.

Die Einsicht in die Mechanik der Wurzelkontraktion beruht wesentlich auf dem Nachweise der Thatsache, dass die Wurzeln sich durch Aufnahme von Wasser verkürzen. Ich habe daher diesem Gegenstande eine lange Reihe von Versuchen gewidmet, welche ausnahmslos zu demselben Resultate führten. In den meisten Versuchen wurde durch zwei Marken eine gewisse Strecke abgegrenzt und deren Verkürzung nach einiger Zeit gemessen, in anderen wurde diese Strecke noch durch weitere Marken in Partialzonen vertheilt, um ein Urtheil über die Vertheilung der Kontraktion über das untersuchte Wurzelstück zu gewinnen. In vielen Versuchen wurden die Wurzelstücke von allen anhängenden Theilen befreit und in Wasser aufbewahrt; in anderen wurden die ganzen aus der Erde genommenen Pflanzen mit möglichst geringer Verletzung als Wasserkulturen aufgestellt. Ich führe jetzt die einzelnen Versuche der Reihe nach an.

I.

Lappa tomentosa.

Kräftige, diesjährige Pflanzen mit je 3—4 Blättern, Hauptwurzeln schön, ohne Runzelungen, über eine mehr als 10 cm lange Strecke fast gleich dick. Es wurden sieben Hauptwurzeln gleichzeitig untersucht, die Pflanzen wurden in Cylindergläsern als Wasserkulturen aufgestellt. Juli 1878. Die Zahlen in der Tabelle sind Millimeter.

	Nummer des Exemplars						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Dicke des Wurzelhalses	6	6	4	3,5	4	4	3
Anfängliche Länge	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0
Länge nach 24 Stunden	78,7	96,0	95,7	97,2	97,3	98,0	77,0
Länge nach 2 mal 24 Stunden	76,0	92,1	92,6	95,7	93,2	93,3	75,8
Verkürzung in 24 Stunden	1,3	4,0	4,3	2,8	2,7	2,0	3,0
Verkürzung in den folgenden 3 mal 24 St. .	2,7	3,9	3,1	1,5	4,1	4,7	1,2
Totale Verkürzung	4,0	7,9	7,4	4,3	6,8	6,7	4,2

Alle Wurzeln verkürzten sich sehr bedeutend; die Kontraktion war am ersten Tage grösser als an jedem der drei folgenden Tage.

II.

Taraxacum officinale.

Junge Pflanzen mit ziemlich dünner Wurzel und wenigblättriger Rosette wurden aus dem Boden gehoben und nachdem die Marken aufgetragen waren, als Wasserkulturen aufgestellt. Juli 1879.

Die Zahlen in der Tabelle sind Millimeter.

	Nummer des Exemplars				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Dicke des Wurzelhalses	6	5	3	2,5	2,5
Anfängliche Länge	80,0	80,0	100,0	60,0	50,0
Länge nach 24 Stunden	78,1	78,2	96,0	59,0	48,7
Länge nach 3mal 24 Stunden	75,6	77,0	94,6	57,5	48,2
Verkürzung in 24 Stunden	1,9	1,8	4,0	1,0	1,3
Verkürzung in den folgenden 3mal 24 Stunden	2,5	1,2	1,4	1,5	0,5
Totale Verkürzung	4,4	3,0	5,4	2,5	1,8

Bedeutende Verkürzung aller Wurzeln, am ersten Tage mehr als an jedem der drei folgenden.

III.

Trifolium pratense.

Diesjährige Pflanzen, an denen die kleinen Sprosse noch kaum zwischen den Stipulae der Wurzelblätter hervortraten. Nach der Markierung als Wasserkultur aufgestellt. Juli 1878.

	Nr. des Exemplars	
	I.	II.
Dicke der Wurzel	3,5 mm,	4 mm.
Anfängliche Länge	50,0 "	50,0 "
Länge nach 24 Stunden	49,4 "	49,5 "
Länge nach 4mal 24 Stunden	49,2 "	49,2 "
Verkürzung in 24 Stunden	0,6 "	0,5 "
Verkürzung in den folgenden 3mal 24 Stunden	0,2 "	0,3 "
Totale Verkürzung	0,8 "	0,8 "

Verkürzung nicht sehr ansehnlich, anfangs rascher als später.

IV.

Medicago sativa.

Kräftige diesjährige Pflanzen wurden aus dem Garten genommen und nach der Markierung als Wasserkultur aufgestellt. An Nr. 1 wurde eine Hauptwurzel, an Nr. 2 eine Nebenwurzel untersucht. Juli 1878.

	Nr. des Exemplars	
	I.	II.
Dicke der Wurzel	5 mm,	1 mm.
Anfängliche Länge	50,0 "	30,0 "
Länge nach 24 Stunden	49,6 "	29,6 "
Verkürzung	0,4 "	0,4 "

V.

Dipsacus sylvestris.

Pflanzen des ersten Jahres mit je 10—12 Blättern; sie wurden als Wasserkultur aufgestellt. An Nr. 1 wurde eine Hauptwurzel, an Nr. 2 eine Nebenwurzel markirt. Juli 1878.

	Nr. des Exemplars	
	I.	II.
Dicke der Wurzel	8 mm,	1,5 mm.
Anfängliche Länge	100,0 „	50,0 „
Länge nach 24 Stunden	97,3 „	48,5 „
Länge nach 3mal 24 Stunden	96,0 „	48,4 „
Verkürzung in 24 Stunden	2,7 „	1,5 „
Verkürzung während der folgenden 24 Stunden	1,3 „	1,6 „
Totale Verkürzung	4,0 „	1,6 „

Sowohl die Hauptwurzel als die Nebenwurzel verkürzten sich im Wasser; beide anfangs stärker als später.

VI.

Brassica Napus.

Eine sehr junge Pflanze, deren beide Cotylen noch saftig und grün waren und welche ausser diesen nur vier Blätter trug. Sie wurde als Wasserkultur untersucht. Juli 1878.

Dicke des hypocotylen Gliedes	2,3 mm
Anfängliche Länge	40,0 „
Länge nach 20 Stunden	39,0 „
Länge nach 4 Tagen	38,0 „
Verkürzung in den ersten 20 Stunden	1,0 „
Totale Verkürzung	2,0 „

Man sieht, dass die Kontraktion der Wurzeln bereits in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung anfängt.

VII.

Carum carvi.

Kräftige diesjährige Exemplare mit je 5—12 Blättern, deren Wurzel in der oberen Strecke bereits deutliche Querrunzeln zeigte. Sie wurden nach dem Auftragen der Marken als Wasserkultur aufgestellt; die erste Messung fand zwei Stunden nach der Markirung statt. Juli 1878.

Die Zahlen in der Tabelle sind Millimeter.

	Nummer des Exemplars						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Dicke der Wurzel	7	7	6	5	3,5	4	6
Anfängliche Länge	90,0	100,0	50,0	100,0	100,0	70,0	100,0
Länge nach 2 Stunden	89,0	100,0	49,5	100,0	99,1	70,0	98,6
Länge nach 21 Stunden	86,3	98,0	47,5	99,0	97,1	67,5	95,5
Länge nach 4mal 24 Stunden	85,0	96,2	—	94,7	94,0	64,7	94,0
Verkürzung in den ersten 2 Stunden	1,0	0,0	0,5	0,0	0,9	0,0	1,4
Verkürzung in den folgenden 19 Stunden	2,7	2,0	2,0	1,0	2,0	2,5	3,1
Verkürzung in den folgenden 3 Tagen	1,3	1,8	—	4,3	3,1	2,8	1,5
Totale Verkürzung	5,0	5,8	2,5	5,3	6,0	5,3	6,0

Berechnet man aus diesen Daten die mittleren stündlichen Verkürzungen für die verschiedenen Zeiträume, so erhält man folgende in Zehntel-Millimeter ausgedrückten Verkürzungen.

Nr. des Exemplars.	Stündliche Verkürzung in den		
	ersten 2 Stunden;	folgenden 19 Stunden;	folgenden 3 Tagen.
I.	5,0	1,4	0,2
II.	0,0	1,0	0,3
III.	2,5	1,0	—
IV.	0,0	0,5	0,6
V.	4,5	1,0	0,4
VI.	0,0	1,4	0,4
VII.	7,0	1,7	0,2

Man sieht, dass die Intensität der Verkürzung von Anfang an stetig abnimmt. Die Exemplare II, IV und VI machen von dieser Regel insofern eine Ausnahme, als sie in den zwei ersten Stunden keine messbare Verkürzung zeigten.

VIII.

Carum carvi.

Pflanzen von demselben Alter wie in dem vorigen Versuch; die Blätter und Nebenwurzeln wurden aber abgeschnitten und die zu untersuchenden Wurzelstücke in einer flachen Glasschale in einer niedrigen Wasserschicht untergetaucht aufbewahrt. Juli 1878.

Die Zahlen in der Tabelle sind Millimeter.

	Nummer des Exemplars						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Dicke der Wurzel	4	8	3,5	4	4	4	4
Anfängliche Länge	100,0	60,0	100,0	100,0	100,0	80,0	50,0
Länge nach 2 Stunden	99,0	60,0	98,7	99,2	99,3	79,3	49,8
Länge nach 24 Stunden	97,9	59,4	96,7	98,1	97,1	78,1	49,0
Länge nach 3 Tagen	97,5	58,8	94,9	97,2	—	77,3	49,0
Verkürzung in den ersten 2 Stunden . . .	1,0	0,0	1,3	0,8	0,7	0,7	0,2
Verkürzung in den folgenden 22 Stunden .	1,1	0,6	2,0	1,1	2,2	1,2	0,8
Verkürzung in den letzten 2 Tagen . . .	0,4	0,6	1,8	0,9	—	0,8	0,0
Totale Verkürzung	2,5	1,2	5,1	2,8	2,9	2,7	1,0

Rechnet man diese Zahlen auf mittlere stündliche Verkürzungen um, und drückt man diese in Zehntel-Millimeter aus, so erhält man folgende Uebersicht:

Nr. des Exemplars.	Stündliche Verkürzung in den		
	ersten 2 St.;	folgenden 22 St.;	folgenden 2 Tagen.
I.	5,0	0,5	0,08
II.	0,0	0,3	0,13
III.	6,5	0,9	0,4
IV.	4,0	0,5	0,2
V.	3,5	1,0	—
VI.	3,5	0,5	0,16
VII.	1,0	0,35	0,0

Man sieht, dass die Intensität der Verkürzung, genau wie im vorigen Versuch von Anfang an rasch und stetig abnimmt. Nur in einem Exemplar war die Verkürzung nach zwei Stunden nicht merkbar.

IX.

Cynara scolymus.

Hauptwurzeln kräftiger diesjähriger Pflanzen wurden von allem Anhang und von den Blättern befreit und theils in flachen Schälchen (I, II, III) liegend, theils in einem niedrigen weiten Cylinderglase (IV) stehend untersucht. Juli 1879. Die Zahlen der Tabelle sind Millimeter.

	. Nummer des Exemplars			
	I.	II.	III.	IV.
Dicke der Wurzel	6	7	7	6
Anfängliche Länge	80,0	100,0	80,0	80,0
Länge nach 24 Stunden	79,3	98,7	79,4	78,3
Länge nach 2 mal 24 Stunden	78,5	98,2	79,2	78,1
Länge nach 5 mal 24 Stunden	—	—	—	77,4
Verkürzung in den ersten 24 Stunden	0,7	1,3	0,6	0,7
Verkürzung in den folgenden 24 Stunden	0,8	0,5	0,2	0,2
Verkürzung in den folgenden 3 mal 24 Stunden	—	—	—	0,7
Totale Verkürzung	1,5	1,8	0,8	2,6

Verkürzung in allen deutlich, anfangs meist stärker als nachher.

X.

Dipsacus fullonum.

Kräftige diesjährige Hauptwurzeln wurden nach Entfernung der Blätter und der Nebenwurzeln in einer flachen Schale in wenig Wasser untersucht. Juli 1879.

	Nummer des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Dicke der Wurzel	9 mm,	9 mm,	8 mm
Anfängliche Länge	100,0 „	70,0 „	80,0 „
Länge nach 24 Stunden	98,4 „	69,1 „	78,5 „
Länge nach 2 mal 24 Stunden	98,1 „	68,5 „	78,5 „
Verkürzung in den ersten 24 Stunden	1,6 „	0,9 „	1,5 „
Verkürzung in den folgenden 24 Stunden	0,3 „	0,6 „	0,0 „
Totale Verkürzung	1,9 „	1,5 „	1,5 „

Verkürzung anfangs rascher als später. Bei einer vierten Wurzel betrug die Verkürzung auf 80,0 mm in 18 Stunden 2,0 mm.

XI.

Beta vulgaris saccharifera.

Sehr starke diesjährige Pflanzen mit zahlreichen Blättern und einer 2,5 bis 3 cm dicken Rübe wurden von allem Anhang befreit und im nahezu cylindrischen Theil der Wurzel, unterhalb der jungen Rübe markirt. Juli 1879.

	Nummer des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Anfängliche Länge	100,0 mm,	100,0 mm,	100,0 mm.
Länge nach 24 Stunden	98,0 „	98,1 „	99,3 „
Länge nach 2 mal 24 Stunden	98,2 „	97,2 „	98,6 „
Verkürzung in den ersten 24 Stunden	0,2 „	0,9 „	0,7 „
Verkürzung in den folgenden 24 Stunden	0,6 „	0,9 „	0,7 „
Totale Verkürzung	0,8 „	1,8 „	1,4 „

XII.

Polygonum aviculare.

Von einer Pflanze mit einem aufsteigenden und mehreren liegenden Stengeln wurde die Hauptwurzel abgeschnitten und in einem Cylinderglase mit Wasser untersucht. Juli 1879.

Dicke der Wurzel	2 mm,
Anfängliche Länge	90,0 "
Länge nach 2 mal 24 Stunden	89,8 "
Länge nach 5 mal 24 Stunden	89,1 "
Verkürzung in den ersten 2 mal 24 Stunden	0,2 "
Verkürzung in den folgenden 3 mal 24 Stunden	0,7 "
Totale Verkürzung	0,9 "

XIII.

Plantago lanceolata.

Diesjährige mehrblättrige Pflanze. Hauptwurzel ohne Blätter und Seitenwurzeln in einem Cylinderglase mit Wasser untersucht. Juli 1879.

Dicke der Wurzel	2 mm,
Anfängliche Länge	40,0 "
Länge nach 24 Stunden	39,9 "
Länge nach 2 mal 24 Stunden	39,5 "
Verkürzung am ersten Tage	0,1 "
Verkürzung am zweiten Tage	0,4 "
Totale Verkürzung	0,5 "

XIV.

Calendula officinalis.

Junge Saatpflanzen, deren Stengel wenige Centimeter hoch war; die Hauptwurzel in einem Cylinderglase unter Wasser untersucht. Juli 1879.

	Nr. des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Dicke der Wurzel	4 mm,	4 mm,	4 mm,
Anfängliche Länge	100,0 "	100,0 "	150,0 "
Länge nach 24 Stunden	99,6 "	99,7 "	149,4 "
Verkürzung	0,4 "	0,3 "	0,6 "

XV.

Verbascum thapsus.

Diesjährige Pflanzen mit einer reichblättrigen Rosette von Wurzelblättern. Die isolirten Hauptwurzeln in einem Cylinderglas unter Wasser. Juli 1879.

	Nr. des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Dicke der Wurzel	3 mm,	3 mm,	5 mm,
Anfängliche Länge	100,0 "	100,0 "	70,0 "
Länge nach 24 Stunden	99,8 "	99,4 "	68,8 "
Verkürzung	0,2 "	0,6 "	1,2 "

XVI.

Mellilotus coerulea.

Blühende Pflanze, 2 bis 3 Monate alt. Hauptwurzel nach dem Abschneiden des Stengels im Cylinderglase mit Wasser. Juli 1879.

Dicke der Wurzel	5 mm,
Anfängliche Länge	100,0 "
Länge nach 24 Stunden	99,3 "
Verkürzung	0,7 "

XVII.

Malva rotundifolia.

10—15 cm hohe, verzweigte diesjährige Pflanzen. Hauptwurzeln isolirt und im Cylinderglase unter Wasser gebracht. Juli 1879.

	Nr. des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Dicke der Wurzel	7 mm,	3 mm,	4 mm,
Anfängliche Länge	100,0 „	100,0 „	70,0 „
Länge nach 24 Stunden	99,5 „	99,2 „	69,6 „
Verkürzung	0,5 „	0,8 „	0,4 „

XVIII.

Papaver somniferum.

Isolirte Hauptwurzeln von nahezu blühenden Pflanzen. Juli 1879. Im Cylinderglase.

	Nr. des Exemplars.			
	I.	II.	III.	IV.
Dicke der Wurzel	14 mm,	10 mm,	7 mm,	6 mm,
Anfängliche Länge	70,0 „	80,0 „	50,0 „	40,0 „
Länge nach 24 Stunden	69,3 „	79,3 „	49,7 „	39,7 „
Verkürzung	0,7 „	0,7 „	0,3 „	0,3 „

XIX.

Hyacinthus orientalis.

Wurzeln einer blühenden auf Wasser kultivirten Hyacinthen-Zwiebel wurden im Februar 1879 abgeschnitten, markirt und in einer flachen Schale in Wasser bei 20 bis 25° C. aufbewahrt.

	Nr. des Exemplars.			
	I.	II.	III.	IV.
Anfängliche Länge	50,0 mm,	50,0 mm,	30,0 mm,	40,0 mm,
Länge nach 2 Tagen	48,6 „	28,4 „	29,0 „	29,3 „
Länge nach 6 Tagen	47,8 „	47,7 „	28,1 „	29,0 „
Verkürzung in der ersten 2 Tagen	1,4 „	1,6 „	1,0 „	0,7 „
Verkürzung in den folgenden 4 Tagen	0,8 „	0,7 „	0,9 „	0,3 „
Totale Verkürzung	2,2 „	2,3 „	1,9 „	1,0 „

XX.

Carum carvi.

In allen bisherigen Versuchen war jedesmal nur eine Strecke durch zwei Marken abgegrenzt und untersucht. In diesem und den beiden folgenden Versuchen habe ich die Wurzeln durch zahlreiche Marken in eine grössere Zahl von Partialzonen getheilt, um ein Urtheil über die Vertheilung der Kontraktion über die Wurzeln zu gewinnen.

Es wurden diesjährige Pflanzen von *Carum carvi* mit 10—12 Blättern ausgegraben und als Wasserkulturen aufgestellt. Der Versuch dauerte 2 mal 24 Stunden, die Länge aller Partialzonen war anfangs 10,0 mm. Ich gebe für jede Wurzel zunächst die direkt gemessenen Entfernungen der einzelnen Marken von der obersten Marke, dann die daraus berechneten Verkürzungen der einzelnen Partialzonen. Zunächst für zwei 4 resp. 5 mm dicke, anfangs 100,0 mm lange und in 10 Partialzonen eingetheilte Wurzeln.

	I.		II.	
	Entfernung der Marken.	Verkürzung.	Entfernung der Marken.	Verkürzung.
Obere Zone	9,5	0,5	9,8	0,2
Zweite "	19,1	0,4	19,6	0,2
Dritte "	28,6	0,5	22,5	0,3
Vierte "	38,2	0,4	39,0	0,3
Fünfte "	47,2	0,8	48,7	0,3
Sechste "	57,2	0,2	58,2	0,5
Siebente "	66,8	0,4	67,8	0,4
Achte "	76,2	0,6	77,3	0,5
Neunte "	86,1	0,1	87,2	0,1
Zehnte "	95,9	0,2	96,6	0,6

Ferner für drei in 5 Partialzonen von je 10 mm eingetheilte Wurzeln, deren Dicke 5, 4 und 4 mm betrug.

	I.		II.		III.	
	Entfernung der Marken.	Verkürzung.	Entfernung der Marken.	Verkürzung.	Entfernung der Marken.	Verkürzung.
Obere Zone	10,0	0,0	10,0	0,0	10,0	0,0
Zweite "	19,3	0,7	19,6	0,4	19,7	0,3
Dritte "	29,2	0,1	29,5	0,1	29,4	0,3
Vierte "	39,0	0,2	39,2	0,3	39,1	0,3
Fünfte "	48,4	0,6	48,7	0,5	48,7	0,4

Die Versuche zeigen, dass häufig die oberste Zone sich nicht an der Kontraktion beteiligt. Ferner dass die Kontraktion über die einzelnen Zonen oft sehr ungleichmässig vertheilt ist, was wohl darin seinen Grund haben mag, dass der Widerstand, den die passiven Elemente ausüben, je nach den Biegungen, welche diese bereits erlitten haben, eine sehr verschiedene sein wird (vergl. § 1 und 2). Berechnet man die Verkürzungen auf grössere Partialzonen, z. B. auf solche von 20 mm Länge, so verschwinden diese Unregelmässigkeiten, wie zu erwarten, mehr oder weniger. Eine stetige Aenderung der Intensität der Kontraktion nach oben oder nach unten ist nicht zu bemerken.

XXI.

Dipsacus sylvestris.

Hauptwurzel einer kräftigen diesjährigen 10blättrigen Pflanze in 10 Partialzonen von je 10 mm eingetheilt, die Pflanze dann als Wasserkultur aufgestellt und nach 2 Tagen gemessen. Dicke der Wurzel 8 mm. Juli 1878.

	Entfernung der Zonen.	Verkürzung der Zonen.	Auf Zonen von 20 mm berechnet.
Obere Zone	10,0	0,0	
Zweite "	19,5	0,5	0,5
Dritte "	29,1	0,4	
Vierte "	38,8	0,3	0,7
Fünfte "	48,7	0,1	
Sechste "	58,3	0,4	0,5
Siebente "	68,0	0,3	
Achte "	77,8	0,2	0,5
Neunte "	87,4	0,4	
Zehnte "	97,3	0,1	0,5

XXII.

Lappa tomentosa.

Kräftige einjährige Pflanze mit vier erwachsenen Blättern und 6 mm dicker Hauptwurzel. Partialzonen von 10,0 mm. Pflanze als Wasserkultur aufgestellt, nach 20 Stunden gemessen.

	Entfernung der Marken.	Verkürzung der Zonen.
Obere Zone	9,9	0,1
Zweite "	19,7	0,2
Dritte "	29,3	0,4
Vierte "	38,8	0,5
Fünfte "	48,3	0,5
Sechste "	57,9	0,4
Siebente "	67,4	0,5
Achte "	77,0	0,4
Neunte "	86,3	0,7
Zehnte "	96,0	0,3

XXIII.

Dipsacus sylvestris.

Die bisher untersuchten Pflanzen waren immer nur wenige Monate alt; sie wurden sämmtlich im ersten Vegetations-Sommer untersucht. Ich habe zum Schlusse von zwei Pflanzen Wurzeln des zweiten Jahres untersucht, um zu erfahren, ob auch diese sich im Wasser kontrahiren.

Zunächst drei isolirte Hauptwurzeln von nahezu blühenden Pflanzen von *Dipsacus sylvestris*; sie lagen in einer flachen Glasschale in Wasser, Juli 1879.

	Nr. des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Dicke der Wurzel	12 mm,	15 mm,	12 mm,
Anfängliche Länge	100,0 "	100,0 "	100,0 "
Länge nach 24 Stunden	100,0 "	100,0 "	100,3 "
Länge nach 2 mal 24 Stunden	100,0 "	100,0 "	100,2 "

Also in zwei Exemplaren keine Veränderung, in dem dritten eine geringe Zunahme der Länge.

XXIV.

Carum carvi.

Zwei Hauptwurzeln von blühenden Pflanzen des zweiten Jahres, isolirt und in Glasschalen in Wasser untersucht. Juli 1879.

	Nr. des Exemplars.	
	I.	II.
Dicke der Wurzel	11 mm,	6 mm,
Anfängliche Länge	100,0 "	100,0 "
Länge nach 24 Stunden	100,0 "	100,0 "
Länge nach 2 mal 24 Stunden	100,3 "	100,2 "

Also anfangs keine Veränderung und dann eine geringe Verlängerung.

Fassen wir zum Schlusse aus allen diesen Versuchen die Resultate zusammen:

1. Junge Wurzeln kontrahiren sich ganz allgemein, wenn sie mit der Pflanze oder ohne dieselbe in Wasser gelegt werden. Sowohl Hauptwurzeln als Nebenwurzeln, sowohl Dicotylen als Monocotylen zeigen diese Erscheinung.
2. Aeltere (über ein Jahr alte) Wurzeln kontrahiren sich, in Wasser liegend, nicht mehr.
3. Sämmtliche Zonen der Wurzel (mit Ausnahme der noch in die Länge wachsenden und benachbarten Theile der Wurzelspitzen) betheiligen sich in annähernd gleichem Maasse an der Kontraktion (bisweilen mit Ausnahme der obersten 1 cm langen Zone).

4. Die Grösse der Verkürzung schwankt je nach den Arten und je nach der Dauer des Versuches; sie beträgt gewöhnlich nur wenige Procente der ganzen Länge.
5. Die Verkürzung ist in den ersten Stunden am ausgiebigsten und nimmt dann allmähig an Intensität ab.

§ 6. Dickenänderung der Wurzeln bei der Aufnahme von Wasser.

Wenn die Wurzeln sich durch Aufnahme von Wasser verkürzen, so müssen sie dabei offenbar an Dicke zunehmen. Die folgenden Versuche bestätigen die Richtigkeit dieser Folgerung.

Sehr zweckmässig schienen mir die dicken fleischigen Wurzeln der Zuckerrübe zu sein, da bei ihnen am wahrscheinlichsten eine direkte Messung der Verdickung durch einfaches Anlegen des Maasstabes gelingen würde. Ich habe daher an zwei der in Versuch XI des vorigen Paragraphen beschriebenen Wurzeln (I und II) die Dickenänderung gleichzeitig mit der Längenänderung gemessen. Die Rübe wurde dazu in ihrem dicksten Theile quer durchgeschnitten und durch ein mit Tusche aufgetragenes Kreuz zwei, auf einander senkrechte Richtungen (*a* und *b*) auf dieser Schnittfläche angegeben. Die Messungen wurden durch Anlegen des Maasstabes in diesen beiden Richtungen ausgeführt.

	I.		II.	
	<i>a.</i>	<i>b.</i>	<i>a.</i>	<i>b.</i>
Dicke beim Anfang	24 mm	23 mm	29 mm	28 mm
Dicke nach 24 Stunden	25,5 „	24 „	30,5 „	29,5 „
Dicke nach 2mal 24 Stunden	26 „	24 „	31,5 „	29,5 „

Obgleich die Messung nicht bis auf Zehntel-Millimeter durchgeführt werden konnte, so ist eine Zunahme der Dicke doch über alle Zweifel erhoben.

Da es an dünneren Wurzeln nach einigen Vorversuchen nicht möglich war, eine Dickenänderung der ganzen in Wasser liegenden Wurzel ausser Zweifel zu stellen, so habe ich einen anderen Weg eingeschlagen, der in sehr bequemer Weise zum Ziel führte. Es wurden dazu etwa $\frac{1}{4}$ mm dünne Längs- und Querschnitte aus der Wurzel geschnitten, diese sofort gemessen, dann in Wasser gelegt und hier nach kurzer Zeit wieder gemessen. Die Messung geschah unter dem Mikroskop bei 8maliger Vergrößerung. Dazu wurde die Länge jedesmal mittelst des Zeichenprisma auf Papier verzeichnet und sämtliche Längen erst nach Beendigung des ganzen Versuches durch Anlegen des Millimeterstabes gemessen.

Zuerst wurden Querschnitte der Untersuchung unterworfen. Ich benutzte nicht den ganzen Querschnitt, sondern nur einen mittleren Theil desselben, der durch zwei parallele Schnitte isolirt wurde. Es geschah dies, um etwaigen Krümmungen des Schnittes vorzubeugen. Die benutzten Querstreifen hatten also die Form des mittleren Streifens in Fig. 4 C auf S. 44.

In der folgenden Tabelle führe ich die Länge der Streifen im frischen Zustande, und nach einem Aufenthalt von 50—60 Minuten in Wasser auf, wie sie direkt an den Zeichnungen gemessen wurden. Um sie auf Millimeter zu reduzieren, müssen sie also noch durch 8 dividirt werden. Die letzte Spalte enthält die Differenzen, welche, wie leicht ersichtlich, sämtlich positiv waren. Die Wurzeln waren Hauptwurzeln diesjähriger Pflanzen; der Versuch wurde im Juli 1879 angestellt.

	Länge der Streifen		Differenz
	vor Anfang	am Ende	
<i>Cynara Scolymus</i>	53	55	2
<i>Carum carvi</i>	48	52	4
<i>Beta vulgaris</i>	100	106	6
<i>Conium maculatum</i>	80	87	7

Ferner wurden Längsschnitte von geringer Höhe (wenigen Millimetern) gemacht und in derselben Weise untersucht, nur dass hier die Breite des Schnittes gemessen wurde. Die Versuchsanordnung war in jeder Beziehung dieselbe wie in dem vorigen Versuche; ich gebe daher sogleich die Zahlen.

	Breite der Längsstreifen		Differenz
	vor Anfang	am Ende	
<i>Dipsacus fullonum</i>	64	72	8
<i>Cynara Scolymus</i>	66	69	3
<i>Carum carvi</i>	41	45	4
<i>Beta vulgaris</i>	90	93	3
<i>Conium maculatum</i>	88	95	7

Die Versuche zeigen, dass durch Liegen in Wasser das Wurzelgewebe sich in querer Richtung ausdehnt.

Es war nun weiter von Interesse zu erfahren, ob das Wurzelgewebe beim Liegen in Wasser an Volumen zunimmt. Es war dieses zwar von vornherein sehr wahrscheinlich, jedoch schien es mir dem Gange der empirischen Forschung entsprechend, auch diesen Punkt experimentell über allen Zweifel zu erheben.

Aus verschiedenen Gründen habe ich nicht die ganze Wurzel, sondern nur den Holzkörper zu diesem Versuche gewählt. Ich nahm ein kleines, nahezu cylindrisches Stück und spaltete hieraus eine dünne, die Achse in sich aufnehmende Lamelle. An dieser Lamelle konnte ich die Höhe und den Durchmesser des Cylinders messen, und diese beiden Grössen genügen bekanntlich zur Berechnung des Volumens.

Den Holzcyylinder entnahm ich einer kräftigen drei Monate alten Pflanze von *Dipsacus fullonum*. Die Messungen geschahen in folgender Weise. Sogleich nachdem die nahezu viereckige Lamelle aus dem Gewebe herausgeschnitten war, wurde bei 8maliger Vergrößerung die Länge der vier Seiten mit dem Zeichenprisma auf Papier gezeichnet. Dann wurde die Scheibe in Wasser gelegt und nach einer halben Stunde wurden die Längen der vier Seiten in derselben Weise fixirt. Die gezeichneten Linien hatten folgende Längen.

	Länge	Breite
Vor Anfang des Versuchs	a) 116 mm,	122 mm,
	b) 112 „	127 „
Im Mittel:	114 mm.	124,5 mm.
Nach einer halben Stunde	a) 108 mm,	127 mm,
	b) 102 „	136 „
	105 mm.	131,5 mm.

Es betrug also

die Verkürzung in der Längsrichtung 9 mm,

die Ausdehnung in der Querrichtung 7 mm.

Für das Volumen des Cylinders beim Anfang des Versuchs haben wir also $v = \pi r^2 h$, wo

$$r = \frac{1}{2} \times 124,5 \quad h = 114$$

$$\text{also } v = 1387,1.$$

Für das Volumen des Cylinders nach dem Aufenthalt in Wasser hätten wir $V = \pi R^2 H$, wo

$$R = \frac{1}{2} \times 131,5 \quad H = 105$$

$$\text{also } V = 1426,3.$$

Das Volumen vor und nach der Wasseraufnahme verhält sich also wie 4387,1 : 1426,3 oder wie 100 : 102,8. Die Vergrößerung des Volumens ist also unzweifelhaft, wenn auch nicht sehr gross.

Ich bemerke, dass die Verkürzung im Centrum geringer war als an den beiden Seiten, dass daher der obige Werth für das Volumen nach der Wasseraufnahme um etwas zu klein ist. Auch ist zu berücksichtigen, dass der Versuch nur eine halbe Stunde dauerte.

§ 7. Dimensionsänderungen der einzelnen Gewebepartien bei der Aufnahme von Wasser.

Wir haben bis jetzt immer die Wurzeln als Ganzes den Versuchen unterworfen, und wollen jetzt untersuchen, wie sich die verschiedenen Gewebepartien bei der Aufnahme des Wassers verhalten. Wir betrachten zunächst die Aenderungen in der Längsrichtung und dann die in der Breite.

Von zwei sich kräftig verkürzenden Hauptwurzeln von *Cynara Scolymus* wurden Rindenstreifen von 4—5 mm Breite vom Holzkörper isolirt, in der üblichen Weise mit Marken versehen und in Wasser gebracht.

	I.	II.
Entfernung der Marken beim Anfang des Versuchs	60,0 mm	60,0 mm
do. nach 2½ Stunden	59,0 "	59,3 "
do. nach 20 Stunden	58,7 "	58,8 "
Verkürzung in den ersten 2½ Stunden	1,0 "	0,7 "
Verkürzung in den folgenden 17½ Stunden	0,3 "	0,5 "
Totale Verkürzung	1,3 "	1,2 "

Die isolirte Rinde verkürzt sich also in derselben Weise wie die ganze Wurzel. Die Streifen krümmten sich mit der Innenseite concav, zum Beweise, dass die Verkürzung hauptsächlich ihren Sitz im jüngeren Gewebe hatte.

Ich isolirte aus drei kräftigen, jungen Hauptwurzeln von *Dipsacus fullonum* den Holzkörper in einer Länge von etwa 50—60 cm, zeichnete Marken auf ihre Oberfläche und legte sie in einer flachen Schale mit Wasser. Die Messungen ergaben folgendes.

	Nr. des Exemplars.		
	I.	II.	III.
Anfängliche Länge	50,0 mm,	50,0 mm,	40,0 mm,
Länge nach 6 Stunden	49,6 "	49,4 "	39,9 "
Länge nach 24 Stunden	49,5 "	49,3 "	39,7 "
Länge nach 48 Stunden	49,3 "	49,2 "	39,5 "
Verkürzung in den ersten 6 Stunden .	0,4 "	0,6 "	0,1 "
Verkürzung in den folgenden 18 Stunden	0,1 "	0,1 "	0,2 "
Verkürzung in den letzten 24 Stunden	0,2 "	0,1 "	0,2 "
Totale Verkürzung	0,7 "	0,8 "	0,5 "

Der isolirte Holzkörper verkürzt sich also in Wasser liegend in derselben Weise wie die ganze Wurzel.

Ein zweiter Versuch wurde mit isolirten Holzkörpern von *Carum carvi* gemacht; die Wurzeln waren Hauptwurzeln von kräftigen 2—3 Monate alten Pflanzen. Während des Versuchs lagen die Holzkörper in einer flachen Glasschale in Wasser.

Die Messungen ergaben folgende in Millimeter ausgedrückte Werthe.

	Nr. des Exemplars				
	I.	II.	III.	IV.	V.
Dicke des Holzkörpers	6	3,5	3	4	2
Anfängliche Länge	100,0	100,0	70,0	100,0	90,0
Länge nach 24 Stunden	99,5	99,6	69,0	99,0	89,6
Länge nach drei Tagen	99,1	99,4	69,0	98,7	—
Verkürzung in 24 Stunden	0,5	0,4	0,1	1,0	0,4
Verkürzung in drei Tagen	0,9	0,6	0,1	1,3	—

Dieser Versuch bestätigt also das an *Dipsacus* gewonnene Resultat.

Ich habe ferner den Holzkörper in peripherische Streifen und einen centralen Theil gespalten und untersucht, ob sich diese beiden in Wasser kontrahiren. Ich benutzte dazu die Streifen von *Cynara Scolymus*, deren Längenänderung beim Isoliren bereits in § 3 S. 42 beschrieben worden sind. Ich beobachtete bei ihnen, als sie in einer flachen Schale mit Wasser lagen, folgende Längenänderungen.

	I.		II.	
	Peripherie	Centrum	Peripherie	Centrum
Länge sofort nach dem Isoliren	69,3	72,0	45,9	48,0
Länge nach 2 Stunden	65,0	70,5	43,8	47,5
Länge nach 20 Stunden	64,4	70,0	43,5	47,5
Verkürzung in 2 Stunden	4,3	1,5	2,1	0,5
Verkürzung in den folgenden 18 St.	0,6	0,5	0,3	0,0
Totale Verkürzung	4,9	2,0	2,4	0,5

Sowohl die Peripherie des Holzkörpers als das Centrum verkürzen sich also in Wasser, die peripherischen Theile aber erheblich mehr als die centralen.

Die für die Peripherie angegebenen Zahlen sind Mittelzahlen aus den an den je vier Streifen gewonnenen Werthen.

Die Längenänderungen der einzelnen Gewebe bei der Aufnahme von Wasser lassen sich in sehr schöner Weise an kleinen axilen Längsschnitten bei schwacher Vergrößerung demonstrieren und messen. Ich habe dieses für einen Längsschnitt aus einer Wurzel von *Dipsacus fullonum* in Fig. 2B auf S. 42 abgebildet. Man erkennt aus den Biegungen der vor dem Isoliren graden, oberen und unteren Kante, dass die jüngsten, dem Cambium zunächst gelegenen Theile sich am stärksten kontrahirt haben, und dass die Rinde und das centrale Holz am wenigsten verkürzt sind. Bei *Cynara scolymus* habe ich in einem ähnlichen Versuche, wo die Veränderungen der Hauptsache nach dieselben waren, die Länge der einzelnen Gewebe gleich nach dem Isoliren und nach einem Aufenthalt von einer Stunde in Wasser gemessen. Es geschah dieses durch Zeichnen der Lamelle mit dem Zeichenprisma bei 22maliger Vergrößerung, und

nachherigem Ausmessen der Längen auf den Zeichnungen. Als Rinde ist die mittlere Zone zwischen dem Cambium und der Korksicht bezeichnet. Ich erhielt folgende Werthe für die einzelnen Dimensionen in den Zeichnungen:

	Länge sofort nach dem Isoliren.	Länge nach 1 St. in Wasser	Verkürzung.
Rinde der einen Seite	86 mm,	81 mm,	5 mm,
Cambium der einen Seite	84 „	76 „	8 „
Centrum	89 „	83 „	6 „
Cambium der anderen Seite	86 „	78 „	8 „
Rinde der anderen Seite	88 „	83 „	5 „

Die Zahlen zeigen, dass alle Theile sich verkürzen, die jüngsten aber am stärksten.

Die ungleich starken Kontraktionen, welche die einzelnen Gewebepartien bei der Wasseraufnahme erleiden, müssen bei der Wasseraufnahme der ganzen Wurzel zu Spannungen führen, resp. die bereits vorhandene Gewebespannung erhöhen. Die Natur dieser Spannungen erkennt man am deutlichsten, wenn das wasserreiche Wurzelgewebe in unvollständiger Weise der Länge nach in die einzelnen Theile zerlegt wird, oder wenn Längsstreifen aus der frischen Wurzel in Wasser gelegt werden. Wir wollen einige Versuche dieser Art beschreiben.

Ich spaltete den entrindeten Holzkörper einer Hauptwurzel von *Cynara Scolymus* und *Dipsacus fullonum* durch einen Kreuzschnitt in vier gleiche Theile; sie blieben am unteren Ende an einander befestigt. Sofort wichen die oberen Enden auseinander, und die Krümmungen nahmen noch beträchtlich zu als die Präparate während 24 Stunden in Wasser aufbewahrt wurden.

Aus dem entrindeten Holzkörper der Hauptwurzel von *Cynara Scolymus* und *Dipsacus fullonum* schnitt ich axile Längsschnitte von etwa 2 cm Länge. Die einen zerschnitt ich der Länge nach in zwei, die anderen in drei gleich breite Streifen; diese krümmten sich sofort bei der Isolirung in der früher (§ 3) beschriebenen Weise. Jetzt legte ich sie in Wasser. Hier nahmen die beim Isoliren entstandenen Krümmungen allmählich zu, indem die Streifen sich mit dem peripherischen Theile concav, mit dem centralen convex krümmten. Bei den in drei Theile zerschnittenen Lamellen blieb der mittlere nahezu grade.

Diese Erscheinungen sind in so vollständiger Uebereinstimmung mit dem Resultate des obigen Versuches über die Verkürzung der peripherischen und centralen Theile des Holzkörpers in Wasser, dass es überflüssig wäre, näher auf sie einzugehen.

Die in Fig. 3 A S. 43 abgebildeten Streifen von Holz und Rinde von *Dipsacus fullonum* habe ich sofort nach dem die Zeichnung fertig war in Wasser gebracht. Sie krümmten sich hier bedeutend stärker, und hatten nach einer halben Stunde die in Fig. 3 B dargestellten Formen angenommen. Man sieht, dass auch hier die cambialen Gewebe jedesmal die concave, die äussere Rinde und das centrale Holz dagegen die convexe Seite der Krümmungen einnehmen.

Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen folgt der wichtige Schluss, dass die Längsspannungen, welche durch Wasseraufnahme in dem Wurzelgewebe hervorgerufen werden, in jeder Hinsicht gleichsinnig sind mit den in der frischen Wurzel bereits vorhandenen Gewebespannungen. Was ihre Intensität anbetrifft, sind sie immer stärker. Ich komme hierauf bei der Besprechung der Querspannungen zurück.

Betrachten wir jetzt die Aenderungen der Breite der einzelnen Theile. Ich habe diese nur an dünnen Schnitten unter dem Mikroskop durch Aufnahme mit dem Zeichenprisma gemessen.

Ein Holzkörper von *Cynara Scolymus* wurde entrindet, zwei dünne Querscheiben mit dem Rasirmesser abgetragen, diese gezeichnet, und nach zwei Stunden in Wasser wieder gezeichnet; bei diesem letzten Zeichnen mussten sie durch einen starken Druck auf das Deckglas flach gemacht werden, da sie sich stark wellig gebogen hatten. Ich mass die Zeichnungen in zwei senkrecht aufeinander stehenden, an den Scheiben und den Zeichnungen leicht kenntlichen Richtungen und fand bei 22maliger Vergrößerung folgende Werthe:

	I.		II.	
	a.	b.	a.	b.
Am Anfang	100 mm,	84 mm,	95 mm,	81 mm,
Nach zweistündigem Aufenthalt in Wasser	103 „	90 „	103 „	94 „
Verlängerung des Diameters	3 „	6 „	8 „	13 „

Der Holzkörper dehnt sich also durch Wasseraufnahme in allen queren Richtungen aus.

Aus einer Querscheibe des frischen Holzkörpers von *Cynara scolymus* wurde durch zwei parallele Schnitte ein mittlerer Streifen isolirt und von dieser Scheibe die Breite des Centrums und der beiden Enden bei 22maliger Vergrößerung gezeichnet. Ich konnte dadurch die Ausdehnung des Centrums in radialer Richtung und die der Peripherie in tangentialer Richtung bestimmen. Ich fand an einem ersten Exemplar für die Breite des Streifens.

	Im Cambium.	In der Mitte.	Im Cambium.
Am Anfang	84 mm,	82 mm,	89 mm,
Nach ½ Stunde	100 „	85 „	103 „
Nach 2½ Stunden	103 „	89 „	100 „
Ausdehnung in ½ Stunde	16 „	3 „	14 „
Ausdehnung in den folgenden 1½ St.	3 „	4 „	7 „
Totale Ausdehnung	19 „	7 „	21 „

Die peripherischen Theile des Holzkörpers dehnen sich also stärker aus als die centralen.

Die mitgetheilten Versuche bezogen sich auf den isolirten Holzkörper. Ich habe in einigen weiteren Versuchen aus einer Querscheibe durch die ganze Wurzel einen mittleren Streifen in der durch Fig. 4 C auf S. 44 dargestellten Weise isolirt und die Dickenänderungen, welche die Rinde, das centrale Gewebe und das centrale Holz dieser Streifen in Wasser erfahren in der oben beschriebenen Weise gemessen. Die relativen Aenderungen erkennt man aus der Vergleichung des mittleren Streifens von Fig. 4 C' mit dem in Fig. 4 C; es ist derselbe Streifen, nachdem er kurze Zeit in Wasser gelegen hatte. Die Messungen ergaben bei 22maliger Vergrößerung folgende Zahlen:

I.

Cynara Scolymus.

	Breite nach dem Isoliren	Breite nach 6 Min. in Wasser	Zunahme
Rinde (in der Mitte zwischen Kork und Cambium)	33 mm,	39 mm,	6 mm,
Cambium	34 „	42 „	8 „
Centrales Holz	35 „	38 „	3 „
Cambium	35 „	40 „	5 „
Rinde	32 „	36 „	4 „

II.

Verbascum thapsus.

	Breite nach dem Isoliren	Breite nach 1 Stunde in Wasser	Zunahme
Rinde	34 mm,	35 mm,	1 mm,
Cambium	36 "	40 "	4 "
Centrales Holz	34 "	34 "	0 "
Cambium	34 "	39 "	5 "
Rinde	33 "	34 "	1 "

III.

Conium maculatum.

	Breite nach dem Isoliren	Breite nach 1 Stunde in Wasser	Zunahme
Rinde	30 mm,	30 mm,	0 mm,
Cambium	28 "	33 "	5 "
Centrales Holz	26 "	27 "	1 "
Cambium	26 "	30 "	4 "
Rinde	21 "	23 "	2 "

Diese Versuche lehren uns, dass alle Theile durch Wasseraufnahme sich in querer Richtung ausdehnen, die jüngeren cambialen Gewebe aber bedeutend stärker als die Rinde und das centrale Holz.

Sehr interessant ist das Verhalten von axilen Streifen aus Querscheiben junger Zuckerrüben. Wie in dem mittleren Streifen in Fig. 4 C' das Cambium beiderseits etwas hervorragt, so ist es in ähnlichen Präparaten aus Rüben nach der Wasseraufnahme, nur mit dem Unterschiede, dass hier jeder einzelnen cambialen Zone eine kleine Ausbuchtung entspricht. Jeder Gefässbündelkreis stellt also eine Zone maximaler Ausdehnung durch Wasseraufnahme dar. Es bestätigt diese Beobachtung in schöner Weise den Satz, dass die Formänderung bei der Wasseraufnahme um so grösser ist, je jünger die Zellen sind.

Nachdem wir die absoluten Dimensionsänderungen in der Querrichtung bei der Wasseraufnahme haben kennen gelernt, wollen wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf die Spannungen richten, welche durch Wasseraufnahme in Querscheiben, resp. in unverletzten Wurzeln entstehen müssen. Die wichtigsten einschlägigen Beobachtungen habe ich in den Figuren 4 A'—D' dargestellt; diese stellen dieselben in Fig. A—D abgebildeten Scheiben dar, nachdem sie 15 Minuten in Wasser verweilt hatten. Man sieht bereits auf den ersten Blick, dass die bereits beim Isoliren entstandenen Krümmungen sämmtlich durch Wasseraufnahme verstärkt worden sind, woraus von selbst folgt, dass durch Aufnahme von Wasser die in der Wurzel vorhandenen Spannungen nicht in der Richtung verändert, sondern ausnahmslos verstärkt werden. Die Figuren 4 A'—C' sind ohne weitere Erklärung verständlich. In Fig. 4 D habe ich zwei Fälle abgebildet; in dem einen (a', b') war der peripherische Ring des Holzkörpers nur an einer Stelle durchschnitten; seine beiden Enden schoben sich daher weit übereinander. In dem anderen (c d d') war dieser Ring gleich anfangs in zwei Hälften gespalten; diese krümmten sich so stark, dass ihre Enden sich einander sehr merklich nahten, und dass die centrale Scheibe (c) keinen Platz mehr in ihnen finden konnte. Beide Beobachtungen zeigen, dass in diesem Ringe die jüngsten Zellen sich stärker ausdehnen als die etwas älteren inneren. Dieselben Versuche habe ich mit demselben Erfolg bei *Cynara Scolymus* angestellt.

Wenn man den entrindeten Holzkörper durch einen oder zwei parallele Schnitte spaltet, so klaffen die Wunden (§ 3). Durch Aufnahme von Wasser erweitern sich die Wunden dann in kurzer Zeit sehr bedeutend (*Cynara Scolymus*, *Dipsacus fullonum*).

Fassen wir das Resultat der in diesem Paragraphen beschriebenen Beobachtungen kurz zusammen, so können wir Folgendes aussagen:

1. Sämmtliche (lebende) Gewebepartien junger Wurzeln verkürzen sich bei der Aufnahme von Wasser in der Längsrichtung, und dehnen sich dabei in der Querrichtung aus.
2. In dicotylen, in die Dicke wachsenden Wurzeln stellen sich die Verkürzung und die quere Ausdehnung um so grösser heraus, je näher das Gewebe der cambialen Zone liegt, je jünger es also ist.
3. Die durch Wasseraufnahme in der Wurzel hervorgerufenen Spannungen sind sowohl in der Längsrichtung als in der Querrichtung gleichsinnig mit den in der normalen Wurzel bereits vorhandenen Gewebespannungen, nur sind sie grösser.

Dieser letztere Satz weist mit Entschiedenheit darauf hin, dass die Gewebespannung in der lebenden Wurzel durch Aufnahme von Wasser verursacht und erhalten wird, und auf denselben Ursachen wie die durch künstlich vermehrte Wasseraufnahme herbeigeführten Spannungen beruht.

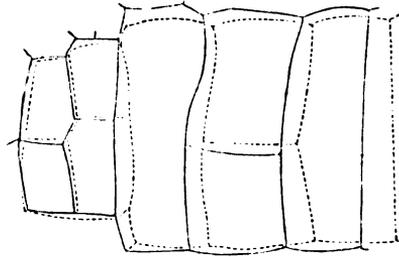
Wenn alle lebenden Gewebepartien sich in derselben Weise, wenn auch mit verschiedener Intensität an den Kontraktionserscheinungen betheiligen, so ist es klar, dass wir den Sitz der Kontraktion nicht in solchen Elementarorganen zu suchen haben, welche dem einen oder dem anderen Gewebe eigenthümlich sind, sondern in denjenigen, welche allen gemeinschaftlich sind. Dieser Anforderung entsprechen nun offenbar nur die Parenchymzellen; diese müssen also die bei der Kontraktion in's Spiel tretenden Kräfte liefern. Diese Folgerung stimmt vollständig mit den in § 2 beschriebenen Beobachtungen überein, aus denen hervorgeht, dass die Holzgefässe passiv zusammengedrückt werden. Ob auch die Bastfasern passiv zusammengedrückt werden, lässt sich wohl kaum durch direkte Beobachtung entscheiden; sie sind z. B. beim Klee zwar sehr stark seitlich gebogen, doch könnten diese Biegungen auch eine einfache Folge des Dickenwachsthums sein. Es muss aber hervorgehoben werden, dass diese Biegungen der Bastfasern in der Wurzel viel ansehnlicher sind, als sie je in dem Baste an Stengeln oder Stämmen beobachtet wurden¹⁾.

Gegenüber diesen Betrachtungen war es von Interesse die Formänderungen der Parenchymzellen bei Wasseraufnahme durch direkte Beobachtung kennen zu lernen, und so die oben aus der Gesamtheit der Beobachtungen abgeleitete Folgerung zu einem empirischen Satze zu erheben. Ich wählte zu diesem Zweck die sich kräftig verkürzenden Hauptwurzeln junger Pflanzen von *Cynara Scolymus*, und stellte aus ihrem Holzkörper feine Längsschnitte von möglichst geringem Umfang dar, um so viel wie möglich die Gefässe auszuschliessen und nur parenchymatische Zellen zu untersuchen. Die Längsschnitte wurden bei starker Vergrösserung zuerst im eigenen, beim Schneiden aus den geöffneten Zellen fliessenden Saft untersucht. Eine leicht kenntliche Gruppe von Zellen wurde mit dem Zeichenprisma genau gezeichnet, dann wurde Wasser zugesetzt, und die Veränderungen studirt, welche die gezeichneten Zellen erlitten. Nach

1) de Vries, Wachsthumsgeschichte des rothen Klee's. Diese Jahrbücher VI. 1877, S 931.

einiger Zeit wurden diese in derselben Weise wieder gezeichnet. Da die Veränderungen sowohl in der Längsrichtung wie in der Querrichtung nur wenige Procente betragen können, so habe ich beide Zeichnungen derart in einander

Fig. 5.



Cynara Scolymus; einige Zellen aus dem Holzkörper der jungen Hauptwurzeln im radialen Längsschnitt. Die ausgezogenen Linien geben die Form der Zellen im eigenen Saft, die unterbrochenen Linien die Form derselben Zellen nach einem Aufenthalte von 10 Minuten im Wasser an.

gezeichnet, dass auf der linken Seite die Zellwände zusammenfallen. Man sieht nun auf den ersten Blick, zumal an den grösseren Zellen der Mitte, dass jede Zelle bei der Aufnahme von Wasser kürzer und breiter wird.

Abtheilung III.

Die Veränderungen der Wurzeln bei der Aufhebung des Turgors.

§ 8. Einwirkung von Salzlösungen.

Wenn eine ältere parenchymatische Zelle sich durch Wasseraufnahme vergrössert, so tritt dieses Wasser in den Zellsaft ein und vermehrt dessen Volumen; die Zellhaut und der protoplasmatische Wandbeleg werden dabei passiv ausgedehnt. Da sie in einem gewissen Grade elastisch sind, behalten sie das Bestreben sich wieder zu verkürzen, und üben einen Druck auf den Inhalt aus. Sobald durch irgend eine Ursache dem Inhalte Wasser entzogen wird, folgt die Haut ihrem Bestreben sich zusammenzuziehen und verkürzt sich. Die in der wasserreichen Zelle zwischen Wand und Inhalt bestehende Spannung nennt man den Turgor.

Die kontraktile Zellen des Wurzelgewebes haben eine dünne Zellhaut und einen sehr dünnen protoplasmatischen Wandbeleg; wenn sie also durch Wasseraufnahme ihre Form ändern, muss das aufgenommene Wasser in den Zellsaft treten, und die Haut dadurch passiv gedehnt werden. Ist die Haut elastisch, so wird sie ihre frühere Form wieder anzunehmen suchen, sobald durch irgend eine Ursache der Zelle Wasser entzogen wird.

Diese Betrachtungen veranlassten mich die Veränderungen zu studiren, welche die Wurzeln erleiden, wenn man in ihren Zellen die Spannung zwischen Wand und Inhalt aufhebt. Es war zu erwarten, dass diese Erscheinungen genau die entgegengesetzten von der bei der Wasseraufnahme beobachteten sein würden.

Wenn es, wie in dem vorliegenden Falle, nicht darauf ankommt die Grössenänderungen bei der Vernichtung des Turgors absolut und sehr genau zu messen, sondern nur die Natur dieser Veränderungen und ihre relative Grösse studirt

werden sollen, so stehen uns verschiedene Wege zur Aufhebung des Turgors zu Diensten. Die wichtigsten sind:

1. Die wasserentziehende Wirkung von Salzlösungen.
2. Der Wasserverlust beim Welken.
3. Die Vernichtung des Turgors durch Tödtung des Protoplasma.

Ich habe diese drei Methoden in meinen „Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung“ (Leipzig 1877) einer vergleichenden kritischen Betrachtung unterworfen und gezeigt, dass die zuerst genannte in jeder Hinsicht die zuverlässigsten Resultate giebt, dass die beiden anderen aber in manchen Fällen, zumal als Kontrolle, Beachtung verdienen. Die erstere Methode bietet den Vortheil, dass der Turgor rasch und vollständig aufgehoben wird, ohne dass die Zellen getödtet werden, und dass die gemessenen Dimensionsänderungen nur auf der Aufhebung des Turgors, nicht auf etwaigem weiteren Wasserverlust beruhen. Bei der zweiten Methode lässt sich nie die Grenze angeben, bei der der Turgor grade verschwunden ist, da der Wasserverlust auch nach Aufhebung des Turgors stetig fortschreitet. Bei der dritten Methode endlich ist zwar die Einwirkung fremder Stoffe ausgeschlossen, jedoch eine Aenderung der Zellhäute durch den Tod der Gewebe immerhin möglich. Dazu kommt, dass hier die Formänderungen sehr langsam vor sich gehen, die Versuche also stets sehr lange dauern müssen.

Die Versuche, welche ich nach der ersteren Methode mit Wurzeln angestellt habe, sollen in diesem Paragraphen, die nach den beiden anderen in den folgenden Paragraphen beschrieben werden.

Bevor ich zu der Mittheilung der Versuche übergehe, wird es zweckmässig sein, die Methode kurz zu beschreiben, und die wichtigsten Thatsachen, auf die sich ihre Berechtigung stützt, vorzuführen. Ich beziehe mich hierbei völlig auf die in der oben citirten Schrift bewiesenen Thatsachen und Folgerungen.

Wenn man auf eine turgescente Zelle, etwa aus dem Mark eines rasch wachsenden Blütenstieles eine zehnprozentige Kochsalzlösung einwirken lässt, so entzieht letztere der Zelle Wasser und diese verringert dadurch ihr Volumen. Cylindrische Zellen pflegen sich dabei in der Richtung der Längsachse zu verkürzen; diese Verkürzung erreicht nicht selten 10–15 pCt. der anfänglichen Länge. Nach einiger Zeit aber hört die Verkürzung auf, und wenn jetzt die Einwirkung des Salzes fort dauert, so sieht man, dass sich das Protoplasma an einzelnen Stellen von der Zellhaut abhebt, und in seiner Form mehr und mehr der Kugel nähert, indem der von ihm umschlossene Raum kleiner und kleiner wird. Dabei füllt sich der neu entstehende Raum zwischen dem Protoplasma und der Haut mit der Salzlösung. Diesen Vorgang der Salzlösung nenne ich die Plasmolyse, sobald er angefangen hat ist jede Spannung zwischen dem vom Plasma umschlossenen Zellsaft und der Zellhaut selbstverständlich ausgeschlossen. Dem entsprechend fängt die Abhebung erst an, nachdem die vorher dagewesene Spannung völlig verschwunden ist, und verkürzt sich, wie vielfache Messungen lehrten, die Zelle im plasmolytischen Zustande nicht mehr.

Bringt man nun die plasmolytische Zelle in Wasser, so diffundirt das durch die Haut eingedrungene Salz wieder heraus; der Zellsaft kann also wieder Wasser an sich ziehen und sich vergrössern. Dabei dehnt er das ihn umkleidende Protoplasma fortwährend aus, und drückt dieses endlich wieder gegen die Zellhaut, zunächst an einzelnen Stellen, später überall. Damit ist die Plasmolyse aufgehoben, und sind Spannungen zwischen Wand und Zellsaft wieder

möglich geworden. Kann die Zelle also noch mehr Wasser aufnehmen, so wird sie dabei ihr ganzes Volumen vergrössern und die Zellhaut ausdehnen.

Die beschriebenen Operationen sind für einzelne Zellen und für ganze Pflanzentheile nicht tödlich, wenn die Zellen nur nicht stundenlang in dem plasmolytischen Zustande verharren. Ist dies der Fall, so stirbt das durch die eingedrungene Salzlösung von der Berührung mit der Luft abgeschlossene Protoplasma allmählich ab, indem es zuerst das Vermögen verliert, um das Auswaschen ohne Schaden zu ertragen. Nach längerem Aufenthalt in der Salzlösung findet man es todt in den Zellen liegen. Entfernt man aber die Salzlösung nach 1—2 Stunden, und sorgt man dafür, dass etwaige Injectionen der intercellularen Lufträume wieder aufgehoben werden, so bleibt der Pflanztheil am Leben.

Die Verkürzung wachsender Sprosse bei der Einwirkung von Salzlösungen beruht (so weit sie messbar ist) ausschliesslich auf der Aufhebung des Turgors, nicht auf etwaigen Verkleinerungen des Zellvolumens durch osmotische Vorgänge oder auf einer Verkürzung der Zellhäute durch Imbibition mit der Salzlösung. Für die Beweise dieser beiden, auch für das Studium der Wurzelkontraktion sehr wichtigen Sätze, verweise ich auf meine oben citirte Arbeit. Ich habe mich durch einige Vorversuche davon überzeugt, dass diese Sätze auch für die kontraktile Wurzeln ihre volle Berechtigung behalten.

Wenn eine Zelle durch ihren Turgor ausgedehnt ist, so hat man an ihr zwei verschiedene Längen zu unterscheiden. Erstens diejenige, welche sie faktisch hat; zweitens jene, welche sie haben würde, wenn sie nicht durch den Turgor ausgedehnt wäre. Ich möchte die erstere die faktische Länge, die letztere aber die wahre Länge nennen. Die Differenz beider ist die Turgorausdehnung. Um die wahre Länge messen zu können muss man die Zelle offenbar in den plasmolytischen Zustand versetzen.

Die Häute wachsender Zellen sind nur sehr unvollkommen elastisch; werden sie durch den Turgor ausgedehnt, so findet gleichzeitig eine bleibende und eine elastische Verlängerung statt. Es leuchtet ein, dass bei nachheriger Aufhebung des Turgors die Zelle sich nur um so viel verkürzt, als der elastischen Verlängerung entspricht. Die mittelst der plasmolytischen Methode bestimmte Turgorausdehnung ist also die elastische Ausdehnung, die bleibende Verlängerung durch Turgor kann durch einmalige Plasmolyse nicht bestimmt werden.

Wir werden diese Betrachtungen bei der Verwerthung der an Wurzeln gewonnenen Resultate mehrfach brauchen, und gehen jetzt zu der Beschreibung der Versuche über.

In erster Linie führe ich einige Versuche an, welche ich anstellte um zu erfahren, in wiefern die durch Wasseraufnahme verursachte Verkürzung durch die Einwirkung von Salzlösungen wieder aufgehoben würde.

I. Hauptwurzeln von *Dipsacus fullonum*, von 3 Monate alten 8- bis 10blättrigen Pflanzen, ohne Blätter in einer flachen Glasschale untersucht. Die Wurzeln wurden zuerst in Wasser gelegt. Die Entfernung der Marken betrug:

	I.	II.	III.
Beim Anfang	80,0 mm	90,0 mm,	90,0 mm,
Nach 3 Stunden . . .	79,0 "	89,1 "	88,4 "
Nach 5 Stunden . . .	78,8 "	89,1 "	88,3 "
Nach 3 mal 24 Stunden	78,2 "	87,9 "	87,6 "

Jetzt wurden die Wurzeln abgetrocknet und mit einer concentrirten Lösung von Kalisalpeter in einer flachen Glasschale übergossen. Die Länge betrug hier

	I.	II.	III.
Nach 2 Stunden	80,0 mm,	90,1 mm,	89,3 mm,
Nach 28 Stunden	80,4 „	90,3 „	89,8 „
Nach 2mal 24 Stunden	80,6 „	90,3 „	89,8 „
	I.	II.	III.
Totale Verkürzung in Wasser .	1,8 mm,	2,1 mm,	2,4 mm,
Totale Verlängerung in KNO ₃ .	2,4 „	2,4 „	2,2 „

Die Wurzeln dehnten sich in der Salzlösung also wieder aus, und zwar No. I und II etwas mehr als sie sich vorher in Wasser verkürzt hatten.

Die im Wasser ziemlich steifen Wurzeln waren in der Salzlösung schlaff.

II. Hauptwurzeln von *Cynara Scolymus*; von diesjährigen 6- bis 8 blättrigen Pflanzen, ohne Blätter in einer flachen Glasschale zuerst in Wasser, nachher in concentrirter Kalisalpeterlösung untersucht. Die Entfernung der Marken betrug

	I.	II.	III.
Beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm,	80,0 mm,
Nach drei Stunden	98,9 „	99,0 „	79,5 „
Nach fünf Stunden	98,3 „	98,6 „	79,1 „
Nach 2mal 24 Stunden	96,2 „	96,5 „	78,2 „

Jetzt wurden die Wurzeln in die Salzlösung gebracht, die Entfernung der Marken war hier

	I.	II.	III.
Nach 2 Stunden	99,0 mm,	99,2 mm,	79,6 mm,
Nach 28 Stunden	99,0 „	99,2 „	79,7 „
Nach 3mal 24 Stunden	99,0 „	99,2 „	79,8 „
	I.	II.	III.
Totale Verkürzung in Wasser .	3,8 mm,	3,5 mm,	1,8 mm,
Totale Verlängerung in KNO ₃ .	2,8 „	2,7 „	1,6 „

Die Wurzeln dehnten sich in der Salzlösung also wieder aus, aber nicht so viel, wie sie sich vorher in Wasser verkürzt hatten; sie erreichten die ursprüngliche Länge nicht wieder.

Nach zwei Stunden war in der Salzlösung ihre Länge nahezu konstant geworden.

III. Hauptwurzeln von *Cynara Scolymus*. Wurzeln von demselben Alter wie die zu dem vorigen Versuche benutzten wurden markirt und nach dreitägigem Aufenthalt in Wasser in eine concentrirte Lösung von Kalisalpeter gebracht, wo sie sich allmählich wieder verlängerten, dabei aber immer mehr erschlafften.

	I.	II.	III.
Länge beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm,	100,0 mm,
Länge nach drei Tagen in Wasser .	95,0 „	96,1 „	96,0 „
Länge nach 2 Stunden in der Salzlösung	98,6 „	97,4 „	98,8 „
Nach 28 Stunden	79,2 „	98,0 „	99,2 „
Nach 2mal 24 Stunden	99,2 „	98,0 „	99,2 „
	I.	II.	III.
Verkürzung in Wasser	5,0 mm,	3,9 mm,	4,0 mm,
Verlängerung in KNO ₃	4,2 „	1,9 „	3,2 „

Die Wurzeln verlängerten sich in der Salzlösung also bedeutend, aber nicht bis zur ursprünglichen Länge.

Fasst man die Resultate dieser drei Versuche zusammen, so ergibt sich:

1. Die Wurzeln erschlaffen in der Salzlösung.
2. Die Wurzeln dehnen sich in der Salzlösung aus, und erreichen dabei nach wenigen Stunden eine konstante Länge, welche also dem turgorlosen Zustande entspricht.
3. Die Verlängerung in der Salzlösung ist meist geringer als die vorherige Verkürzung im Wasser.

Aus diesen Sätzen lässt sich weiter folgern:

4. Die Verkürzung der Wurzeln durch Wasseraufnahme beruht auf einer Erhöhung des Turgors.
5. Die dabei stattfindende Verkürzung der Zellhäute besteht aus einem bleibenden und einem elastischen Theil.

Ferner habe ich eine Reihe von Versuchen mit dem entrindeten Holzkörper oder mit dessen einzelnen Theilen gemacht.

IV. Entrindete Holzkörper von *Dipsacus fullonum*, von jungen mehrblättrigen Pflanzen; Holzkörper im oberen Theil 2—4 mm dick. Sie wurden erst in einer flachen Schale in Wasser, nachher in concentrirter Kalisalpeterlösung untersucht. Die Entfernung der Marken betrug in den drei Exemplaren:

	I.	II.	III.
Beim Anfang	50,0 mm,	50,0 mm,	40,0 mm,
Nach 48 Stunden in Wasser	49,3 "	49,2 "	39,5 "
Nach 9 Stunden in der Salzlösung	50,4 "	50,1 "	40,2 "
Verkürzung im Wasser	0,7 "	0,8 "	0,5 "
Verlängerung in der Salzlösung	1,1 "	0,9 "	0,7 "

Die Verlängerung in der Salzlösung war in diesen drei Holzkörpern grösser als die vorherige Verkürzung in Wasser.

V. Entrindete Holzkörper von *Dipsacus fullonum*. Die Holzkörper, von ähnlichen Pflanzen, wie die des vorigen Versuchs stammend, wurden, ohne mit Wasser in Berührung gebracht zu sein, sofort in die Salzlösung (concentrirte Salpeterlösung) gebracht. Die Entfernung der Marken betrug in vier Exemplaren:

	I.	II	III.	IV.
Beim Anfang	60,0 mm,	60,0 mm,	60,0 mm,	60,0 mm,
Nach 2 Stunden	61,0 "	61,0 "	61,2 "	61,0 "
Nach 24 Stunden	61,0 "	61,0 "	— "	— "
Verlängerung	1,0 "	1,0 "	1,2 "	1,0 "

Das frische Gewebe verlängert sich beim Aufheben des Turgors durch Salzlösung; es erreicht dabei nach zwei Stunden eine konstante Länge.

Die Holzkörper Nr. III. und IV. wurden nach zweistündigem Aufenthalt in der Salzlösung in Wasser geworfen, hier verkürzten sie sich in einer Stunde um 0,4 resp. 0,3 mm, verlängerten sich dann aber in 24 Stunden wieder auf dieselbe Länge, welche sie in der Salzlösung hatten (61,2 resp. 61,0 mm). Beim Auswaschen des Salzes erhielten also eine Anzahl von Zellen wieder ihren Turgor, verloren ihn aber später wieder als sie bei längerem Aufenthalt in Wasser abstarben. Die Länge des plasmolytischen Holzkörpers in der concentrirten Salzlösung war dieselbe, wie die des todten Holzkörpers im Wasser. In beiden Fällen hatte das Gewebe also die „wahre Länge“ im oben (S. 66) entwickelten Sinne.

VI. *Verbascum thapsus*, entrindete Holzkörper. Junge Pflanzen mit 8—12 Blättern; der Holzkörper wurde aus der Hauptwurzel genommen,

markirt und ohne Berührung mit Wasser erst in eine 5procentige, dann in eine 20procentige Kalisalpeterlösung gebracht. Die Entfernung der Marken war:

	I.	II.
Beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm.
Nach neun Stunden in 5procentiger Lösung . .	100,7 „	100,3 „
Nach zehn Stunden in 20procentiger Lösung . .	100,7 „	100,3 „

Die frischen Holzkörper erlitten also in der Salzlösung eine Verlängerung, welche in 5procentiger und in 20procentiger Salpeterlösung gleich stark war. Beide Lösungen heben also den Turgor völlig auf, und nach dessen Aufhebung hat eine weitere Steigerung der Concentration des Salzes keinen weiteren Einfluss auf die Länge des Holzkörpers.

VII. *Cynara Scolymus*; Trennung der peripherischen und centralen Theile des Holzkörpers. Die der Länge nach in vier peripherische und einen centralen Streifen getheilten Holzkörper, deren Verkürzung in Wasser in § 7 S. 59, beschrieben wurde, wurden am Ende jenes Versuches in 20procentige Kochsalzlösung gebracht, und hier erst nach 2, dann nach 24 Stunden gemessen. Die für die Peripherie angegebenen Zahlen sind Mittelzahlen aus je vier Streifen.

	I.		II.	
	Peripherie.	Centrum.	Peripherie.	Centrum.
Nach dem Isoliren	69,3 mm,	72,0 mm.	45,9 mm,	48,0 mm.
Nach 20 Stunden in Wasser . . .	64,4 „	70,0 „	43,5 „	47,5 „
Nach 2 Stunden in Salzlösung . . .	66,5 „	72,8 „	45,2 „	49,0 „
Nach 24 Stunden in Salzlösung . .	66,9 „	72,8 „	45,2 „	49,2 „
Verkürzung in Wasser	4,9 „	2,0 „	2,4 „	0,5 „
Verlängerung in der Salzlösung . .	2,5 „	2,8 „	1,7 „	1,7 „

Sowohl das Centrum als die Peripherie verlängerten sich in der Salzlösung; die Peripherie weniger, das Centrum aber mehr als die vorherige Verkürzung in Wasser betrug.

Diese Versuche ergeben also

1. Das frische Wurzelgewebe verlängert sich unter der Einwirkung von Salzlösungen; es erreicht dabei in wenigen Stunden den erschlafteu, turgorlosen Zustand.
2. Isolirte Holzkörper, oder einzelne Längstheile von diesen verlängern sich in der Salzlösung, wenn sie sich vorher in Wasser verkürzt haben. Die Verlängerung ist häufig grösser als die vorherige Verkürzung.

Aus Versuch VII haben wir gesehen, dass nach Vernichtung des Turgors die peripherischen Streifen eine bedeutend geringere Länge haben als die Achse. Hieraus folgt, dass auch im turgorlosen Zustande in dem Holzkörper noch eine Gewebespannung, und zwar in demselben Sinne wie in der turgescen ten Wurzel bestehen muss. Ich isolirte daher aus mehreren Wurzeln von *Cynara scolymus* und *Dipsacus fullonum*, welche 24 Stunden oder länger in starker Salzlösung verweilt hatten, den Holzkörper und spaltete ihn durch einen Querschnitt in vier gleiche Theile: sofort klafften die freien Enden auseinander. Spaltete ich den isolirten Holzkörper an frischen Wurzeln derselben Arten in derselben Weise und liess die entstehenden Krümmungen in Wasser recht stark werden, so konnte ich bei nachheriger Einwirkung von Salzlösung ein Zurückgehen der gekrümmten Streifen nicht mit Sicherheit beobachten.

Dünne axile Längsstreifen des Holzkörpers von *Cynara Scolymus* und *Dipsacus fullonum* wurden auf Glasplatten gelegt und einige durch zwei, andere durch drei Längsschnitte in gleiche Theile zerlegt. In Folge der Gewebe-

spannung krümmten sich diese. Durch 20procentige Kochsalzlösung wurden diese Krümmungen nicht wesentlich verringert, auch nicht, wenn sie vorher durch Wasseraufnahme bedeutend verstärkt waren.

Wenn man Querscheiben aus dem isolirten Holzkörper der Hauptwurzel von *Cynara scolymus* oder *Dipsacus fullonum*, nachdem sie in 2 Hälften oder drei annähernd gleiche Theile zerschnitten sind, in 20procentige Kochsalzlösung bringt, so verschwindet nach kurzer Zeit die beim Isoliren entstandene Krümmung der Schnittländer; diese werden grade. Lässt man Scheiben, welche in ähnlicher Weise vorbereitet sind, zuerst Wasser aufnehmen und bringt sie dann in die Kochsalzlösung, so verschwindet die Krümmung der Schnittländer nicht wieder vollständig. In letzterem Falle bestand also die Ausdehnung durch Wasseraufnahme wieder aus einem elastischen und einem bleibenden Theil.

§ 9. Die Folgen des Wasserverlustes beim Welken.

Es ist allgemein bekannt, dass wachsende Theile, wenn sie durch Welken erschlaffen, kürzer werden. Direkte Messungen liegen sowohl für Wurzeln¹⁾ als auch für Stengel²⁾ vor. Eine Ausnahme von dieser Regel ist bis jetzt nicht bekannt geworden, und der gewöhnlichen Auffassung entsprechend, nach der der Turgor die Zellen in der Längsrichtung ausdehnt, auch nicht zu erwarten.

Da nun aber die contractilen Wurzeln durch den Turgor verkürzt werden, so müssen sie sich offenbar auch beim Welken grade umgekehrt verhalten wie wachsende Wurzelspitzen und Stengeltheile. Sie müssen wohl erschlaffen, dabei aber länger werden.

Es war von Interesse die Richtigkeit dieser Folgerung durch einen Versuch zu bestätigen. Dabei war aber zu berücksichtigen, dass nach den Auseinandersetzungen in meinen „Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung“ S. 14–17, die Längenänderung welkender Organe nicht ausschliesslich auf dem Verschwinden des Turgors beruht. Denn auch nachdem der turgorlose Zustand erreicht worden ist, geht in jungen welkenden Stengeln die Verkürzung noch weiter, und zwar so bedeutend, dass die totale Verkürzung beim Austrocknen über das 2–3fache des Werthes der Turgorausdehnung erreichen kann. Wenden wir diese Erfahrung auf unsere Wurzeln an, so sehen wir, dass sobald in ihnen der Turgor verschwunden sein wird, und dadurch das Gewebe das Maximum der möglichen Ausdehnung erreicht haben wird, nun der Wasserverlust durch Verdunstung fortschreiten wird, aber nicht eine weitere Verlängerung, sondern eine Verkürzung verursachen wird. Da es nun gar nicht vorherzusehen ist, nach wie langer Zeit die Wurzeln den turgorlosen Zustand erreichen werden, so ist es erforderlich, sie in kurzen Zeitintervallen zu messen. Endlich ist die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass in verschiedenen Zonen der Turgor zu ungleichen Zeiten verschwinden wird; es werden dann einzelne Strecken sich bereits verkürzen, während andere sich noch verlängern, und die gewonnene Verlängerung wird also relativ zu gering ausfallen. Da es uns aber nur auf die Feststellung der Thatsache der Verkürzung und nicht auf die Messung von deren absoluter Grösse ankommt, so brauchen wir diese Fehlerquelle nicht weiter zu berücksichtigen.

1) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln; Arb. d. Bot. Instit. in Würzburg. III. 1873. S. 396.

2) de Vries, Ueber die Dehnbarkeit wachsender Sprosse. Ebendasselbst IV. 1879. S. 519.

Junge 4—6 blättrige Pflanzen von *Cynara Scolymus* wurden aus dem Boden genommen, die Wurzeln rasch in Wasser gewaschen und gut abgetrocknet, dann die Marken aufgetragen und nun die Pflanzen so am Fenster hingelegt, dass die Blätter von der Sonne beschienen wurden, die Wurzeln aber im Schatten lagen; letztere wurden auch noch mit Papier überdeckt. Sehr bald fingen die Blätter an zu welken und auch die Wurzeln erschlafften allmählig. Ich beobachtete an zwei Exemplaren folgende Längen:

	I.	II.
Beim Anfang	100,0 mm	100,0 mm.
Nach $\frac{1}{2}$ Stunde	100,0 „	100,1 „
Nach 1 Stunde	100,2 „	100,4 „
Nach $1\frac{1}{2}$ Stunde	100,3 „	100,4 „
Nach 2 Stunden	100,6 „	100,7 „
Verlängerung	0,6 „	0,7 „

Die Wurzeln waren jetzt ganz schlaff; als der Versuch noch weiter fortgesetzt wurde, fingen sie an sich zu verkürzen. Dann wurden sie in Wasser gebracht, nachdem die Blätter abgeschnitten waren. Hier wurden sie bald wieder steif, und verkürzten sich in einigen Tagen um 4—5 mm.

Die contractilen Wurzeln verlängern sich also beim Welken, nur darf dieses nicht zu lange dauern.

§ 10. Die Veränderungen der Wurzeln beim Tode.

Gelegentlich einer Untersuchung über die Permeabilität des Protoplasma rother Rüben¹⁾ habe ich gezeigt, dass der Widerstand, den das Protoplasma dem Durchgange vieler gelösten Stoffe entgegensetzt, eine wesentliche Bedingung für das Zustandekommen des Turgors ist. Tödtet man das Protoplasma, so verliert es bekanntlich seinen Filtrationswiderstand, und da die Zellhaut für die betreffenden Stoffe auch im lebenden Zustand leicht permeabel ist, so muss beim Tode des Protoplasma der Turgor aufhören. Junge wachsende Sprosse werden sich also, wenn sie durch irgend eine Ursache getödtet werden, verkürzen, und die Grösse dieser Verkürzung kann als ein Maass für ihre vorherige Turgorausdehnung benutzt werden.²⁾ Kommt es darauf an, diese Grösse sehr genau und mit völliger Gewissheit zu bestimmen, so sind allerdings gewisse Bedenken zu berücksichtigen, welche, wie ich a. a. O. zeigte, dieser Methode einen geringeren Werth zuerkennen lassen, als der in § 8 benutzten plasmolytischen Methode. Aber für unseren Zweck ist sie völlig ausreichend, da wir eben nur die Natur der Dimensionsänderungen in kontraktilen Wurzeln beim Sterben kennen lernen wollen.

Denn nach den in den beiden vorigen Paragraphen mitgetheilten Erfahrungen ist es von vornherein fast sicher, dass die kontraktilen Wurzeln sich beim Tode verlängern werden. Die durch den Turgor in querer Richtung gedehnten, in der Längsrichtung verkürzten Zellhäute werden, sobald durch den Tod des Protoplasma dem Zellinhalte das Austreten in die intercellularen Räume ermöglicht wird, elastisch ihre Form ändern, das Volumen der Zellen unter Auspressen des Zellsaftes verkleinern, und dabei die Zellen schmaler und länger machen.

1) de Vries, Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges, Archives Néerlandaises VI, 1871, p. 117.

2) de Vries, Ursachen der Zellstreckung. 1877. S. 20.

Die Erfahrung bestätigt diese Folgerung. Ich habe diese Versuche in ziemlicher Zahl durchgeführt, weil bei der völligen Uebereinstimmung ihrer Resultate mit den bisher mitgetheilten Erfahrungen, manche kleinere Bedenken, welche vielleicht noch gegen die Richtigkeit meiner Folgerungen auftauchen könnten, völlig beseitigt werden. Es handelt sich also in diesem Paragraphen nicht so sehr um die Feststellung neuer, als um die Bestätigung bereits gewonnener Resultate. Dabei schien es von Interesse, die Ursachen des Todes möglichst zu variiren.

I.

Cynara Scolymus, durch Kochen getödtet.

Hauptwurzeln von kräftigen diesjährigen Pflanzen wurden von den Blättern und den Nebenwurzeln befreit, und während fünf Tagen in Wasser in flachen Glasschalen aufbewahrt. Dann wurden sie 10 Minuten lang in kochendem Wasser gehalten und jetzt wieder in das kalte Wasser zurückgebracht. Die Entfernung der Marken betrug bei zwei Exemplaren:

	I.	II.
Beim Anfang	80,0 mm,	50,0 mm,
Nach fünftägigem Aufenthalt in Wasser	77,4 „	49,0 „
Nach zehn Minuten in Wasser von 100° C.	77,6 „	49,4 „
Nach 24 Stunden in Wasser	78,0 „	49,9 „
Nach weiteren 24 Stunden	78,2 „	—
Verkürzung im Wasser	2,6 „	1,0 „
Verlängerung beim Tode	0,8 „	0,6 „

Die Wurzeln verlängerten sich also beim Tode.

II.

Hyacinthus orientalis, in Wasser liegend gestorben.

Wurzeln einer auf Wasser kultivirten Zwiebel wurden im Februar 1879 abgeschnitten, markirt und in einer flachen Glasschale mit wenig Wasser bei 20—25° C. wochenlang aufbewahrt. Ich maass folgende Längen.

	I.	II.	III.	IV.
Beim Anfang am 4. Februar	50,0 mm,	50,0 mm,	30,0 mm,	30,0 mm.
Am 10. Februar	47,8 „	47,7 „	28,1 „	29,0 „
Am 27. Februar	49,0 „	47,7 „	28,1 „	29,0 „
Am 21. März	49,0 „	48,0 „	30,0 „	30,0 „
Verkürzung	2,2 „	2,3 „	1,9 „	1,0 „
Verlängerung	1,2 „	0,3 „	1,9 „	1,0 „

Bei der sehr langen Dauer des Versuches starben die Wurzeln endlich, wie an der Injection der Lufträume und der Erschlaffung deutlich zu sehen war, No. I. bereits vor dem 27. Februar, die drei anderen später. Sie verlängerten sich dabei.

III.

Eine Reihe jener Wurzeln, deren Verkürzung in Wasser in § 5 behandelt worden ist, wurden nachdem jene Versuche beendet waren, noch einige Zeit aufbewahrt. Es sind diejenigen, welche statt in flache Glasschalen, in Cylindergläser mit Wasser gestellt worden waren. Hier hatte die Luft, obgleich die Gläser offen waren, offenbar keinen hinreichenden Zutritt zu den Wurzeln, und es war also zu erwarten, dass diese nach wenigen Tagen absterben würden. Dem entsprechend zeigten sie meist ausschliesslich an dem ersten Tage eine Verkürzung, nachher verlängerten sie sich aber wieder. Ich gebe die beobachteten

Zahlen ohne nähere Erklärung, indem ich für die Beschreibung der Versuche auf das in § 5 Mitgetheilte verweise.

III. A.

Calendula officinalis.

	I.	II.	III.
Länge beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm,	150,0 mm.
Länge nach 24 Stunden	96,6 "	99,7 "	109,4 "
Länge nach 2mal 24 Stunden	100,2 "	99,8 "	150,4 "
Länge nach 5 Tagen	100,3 "	100,0 "	150,7 "
Verlängerung	0,7 "	0,3 "	1,3 "

III. B.

Verbascus thapsus.

	I.	II.	III.
Länge beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm,	70,0 mm,
Länge nach 24 Stunden	99,3 "	99,4 "	68,8 "
Länge nach 2mal 24 Stunden	99,3 "	99,6 "	69,2 "
Länge nach 5 Tagen	100,0 "	100,2 "	69,7 "
Verlängerung	0,7 "	0,8 "	0,9 "

III. C.

Malva rotundifolia.

	I.	II.
Länge beim Anfang	100,0 mm,	70,0 mm,
Länge nach 24 Stunden	99,5 "	69,6 "
Länge nach 2mal 24 Stunden	99,5 "	70,1 "
Länge nach 5 Tagen	100,0 "	— "
Verlängerung	0,5 "	0,6 "

III. D.

Plantago lanceolata.

Länge beim Anfang	80,0 mm,
Länge nach 24 Stunden	79,4 "
Länge nach 2mal 24 Stunden	79,5 "
Länge nach 5 Tagen	79,6 "
Verkürzung	0,2 "

III. E.

Papaver somniferum.

	I.	II.
Länge beim Anfang	50 mm,	40,0 mm.
Länge nach 24 Stunden	49,7 "	39,7 "
Länge nach 2mal 24 Stunden	50,2 "	39,5 "
Länge nach 5 Tagen	51,0 "	40,1 "
Verlängerung	1,3 "	0,4 "

Man sieht, dass die Wurzeln sich stets beim Sterben verlängern, und dass diese Verlängerungen in denselben Grenzen spielen, wie die durch Salzlösungen bewirkten Ausdehnungen (§ 8).

IV.

Einige weitere Versuche habe ich mit entrindeten Holzkörpern aus den Hauptwurzeln junger 8—12blättriger Pflanzen von *Dipsacus fullonum* und Ver-

basum thapsus gemacht. Die Holzkörper wurden durch möglichst verschiedene Mittel getötet, um zu sehen, ob das Resultat stets dasselbe sei. Die Zahlen werden wohl ohne weitere Erklärung verständlich sein.

IV. A.

Dipsacus fullonum.

Durch halbstündiges Kochen getötet.

	I.	II.	III.
Dicke des Holzkörpers	4 mm	3 mm,	2 mm.
Länge beim Anfang	50,0 „	50,0 „	50,0 „
Nach dem Kochen	51,0 „	50,8 „	50,5 „
Nach 20 Stunden in Wasser	51,0 „	50,8 „	50,6 „
Nach 2mal 2 Stunden in Wasser	51,2 „	50,7 „	50,7 „
Verlängerung	1,2 „	0,7 „	0,7 „

IV. B.

Verbascus thapsus.

In concentrirter wässriger Salicylsäure aufbewahrt

	I.	II.	III.
Dicke des Holzkörpers	2 mm,	2 mm,	2 mm.
Länge beim Anfang	100,0 „	60,0 „	80,0 „
Nach 24 Stunden	100,1 „	60,4 „	70,3 „
Nach 4mal 24 Stunden	100,3 „	60,5 „	70,5 „
Verlängerung	0,3 „	0,5 „	0,5 „

IV. C.

Verbascum thapsus.

In verdünnter wässriger Jodlösung aufbewahrt.

	I.	II.	III.
Dicke des Holzkörpers	3 mm,	2 mm,	2 mm.
Länge beim Anfang	50,0 „	40,0 „	50,0 „
Nach 4 Tagen	50,6 „	40,2 „	50,3 „
Zunahme	0,6 „	0,2 „	0,3 „

IV. D.

Verbascum thapsus.

In ausgekochtem Wasser in verschlossener Röhre aufbewahrt.

	I.	II.
Länge beim Anfang	100,0 mm,	100,0 mm.
Nach 2 Tagen	100,1 „	100,2 „
Nach 4 Tagen	100,3 „	100,4 „
Zunahme	0,3 „	0,4 „

In allen Versuchen sieht man eine deutliche Zunahme der Länge.

V.

Eine letzte Reihe von Beobachtungen habe ich über das Absterben dünner Querschnitte aus kontraktiven Wurzeln beim Liegen in Wasser gemacht. Es zeigte sich allgemein, dass die Schnitte, deren Ausdehnung in der Querrichtung durch Wasseraufnahme in § 7 studirt wurde, bei längerem Aufenthalt im Wassertropfen auf dem Objektglase sich in querer Richtung wieder zusammensogen. Es war dieses Resultat zu erwarten, denn die Ausdehnung beruht auf einer Erhöhung des Turgors, und die dünnen Scheiben mussten nach kürzerer oder

längerer Zeit absterben und also ihren Turgor verlieren. Ich theile beispielsweise einige an *Cynara Scolymus* gewonnene Zahlen mit.

Aus zwei Querscheiben durch den isolirten Holzkörper wurden durch je zwei parallele Schnitte eine Mittellamelle isolirt, und bei 22facher Vergrößerung gemessen. Ich fand bei Nr. I:

	Cambium.	Mitte.	Cambium.
Breite beim Anfang . . .	84 mm,	82 mm,	89 mm.
Nach 2½ Stunden . . .	103 „	89 „	110 „
Nach 24 Stunden . . .	102 „	83 „	110 „
Zunahme an Breite . . .	19 „	7 „	21 „
Abnahme an Breite . . .	1 „	6 „	0 „

Bei der zweiten Scheibe:

	Cambium.	Mitte.	Cambium.
Breite beim Anfang . . .	83 mm,	83 mm,	83 mm.
Nach 2½ Stunden . . .	105 „	90 „	110 „
Nach 24 Stunden . . .	105 „	86 „	105 „
Zunahme an Breite . . .	22 „	7 „	27 „
Abnahme an Breite . . .	0 „	4 „	5 „

Aus einer Querscheibe durch die ganze Wurzel wurde in derselben Weise eine Mittellamelle genommen und gemessen.

	Rinde.	Cambium.	Mitte.	Cambium.	Rinde.
Breite beim Anfang . . .	33 mm,	34 mm,	35 mm,	35 mm,	32 mm,
Nach 6 Minuten in Wasser	39 „	42 „	38 „	40 „	36 „
Nach 20 Stunden . . .	34 „	38 „	35 „	40 „	35 „
Zunahme an Breite . . .	6 „	8 „	4 „	5 „	5 „
Abnahme von Breite . . .	5 „	4 „	3 „	0 „	1 „

Die Zahlen zeigen, dass beim Absterben alle einzelnen Gewebepartien sich in querer Richtung zusammenziehen. Dass die Abnahme der Breite sehr ungleichmässig und oft sehr klein war, hat offenbar darin seinen Grund, dass die verschiedenen Theile ungleich lange am Leben blieben.

Fassen wir das Resultat aus allen Versuchen zusammen, so sehen wir

1. Die ganzen Wurzeln und die isolirten Holzkörper dehnen sich beim Tode der Länge nach aus, unabhängig von der Art und Weise, wie der Tod herbeigeführt wird. Dieses gilt sowohl für frische, als für vorher in Wasser aufbewahrte Wurzeln.
2. Sämmtliche Gewebepartien ziehen sich beim Tode in der queren Richtung zusammen.
3. Die Dimensionsveränderungen beim Tode sind also dieselben wie beim Turgorverlust in Salzlösungen, und den durch Wasseraufnahme in den frischen Wurzeln verursachten genau entgegengesetzt.

Abtheilung IV.

Theorie der Kontraktion.

§. 11. Zusammenfassung der empirischen Resultate.

Für eine klare Einsicht in die Kontraktionsvorgänge ist es durchaus erforderlich, zwei Gruppen von Erscheinungen scharf auseinander zu halten. Die allmälige Kontraktion der im Freien wachsenden Wurzeln ist ein ganz anderer Prozess, als die raschen Kontraktionen, welche die Wurzeln oder deren einzelne Theile bei der Aufnahme von Wasser erfahren. Die allmälige Kontraktion ist

ein nicht umkehrbarer Vorgang, die durch Wasseraufnahme bedingte Kontraktion lässt sich durch Wasserentziehung, wenigstens zum grossen Theile, wieder rückgängig machen.

Die allmälige Kontraktion muss als eine Wachsthumerscheinung betrachtet werden; die rasche Kontraktion beruht auf einer Aenderung des Turgors. Es ist anzunehmen, dass letztere eine der Ursachen der ersteren ist.

Meine Untersuchungen hatten zum Zweck, zu erforschen, welche Gewebe und welche Zellen den Sitz der Kontraktionserscheinungen bilden, und in welcher Weise diese Kontraktion bewirkt werde. Die Antwort auf diese im Anfang gestellte Frage lautet:

1. Das Parenchym, sowohl des Holzkörpers als der Rinde, bildet den Sitz der Kontraktion; diese findet durch Wasseraufnahme statt, indem die Parenchymzellen sich verbreitern und verkürzen; dabei erhöhen sie ihren Turgor.

Wenn man ganze Wurzeln oder isolirte Rindenstreifen und Holzkörper, ja sogar die einzelnen Theile des letzteren in Wasser bringt, so ziehen sie sich in kurzer Zeit um mehrere Procente ihrer Länge zusammen, und werden dabei steifer. Untersucht man die Dimensionsänderung in der Querrichtung an Querscheiben, so findet man, dass alle Gewebepartien sich bei der Wasseraufnahme ausdehnen. Eine Berechnung der Volumänderung lehrte, dass die Zunahme an Breite und Abnahme an Länge sich so zu einander verhalten, dass das Volumen dabei zunimmt. Obgleich die Dimensionsänderungen keine sehr bedeutenden sind, gelang es doch, sie auch an einzelnen Parenchymzellen zu beobachten (vergl. Fig. 5 S. 64).

Die Dimensionsänderungen bei der Wasseraufnahme beruhen auf einer Zunahme des Turgors; dieses zeigt sich zumal auch darin, dass die Steifheit dabei zunimmt, während durch Wasserentziehung die Wurzeln wieder schlaff werden. Lässt man Wurzeln sich in Wasser kontrahiren, und bringt man sie nachher in starke Salzlösungen, so verlieren sie ihren Turgor und verlängern sich. Tödtet man sie nach der Wasseraufnahme durch künstliche Mittel, oder lässt man sie durch Sauerstoffmangel sterben, so verlängern sie sich gleichfalls, und ziehen sich dabei der Quere nach zusammen.

2. In lebenden Wurzeln sind die Zellhäute der Parenchymzellen durch den Turgor gespannt, und dabei in der Längsrichtung zusammengesogen.

Dieser Satz geht ohne Weiteres aus der Erfahrung hervor, dass lebende Wurzeln sich beim Verlust des Turgors verlängern. Es geschieht dieses durch Welken, durch Tödtung durch die verschiedensten Mittel und endlich durch Einwirkung von Salzlösungen. Die Verlängerung ist gering, und beträgt meist nicht 1 pCt. der ganzen Länge. Eine Abnahme an Dicke konnte in einigen Fällen dabei deutlich beobachtet werden.

3. Die nicht parenchymatischen Elemente betheiligen sich nicht in activer Weise an der Kontraktion; manche setzen dieser sogar einen erheblichen Widerstand entgegen.

Da die Kontraktion auf einer Zunahme des Turgors beruht, ist es selbstverständlich, dass die inhaltslosen Elemente sich an ihr nicht betheiligen. Sie werden also von den sich kontrahirenden Parenchymzellen passiv zusammengedrückt und setzen diesen wegen ihrer dicken und elastischen Wandungen einen Widerstand entgegen. Dass sie zusammengedrückt werden, erkennt man für die Korkrinde aus den an Wurzelstämmen so häufigen Querrunzeln, für die Holzgefässe aus ihrem eigenthümlich geschlängelten Verlauf auf radialen Längs-

schnitten, und für die Bastfasern ist dasselbe sehr wahrscheinlich aus ihrem in tangentialer Richtung äusserst stark hin- und hergebogenen Verlauf. Von dem Bestehen eines Widerstandes überzeugt man sich beim Isoliren der einzelnen Partien des Holzkörpers; die gefässreichen centralen Theile dehnen sich dabei ganz bedeutend aus, während die gefässarmen peripherischen Streifen sich verkürzen.

Der Unterschied im anatomischen Bau der Wurzeln und der Stengel krautiger Pflanzen findet in dem Obigen eine einfache Erklärung. In der Wurzel ist das kontraktile Parenchym im Uebermaass entwickelt, während die verholzten und dickwandigen Widerstand leistenden Elemente soweit wie möglich reducirt worden sind.

4. Sowohl die Parenchymzellen monocotyler Wurzeln als auch die camblogenen Zellen der dicotylen Wurzeln mit Dickenwachsthum besitzen das Vermögen der Kontraktion; bei letzteren nimmt diese Eigenschaft mit zunehmendem Alter der Zellen stetig ab.

Die Abnahme der Kontraktilität mit dem Alter zeigt sich erstens darin, dass die Gewebetheile junger dicotyler Wurzeln sich bei der Aufnahme von Wasser um so stärker verkürzen und um so mehr verbreitern, je näher sie der cambialen Zone liegen. Zweitens darin, dass ältere Wurzeln sich in Wasser gar nicht mehr kontrahiren.

Der Unterschied in der Kontraktilität der verschiedenen Gewebepartien, sowie im Gehalt an nicht kontraktilen Elementen ruft Gewebespannungen hervor, indem die jüngeren Theile passiv ausgedehnt, die älteren aber zusammengedrückt werden. In der Querrichtung sind die älteren ausgedehnt und die jüngeren zusammengedrückt. Wasseraufnahme steigert diese Spannungen.

5. Wurzeln, welche das Vermögen der Kontraktion durch Wasseraufnahme besitzen, verkürzen sich auf die Dauer in bleibender Weise.

Es geht dieses ohne Weiteres daraus hervor, dass diejenigen Wurzeln, welche sich am meisten zu unseren Versuchen über den Turgor eignen, auch die sind, welche die Querrunzeln der Rinde oder den geschlängelten Verlauf der centralen Holzgefässe in schönster Weise zeigen.

Ob mit der dauernden Verkürzung auch eine entsprechende Zunahme an Dicke zusammenhängt, lässt sich bei dicotylen Wurzeln mit cambialem Dickenwachsthum wohl nicht experimentell beweisen. Monocotyle Wurzeln eignen sich hierzu weit besser; doch habe ich hierüber keine besonderen Versuche angestellt. An Wurzeln von auf Wasser cultivirten Hyacinthen sieht man häufig den oberen Theil mit gerunzelter Oberfläche dicker als den jüngeren mit glatter Haut, ebenso fand ich es bei einer Anzahl anderer Monocotylen, welche ich behufs dieser Untersuchung Ende Juli ausgraben liess. So z. B. bei *Iris Pseudacorus*, *Lilium Martagon*, *Gladiolus communis*, *Allium Moly*. Bei diesen Arten waren die Querrunzeln über einige Centimeter des oberen Theiles der Wurzeln sehr stark entwickelt, die Wurzeln hier erheblich dicker als im unteren Theil mit glatter Oberfläche; es weist dieses auf eine Verdickung durch die Kontraktion hin.

§ 12. Vergleichung von Kontraktion und Zellstreckung.

Die bisher bekannten Kontraktionserscheinungen im Pflanzenreich beruhen auf Wasserverlust der sich kontrahirender Zellen; eine Kontraktion durch Wasseraufnahme ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden.

Dieser wichtige Unterschied zeigt uns, dass wir in sonstigen Kontraktionserscheinungen pflanzlicher Zellen keine Analogie mit der Wurzelkontraktion erwarten dürfen; vielmehr ist eine Analogie mit denjenigen Vorgängen zu erwarten, welche ebenfalls auf Erhöhung des Turgors beruhen, insbesondere mit der Zellstreckung.

Die bahnbrechenden Untersuchungen von Sachs über die Streckung der Stengel und der Wurzeln beim Längenwachstum, und die vielen Arbeiten, welche im Anschluss an jene die Zellstreckung erforschten, ermöglichen es, eine sehr ausführliche Parallele zwischen Zellkontraktion und Zellstreckung zu ziehen.

Wir finden in folgenden Punkten Uebereinstimmung:

1. Die Zellhäute sich streckender und kontraktiler Zellen sind sehr dehnbar.
2. Die Zellhäute beider Gruppen von Zellen sind durch ihren Turgor gespannt.
3. Diese Spannung lässt sich durch Wasseraufnahme bedeutend erhöhen.
4. Der Turgor dehnt die Zellhäute in verschiedenen Richtungen in sehr ungleicher Weise aus.

Dagegen verhalten sich beide in folgenden Punkten verschieden:

1. Das Maximum der Dehnbarkeit fällt bei der Streckung mit der Richtung der Achse des Organs resp. der Zellen zusammen; bei den kontraktilen Zellen fällt in diese Richtung das Minimum der Dehnbarkeit.
2. Die sich streckenden Zellen werden, so weit bekannt, bei Erhöhung des Turgors in allen Richtungen ausgedehnt, die kontraktilen Zellen dagegen in der Längsrichtung verkürzt.

Betrachten wir diese beiden letzteren Punkte etwas näher, so werden wir sehen, dass sie nicht von prinzipieller Bedeutung sind. Denn die Richtung des Maximums der Dehnbarkeit hängt offenbar nicht ohne Weiteres von der Form des Organes ab, sondern ist wohl einfach eine Erscheinung der Adaption, indem durch sie die Richtung des stärksten Längenwachstums bestimmt wird. Darum sind die Zellhäute sich streckender Zellen in der Längsrichtung dehnbarer als in der Querrichtung, und haben diejenigen der kontraktilen Zellen das Maximum der Dehnbarkeit in der Querrichtung.

Was den zweiten Punkt anbelangt, so ist er, wie wichtig er auch scheine, doch nur quantitativer Natur. Wenn ein dehnbarer Körper, z. B. ein Kautschukstreifen in einer Richtung ausgedehnt wird, so zieht er sich in der Richtung senkrecht auf dieser zusammen. Die Grösse dieser Zusammenziehung hängt in bestimmter Weise von der Grösse der Ausdehnung ab. Wenn die ausdehnende Kraft dieselbe bleibt, aber die Dehnbarkeit wechselt, so ändert sich mit der Grösse der Ausdehnung auch die der Zusammenziehung in der Quere. Zellhäute werden durch den Turgor gleichzeitig und mit derselben Kraft in allen Richtungen ausgedehnt; sie sind aber in verschiedenen Richtungen verschieden dehnbar. Wirke der Turgor nur in der Längsrichtung, so würde die Zelle durch ihn länger und schmaler werden. Genau dasselbe würde offenbar der Fall sein, wenn die Haut ausschliesslich in der Längsrichtung dehnbar wäre. Aber auch, wenn die Dehnbarkeit in der Querrichtung nur sehr viel kleiner wäre als in der Längsrichtung, würde die Zelle sich durch den Turgor verschmälern.

Die sich streckenden und die kontraktilen Zellen stimmen nun darin überein, dass ihre Zellhäute in der einen Richtung viel dehnbarer sind als in der

anderen; die Differenz ist aber bei ersteren offenbar nicht gross genug, um eine Grössenabnahme in einer Richtung zu Stande kommen zu lassen, bei letzteren aber wohl.

Man sieht, dass die kontraktilen Zellen in allen Punkten mit den sich streckenden übereinstimmen, nur dass sie anders orientirt sind, und dass die Verschiedenheit in der Dehnbarkeit ihrer Zellhäute in verschiedenen Richtungen eine viel grössere ist als bei jenen.

Zieht man nun noch in Erwägung, dass beide Formen von Zellen auf die Dauer bleibende Aenderungen erleiden (wachsen), und dass in beiden die Aenderungen offenbar in derselben Weise von den Turgorercheinungen abhängen, so wird man mir wohl zustimmen, wenn ich als Hauptresultat der vorliegenden Arbeit den Satz aufstelle:

Die Kontraktion der Wurzeln ist eine besondere Form der Zellstreckung.

§ 13. Ueber den Einfluss der Dehnbarkeit der Zellhäute auf deren Wachstum.

Die mitgetheilten Resultate sind geeignet, die Aufmerksamkeit, mehr als es bisher geschah, auf die Bedeutung der Dehnbarkeit der Zellhäute für das Wachstum zu lenken. In der bekannten Sachs'schen Theorie des Wachsthum spielt allerdings diese Dehnbarkeit eine Hauptrolle, indem die Dehnung selber als eine der wichtigsten Ursachen des Zellhautwachsthum betrachtet wird. Jedoch hatte Sachs nur eine Form des Wachsthum, das Längenwachstum oder die sogenannte Streckung hauptsächlich im Auge, nur diese Form war bisher so weit empirisch durchforscht, dass sie eine hinreichende Basis für seine Theorie bilden konnte. Wir haben nun, so zu sagen, das andere Extrem kennen gelernt, und wir haben gesehen, wie auch hier die Erscheinungen sich den von Sachs entwickelten Prinzipien unterordnen. Wir sahen, welche Eigenschaften beiden Extremen gemeinschaftlich sind, und in welchem Punkte sie differiren. Dieses führt uns selbstverständlich dazu, jenen gemeinschaftlichen Eigenschaften eine viel allgemeinere Bedeutung für die Wachsthumerscheinungen beizulegen, und für die Differenzpunkte nach Abstufungen und verbindende Gliedern zu suchen.

Betrachten wir also das Wachstum von Zellen und Organen als in erster Linie bedingt durch die Turgorkraft des Zellinhaltes und die Dehnbarkeit der Zellhaut, so ist es deutlich, dass jene nur die totale Intensität des Wachsthum reguliren kann, während sämmtliche Formänderungen, welche eine Zelle bei ihrem Wachstum erleidet, durch letzteren Factor bedingt sein können. Denn die Turgorkraft ist nothwendig an allen Punkten der Zelle dieselbe, die Dehnbarkeit der Haut kann aber, sowohl an verschiedenen Punkten, als auch in verschiedenen Richtungen verschieden sein.

Wir wollen das Gesagte an einigen Beispielen beleuchten¹⁾. Zunächst in Bezug auf mögliche Dehnbarkeit in verschiedenen Richtungen. Wählen wir uns eine niedrige cylindrische Zelle, und es sei die gebogene Wand in der Richtung senkrecht zu den beiden Endflächen sehr stark dehnbar, in anderen Richtungen nur wenig dehnbar. Jede Erhöhung des Turgors wird eine solche Zelle höher machen, und falls die Endflächen wenig dehnbar sind, wird dabei

1) Vergl. auch Sachs Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. S. 780.

einfach aus dem niedrigen, ein hoher Cylinder werden. Ist die Cylinderwand in der Querrichtung etwas mehr dehnbar, so wird die Zelle gleichzeitig bauchig aufgeblasen werden.

Herrscht in einer Zelle oder einem Organ die Dehnbarkeit in der Längsrichtung vor, so wird es sich hauptsächlich in dieser Richtung verlängern; herrscht die Dehnbarkeit in querer Richtung vor, so wird es sich verbreitern. So mag eine jugendliche Kartoffelknolle am Ende ihres Stolo dadurch entstehen, dass die anfangs geringe Dehnbarkeit der Zellen in der Querrichtung sehr bedeutend zunimmt. Derselben Ursache dürfte das Dickenwachsthum von fleischigen Wurzeln, Knollen, Zwiebeln und dergleichen zuzuschreiben sein, soweit es wenigstens nicht durch cambiale Neubildungen vermittelt wird.

Dass blattartige Organe vorwiegend in zwei Richtungen und nicht auch in der dritten wachsen, erklärt sich wahrscheinlich aus einer sehr geringen Dehnbarkeit der Zellhäute in jener Richtung.

Denken wir uns an einer kugeligen Zelle die Dehnbarkeit an einem Punkte in allen Richtungen grösser als an jedem anderen Punkte. Eine kräftige Zunahme des Turgors wird eine solche Zelle offenbar an jenem Punkte ausstülpfen, und dauert die Dehnbarkeit dort fort, so wird unter Umständen eine Röhre aus der Zelle hervortreten können, wie solches zum Beispiel bei keimenden Pollenkörnern und Sporen der Fall ist. Eine Epidermiszelle, deren Aussenwand dehnbarer ist als die übrigen Wände, wird unter dem Einfluss des Turgors zur Papille oder zum Haar auswachsen können. Differenziren sich an dem Haare wieder verschiedene Punkte maximaler Dehnbarkeit, so wird es sich verzweigen u. s. w. Ob eine Cambiumzelle, welche zur Holzfaser wird, ihre ursprüngliche Länge beibehalten, oder sich durch Spitzenwachsthum vergrössern wird, wird von der Dehnbarkeit ihrer Haut an den beiden Enden abhängen. Ein eclatantes Beispiel liefern die Thyllen, deren Entstehung wohl stets durch grosse Dehnbarkeit der Tüpfelhaut und hohen Turgor der sich ausstülpenden Zelle erklärt wurde.

Es würde zu weit führen, wollte ich alle übrigen sich darbietenden Fälle aufzählen. Ich halte dieses auch für überflüssig, denn man wird sich schon überzeugt haben, dass überhaupt die Vertheilung der Dehnbarkeit über die Zellhaut während des Wachsthums die Form der fertigen Zelle bedingen muss. Bei mehrzelligen Organen wird die Sache selbstverständlich complicirter, denn hier kann auch der Turgor an verschiedenen Stellen eine verschiedene Grösse erreichen, und so z. B. die Ursache zu lokalen Ausstülpungen werden.

Es wäre sehr wichtig, die Dehnbarkeit der Zellhäute von den erörterten Gesichtspunkten aus einer experimentellen Prüfung zu unterwerfen. Die Vergleichung der Form der Zellen im wasserreichen und im plasmolytischen Zustande wird hierzu in vielen Fällen, wenigstens bei hinreichend grossen Unterschieden in der Dehnbarkeit, das Mittel bieten.

Der denkende Leser wird vielleicht noch einen Schritt weiter gehen wollen, und eine Antwort auf die Frage verlangen, durch welche Ursachen die ungleiche Dehnbarkeit der Zellhäute selbst bedingt wird. Eine Antwort auf diese Frage kann aber gegenwärtig noch kaum in Aussicht gestellt werden, nur so viel lässt sich sagen, dass die fragliche Eigenschaft der Zellhäute ohne Zweifel der Hauptsache nach durch die erblichen und physikalischen Eigenschaften des Protoplasma verursacht wird.