

ÜBER DIE TORSION DES STENGELS VON
PSILOTUM BERNHARDI,
BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER AUTONOMEN BEWEGUNGEN.

Von
W. L. BEEKMAN.

Mit 1 Tafel.

Einleitung.

Gegenstand dieser Untersuchung war eine im Hortus Botanicus in Groningen unter dem Namen *Psilotum Bernhardi* Hort. gezogenen Art der Gattung *Psilotum*. Ausser dieser Art befindet sich dort überdies die Art *Ps. triquetrum*. Weil aber erstere die zu untersuchende Erscheinung — nämlich die besonders auffällige Torsion nach rechts der meisten Stengel — in höherm Grade aufwies als *Ps. triquetrum*, habe ich mich in dieser Abhandlung hauptsächlich auf die Art *Ps. Bernhardi* beschränkt.

Die Pflanze Fig. 1 (Sporophyt) besteht aus einem verzweigten Rhizome mit Wurzelhaaren, aus dem die oberirdischen Stengel entstehen. Im allgemeinen ist der untere Teil des Stengels mehr oder weniger zylindrisch, während die dünnern, verzweigten Stengelteile — im Querschnitt — etwa dreieckig sind. Die Verzweigung ist im allgemeinen dichotom, während die Ebenen der aufeinander folgenden Verzweigungen meistens einen Winkel von $\pm 90^\circ$ bilden.

Der Stengel trägt Blätter und Sporophylle. Die Blätter sind stark reduziert, die Sporophylle gegabelt; diese vertreten gleichsam ein Blatt mit zwei Gipfeln, zwischen denen ein gestieltes, zwei- oder dreifachiges Sporangium steht. Die Blätter und Sporophylle sind an richtige Blatt-rippen befestigt, von denen auf den dickern, untern Stengelteilen 4 bis 8 vorkommen, während sich an den

obern, dünnen immer 3 befinden. Die Sporophylle sind auf dieselbe Weise wie die gewöhnlichen Blätter eingepflanzt und finden sich namentlich an den letzten Verzweigungen, obgleich, mehr nach unten, vereinzelt statt eines gewöhnlichen Blattes ein Sporophyll vorkommt. (Auch an den letzten Verzweigungen tritt ein Blatt vereinzelt an die Stelle eines Sporophylles. Die Blattstellung ist denn auch an den dickern Stengeln ziemlich unregelmäßig, an den dünnern, obern Stengelteilen dagegen immer äusserst regelmässig, und zwar vorzustellen durch $1 + 2$ (oder Divergenz $\frac{1}{3}$).

Sehr auffällig ist beim Spross eine eigentümliche Torsion. Diese findet sich bei beiden mir zur Verfügung stehenden Arten, obgleich bei *Ps. Bernhardi* weit stärker als bei *Ps. triquetrum*. Bei beiden Arten ist die Torsion immer rechtsläufig¹⁾ während im allgemeinen alle dünnern Stengelteile sehr deutlich, die dickern, untern Stengel dagegen nicht oder beinahe nicht tordieren. Weil ich mich gerade mit dieser Torsion näher

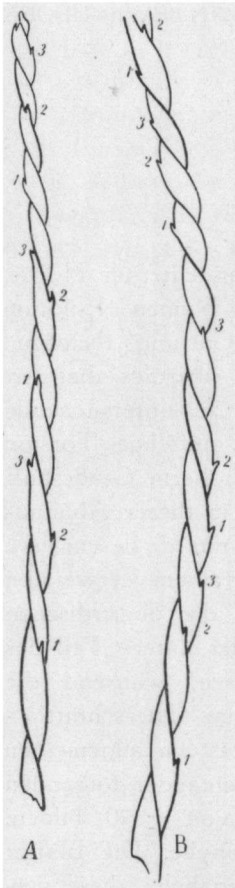


Fig. 2. *Psilotum Bernhardi*; Stengelteile mit entgegengesetzter Grundspirale. A Grundspirale nach rechts. B Grundspirale nach links.

1) Die Richtung der Torsion ist bestimmt worden auf die Weise, wie das meistens in der Botanik geschieht. Man denkt sich nämlich in die Spirale hinein und beurteilt dann die Windung von unten nach oben. Von aussen besehen steigt eine rechts windende Spirale also an der Vorderseite von rechts unten nach links oben, an der Hinterseite von links unten nach rechts oben.

beschäftigen wollte, habe ich mich bei meinen Untersuchungen denn auch hauptsächlich auf *Psilotum Bernhardi* beschränkt.

Wo denn auch in dieser Abhandlung einfach von der Pflanze, dem Stengel u. s. w. gesprochen wird, wird gemeint *Ps. Bernhardi*, der Stengel von *Ps. Bernhardi* u. s. w.

Die dünnern, obern Stengelteile dieser Pflanze sind also sehr stark tordiert. Über die Länge von einem Internodium beträgt diese Torsion mindestens 120° , so dasz, infolge der Blattstellung, die Blätter oft in ziemlich groszer Entfernung über einander stehen (Fig. 2). Oft aber ist die Torsion noch grösser, sie beträgt dann über die Länge von einem Internodium mehr als 180° .

Anlässlich dieser auffälligen Erscheinung habe ich mir folgende Fragen vorgelegt:

Was ist (sind) die Ursache(n) dieser Torsion? Warum ist diese immer rechtsläufig und was ist der Grund weshalb die dickern, untern Stengelteile nicht tordieren?

KAPITEL I.

Eingehendere Besprechung der Torsion.

Um eine Einsicht in die Ursachen der Torsion zu bekommen, möchte ich hier eine kurze Übersicht über die Weise, wie eine Torsion entstehen kann, vorausschicken.

Eine Torsion kann sein:

- 1^o. eine Zwangsdrehung — wie sie u. a. vorkommt bei *Dipsacus* (1) ¹⁾. Hier bleiben nämlich die Blattbasen verbunden, so dass durch die Streckung die Torsion erfolgt;
- 2^o. eine hygroskopische Bewegung — wie z. B. bei der Frucht von *Stipa pennata*, wo die Torsion durch die infolge der Austrocknung windenden Zellen zu Stande kommt, nebst grösserer Verkürzung der zentralen Fasern hinsichtlich der mehr peripheren; (2)
- 3^o. könnte man sich vorstellen, dass eine Torsion entstünde infolge einer „Drehung“ der Scheitelzelle, dies wäre aber vielmehr eine uneigentliche Torsion, weil eine wirkliche Drehung dabei nicht aufzutreten braucht;
- 4^o. eine paratonische Bewegung und zwar:
 - a. eine geotropische. Von dieser finden sich in der Literatur Beispiele:
 - 1 bei Blattstielen z.B. von *Lophospermum scandens*, (3)
 - 2 bei Zweigen z.B. von Eibe und Fichte (4) und bei *Philadelphus*, (5)
 - 3 bei dorsiventralen Blüten z.B. bei *Aconitum napellus*; (6)

¹⁾ Sieh Literaturverzeichnis.

b. eine phototropische. Von dieser finden sich in der Literatur Beispiele u. a.:

1 bei Blättern-z. B. von *Calystegia* (Frank 1870) (4)
von *Malvaceen*, (7),

2 bei einigen Blütenstielen (Schwendener und Krabbe) (5).

Die Mechanik der Mehrzahl dieser Torsionen ist jedoch noch unklar;

5^o. eine autonome Bewegung; von dieser kennt die Literatur auch mehrere Beispiele z. B.:

a. die Blütenstiele von *Vallisneria* und manchen *Cyclamen*-arten (8);

b. die Blätter der als *Juncus spiralis* bezeichneten *Juncus*-rassen (9);

c. die Blätter von *Typha* und manchen andern schmalblättrigen Monokotylen;

d. der Fruchtknoten von *Streptocarpus*;

e. Labellum von *Himantoglossum*;

f. Internodien von *Chara*.

All diese Bewegungen sind jedoch noch nicht genauer studiert, so dass es sehr gut möglich ist dass ein Teil paratonisch ist.

Nach dieser kurzgefassten Übersicht könnte nun die Frage gestellt werden, zu welcher Gruppe die Torsion von *Psilotum Bernhardi* gehört. Sukzessive werden wir dies bei den verschiedenen Gruppen untersuchen und somit komme ich zu der ersten Frage: Ist die Torsion von *Ps. Bernhardi* eine Zwangsdrehung?

In der Tat gibt es Gründe genug sich diese Frage zu stellen, wird doch bei oberflächlicher Beobachtung der Torsion, gerade durch die Blattrippen am Stengel, der Gedanke hervorgerufen, man habe hier mit einer solchen Drehung zu tun, wie bei *Dipsacus*. Wäre dies aber der Fall, so müsste die Torsion mit der Blattstellung zusammenhängen — d. h. dann wären die Torsion und die Grundspirale der Blattstellung homodrom. Dies nun ist durch-

aus nicht der Fall, weil die Grundspirale, was die Blattstellung anbetrifft, ebensowohl links-, als rechtsdrehend sein kann (Fig. 2), während die Torsion immer nach rechts ist. Von *Ps. Bernhadi* wurden hierauf 30 Zweige untersucht, 17 Male wurde hierbei eine linkswindende, 13 Male eine rechtswindende Grundspirale angetroffen. Auch bei *Ps. triquetrum* fand ich dasselbe; von 30 hierauf untersuchten Zweigen zeigten 18 eine linkswindende, 12 eine rechtswindende Grundspirale. Überdies geht bisweilen an einem Stengel die Grundspirale auf einmal von einer linkswindenden in eine rechtswindende über, während bei einer Dichotomie oft der eine Stengel eine linkswindende, der andere eine rechts windende Grundspirale hat.

Aus der Tatsache also, dasz, wie sich aus dem Vorhergehenden ergibt, bei einer rechtswindenden, wie bei einer linkswindenden Grundspirale, die Torsion immer nach rechts ist, geht hervor, dasz diese Torsion ganz unabhängig ist von der Blattstellung m. a. W. dasz die Torsion keine Zwangsdrehung ist. In diesem Zusammenhang bemerken wir weiter noch, dasz bisweilen am Stengelteil zwischen zwei aufeinander folgenden Verzweigungen absolut kein Blatt vorkam, wohl aber eine Torsion gefunden wurde.

Dasz die Torsion, wie sie vorkommt bei der lebenden Pflanze, keine hygroskopische Bewegung ist, ist fast selbstverständlich. Dasz aber doch der Wassergehalt der Zellwände Einfluss auf die Grösze der Torsion ausübt, wurde mir schon bald klar. Es fiel mir nämlich auf, dasz tote, ausgetrocknete Stengelteile, eine weit stärkere Torsion aufwiesen als die lebenden. Um dies zu kontrollieren, wurden folgende Experimente angestellt.

Ein oberer, lebender etwa 3 c.m. langer Stengelteil, wurde auf einen dünnen Glasdraht gesteckt und der Draht mittels Fensterkitt an eine der Seitenwände eines kleinen Porzellanschälchens wagerecht befestigt (auf diese Weise war das untere Ende also wieder unbeweglich) Darauf

wurde mittels eines Präpariermikroskopes, an dem sich ein Zeichenprisma und Spiegel befanden (Präparierstativ nach P. Mayer) das Objekt gezeichnet und darauf längere Zeit (etwa 2 Monate) der Luft ausgesetzt, um völlig austrocknen zu können Für den Verlauf dieses Experimentes siehe Fig. 3.

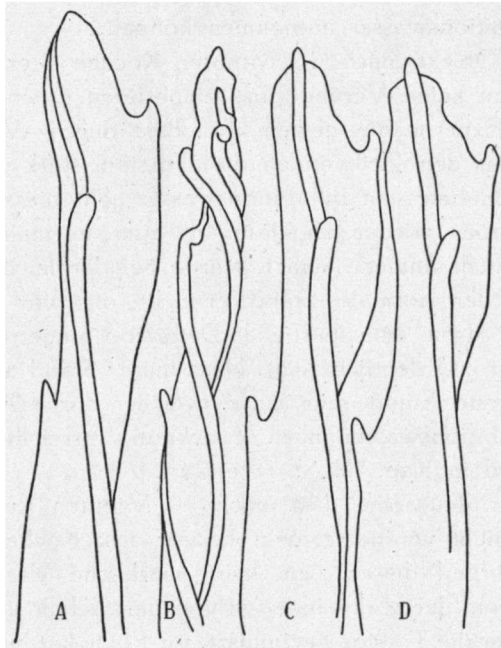


Fig. 3. Ps. Bernhardi; obere Stengelteile. Einfluss des Gehaltes an Imbibitionswasser auf die Torsion. Erklärung im Texte.

- In dieser Abbildung stellen die einzelnen Figuren vor:
- A. Normaler Zustand der Torsion beim lebenden Objekt.
 - B. das Objekt nachdem es etwa 2 Monate an der Luft getrocknet ist; die Torsion hat also sehr stark zugenommen. Darauf wurde das Schälchen, um zu untersuchen ob die Wände aufs neue Imbibitionswasser aufnehmen und infolgedessen die Torsion wieder beeinflussen können, mit destilliertem Wasser gefüllt.

- C. das ausgetrocknete Objekt nachdem es sich während 4 Tagen in destilliertem Wasser befunden hat; die Torsion ist dann zurückgegangen, sogar bis über den normalen Stand. Darauf wurde das Wasser auf 100° C. erhitzt um zu untersuchen ob die Wände noch mehr Imbibitionswasser aufnehmen können.
- D. das Objekt nach 10 Minuten Kochen — es ist also nahezu keine Veränderung eingetreten.

Diese Experimente zeigen also, dass durch Wasserentziehung aus den Zellwänden die Torsion stark zunimmt, durch Aufnahme von Imbibitionswasser geht diese stärkere Torsion aber wieder ungefähr bis zum normalen Stand zurück. Nicht immer nämlich wurde bei dergleichen Experimenten der normale Stand erreicht, oft war auch im Vergleich dazu eine partielle Detorsion eingetreten, wie auch Fig. 3 C deutlich zeigt. Dass dieser Stand tatsächlich der äusserste Stand sein muss, welcher durch Aufnahme von Imbibitionswasser nach Trocknung erreicht werden kann, wird in Kap. III S. 41 erklärt.

Aus der Tatsache, dass nach 10 Minuten Kochen, die Torsion nicht verändert, geht hervor dass Kochen, wenigstens während dieser Zeit, keine merkliche Veränderung der Struktur der Zellwände, wovon der Gehalt an Imbibitionswasser die Torsion beeinflusst, zur Folge hat, wenigstens nicht in dem Masse, dass dadurch das Imbibitionsvermögen verändert. Dies wurde weiter durch mehrere Kontrollexperimente bestätigt. Eins von diesen sei hier kurz beschrieben (sieh Fig. 4). Hierbei wird nämlich die Austrocknung auf schnellere Weise erzielt, indem die Objekte zuerst während einiger Zeit in absoluten Alkohol gebracht werden.¹⁾

- A. normaler Zustand der Torsion.
- B. das Objekt nach etwa 15 Minuten in Alc. abs. Die Torsion hat also ein wenig zugenommen.

¹⁾ Bei diesem Experimente, wie bei andern ähnlichen Versuchen, waren die Objekte befestigt, wie oben angegeben bei Fig. 3.

- C. das Objekt nach Austrocknung — die Torsion hat also stark zugenommen.
- D. das ausgetrocknete Objekt in destilliertem Wasser nach 10 Tagen; die stärkere Torsion ist dann wieder zum Teil aufgehoben, der normale Zustand aber noch gar nicht erreicht. Dieser Zustand ist.

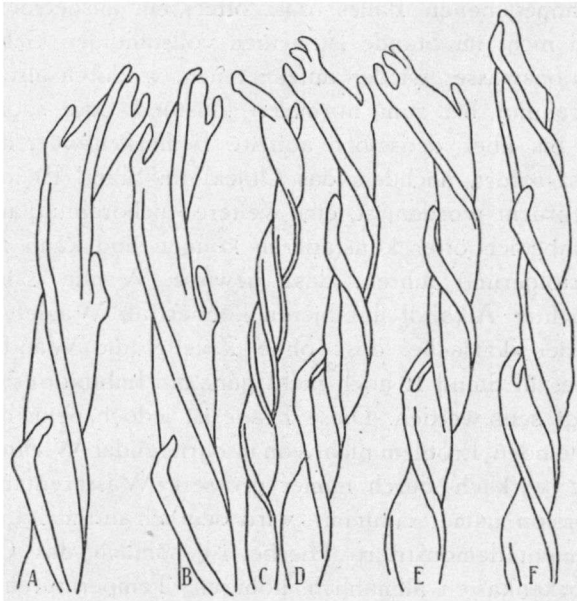


Fig. 4. Ps. Bernhardi; obere Stengelteile. Durch Kochen verändert sich das Imbibitionsvermögen der Zellwände nicht. Weitere Erklärung im Texte.

- E. nach 10 Minuten Kochen des Wassers nicht verändert. Dann wird wieder das Objekt in Alc. abs. gebracht. Es stellte sich heraus, dass
- F. nach 5 Minuten diese Rückdrehung grösser geworden war, aber noch immer nicht den normalen Stand erreicht hatte; dies war auch nicht der Fall als zwei Tage später das Objekt noch einmal beobachtet wurde.

Ausser einer Bestätigung der beim vorigen Experiment erzielten Resultate, ergibt sich aus dieser Reihe von Experimenten, dass auch ein wasserentziehendes Mittel wie absoluter Alkohol die Torsion in positivem Sinne beeinflussen kann d. h. sie grösser macht (man vergleiche Fig. 4A mit 4B) Zugleichzeit gibt dieses Objekt ein Beispiel des schon oben angegebenen Falles, dass öfters ein ausgetrockneter Stengel nicht im Stande ist, seinen vollständigen Gehalt an Imbibitionswasser wieder aufzunehmen, wodurch also keine Rückdrehung bis zum normalen Zustand oder sogar ein wenig bis über denselben auftritt. Bemerkenswert hierbei ist, dass sofort, nachdem das Objekt (in Stand E) in abs. Alc. gebracht worden ist, eine weitere Rückdrehung auftritt. Dies habe ich öfter konstatieren können und kann zu der Schlussfolgerung führen, dass gewisse Wände schneller und leichter Alkohol imbibieren können als Wasser, angesichts der Tatsache, dass ohne Zweifel die Wände des Objektes in Stand E noch nicht ganz mit Imbibitionswasser gesättigt sein werden. Diese Frage ist jedoch beim hier zu behandelnden Problem nicht von integrierender Wichtigkeit.

Dass wirklich durch immer grössere Wasserentziehung die Torsion immer zunimmt, wird deutlich durch folgendes Experiment demonstriert. Hierbei ist nämlich das Objekt im Trockenkasten allmählich höheren Temperaturen ausgesetzt worden, wobei die Torsion auch immer zunahm (sieh Fig. 5). Erklärung der Figur.

- A. normaler Zustand der Torsion.
- B. nach Erhitzung im Trockenkasten auf 30° C.
- C. nach Erhitzung im Trockenkasten auf 60° C.
- D. nach Erhitzung im Trockenkasten auf 70° C.
- E. nach Erhitzung im Trockenkasten auf 100 C.

Bei andern Objekten mit denen ich auf dieselbe Weise verfuhr, konnte diese stärkere Torsion wieder grösztenteils oder ganz rückgängig gemacht werden, indem ich das Objekt in Wasser brachte.

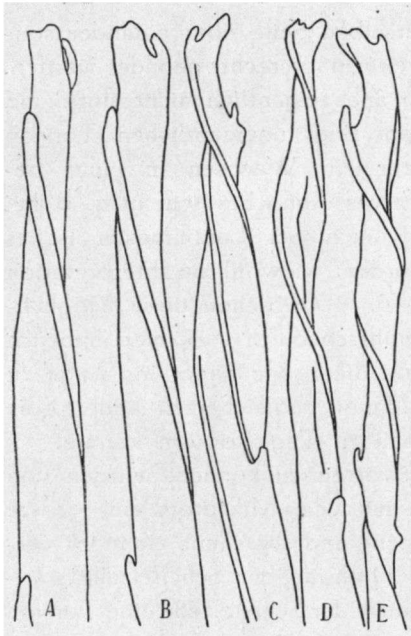


Fig. 5. Ps. Bernhardtii; obere Stengelteile;
bei Erhitzung im Trockenkasten.
Erklärung im Texte.

Aus den vorhergehenden Experimenten ergibt sich also dasz, obgleich ohne Zweifel, die normale Torsion des lebenden Stengels keine hygroskopische Bewegung ist, dennoch die Grösze der Torsion beim toten Stengel vom Wassergehalt der Zellwände abhängig ist, wobei denn auch eine Rückdrehung bis über den normalen Stand nicht möglich ist (abgesehen von der später zu besprechenden dann und wann auftretenden partiellen Detorsion). Die Ursachen der Torsion der lebenden Stengel und der stärkern Tor-

sion der toten Stengel sind also verschieden; deshalb wird letztere denn auch in einem besonderen Kapitel besprochen werden. Obgleich also die Kräfte, welche die Torsionen verursachen, verschieden sind, sind letztere dennoch nicht von einander zu trennen, und sie stehen unbedingt, was Richtung u.s.w. anbetrifft, zu einander in engster Beziehung.

So komme ich denn zu der am Anfang dieses Kapitels unter 3° aufgeworfenen Frage, ob nämlich die Torsion entstehen könnte durch eine Drehung der Scheitelzelle. Hierbei müsste man also annehmen, dasz die Scheitelzelle durch irgend eine Ursache eine drehende Bewegung macht, oder dasz die Zellen, welche später irgend ein System ergeben

sollen, nicht immer an derselben Seite über einander, sondern fortwährend etwas weiter nach rechts gebildet werden. Eine Torsion findet denn auch eigentlich nicht statt, und hier dürfte man also von einer uneigentlichen Torsion sprechen, weil es vielmehr ein Wachsen in einer bestimmten Richtung ist. Etwas Ähnliches scheint z. B. bei *Chara* vorzukommen und auch bei Laubmoosen ist es wiederholt beschrieben worden, wiewohl die Interpretation verschieden ist (10, 11, 12, 13, 14). Obschon diese Möglichkeiten mir selbst sehr unwahrscheinlich vorkamen, habe ich mich dennoch entschlossen, die Frage näher ins Auge zu fassen, weil das Studium davon zugleichzeit andere, die Torsion betreffenden Sachen zu Tage fördern könnte.

Um diese Frage beantworten zu können, wurden von einigen Vegetationskegeln mit dem Mikrotom eine grosse Anzahl Querschnitte gemacht und diese mit einander verglichen, denn, wenn eine Drehung der Scheitelzelle stattfindet, musz schon sofort unter der Scheitelzelle eine Torsion nachweisbar sein an aufeinander folgenden Querschnitten.

In Fig. 6 sind einige derartigen Schnitte aus einer ganzen Reihe zusammengestellt. Die Schnitte sind 5 M. dick und es ist vom obern Teil jeder Schnitt von mir gezeichnet worden.

Bis zu Schnitt 189 war absolut keine Drehung zu konstatieren wie sich u. a. leicht ergibt aus einer Vergleichung (mittels Aufeinanderlegung) der Schnitte 103, 115, 126, 140, 169, 180 mit 189. Etwa 50 Schnitte nach unten findet sich schon eine Veränderung, welche auf eine Drehung deutet, wie eine Vergleichung (Aufeinanderlegung) von Schnitt 227 und 242 mit 189 zeigt. Diese Drehung ist jedoch noch sehr gering, wird aber nach unten allmählich grösser, wie sich aus einer Vergleichung von Schnitt 189 mit 289, 313, 327, 345, 362, 388, 479, 599 und 748 ergibt. Bei diesen letzten Schnitten findet sich sogar schon eine Torsion von etwa 15° .

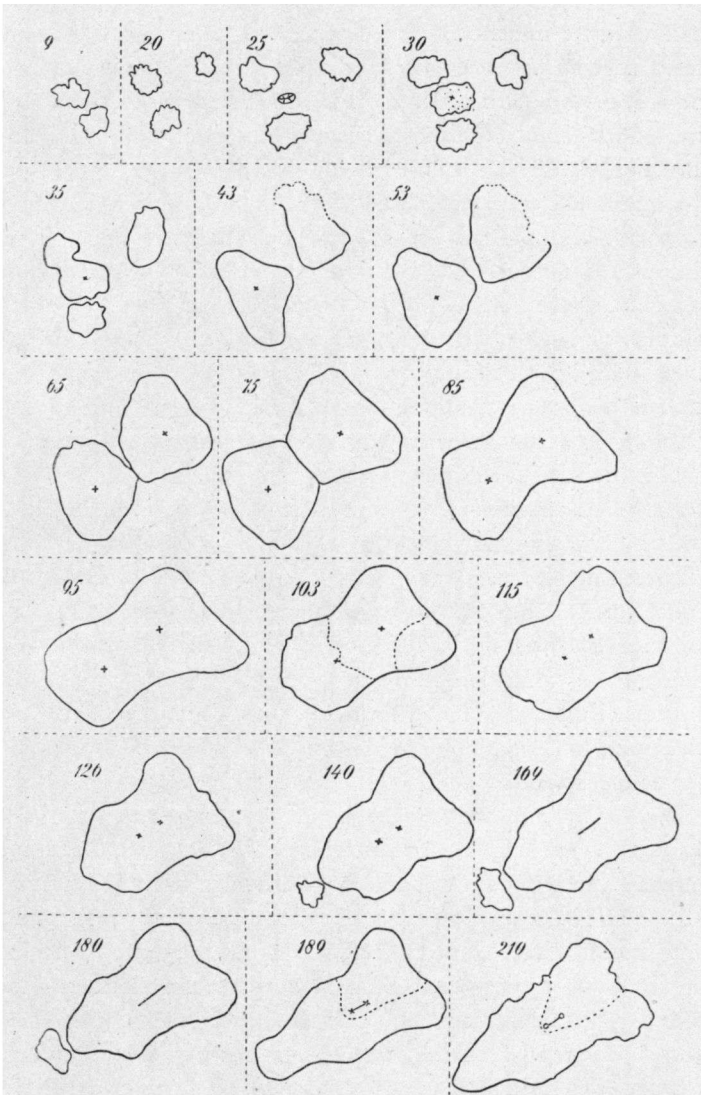


Fig. 6a. *Psilotum Bernhardtii*. Vegetationskegel; Serien Querschnitte. Dicke der Schnitte 5 M. Die Ziffern bezeichnen die Nummer des Schnittes. \times = Procambiumbündel. Sieh weiter Text.

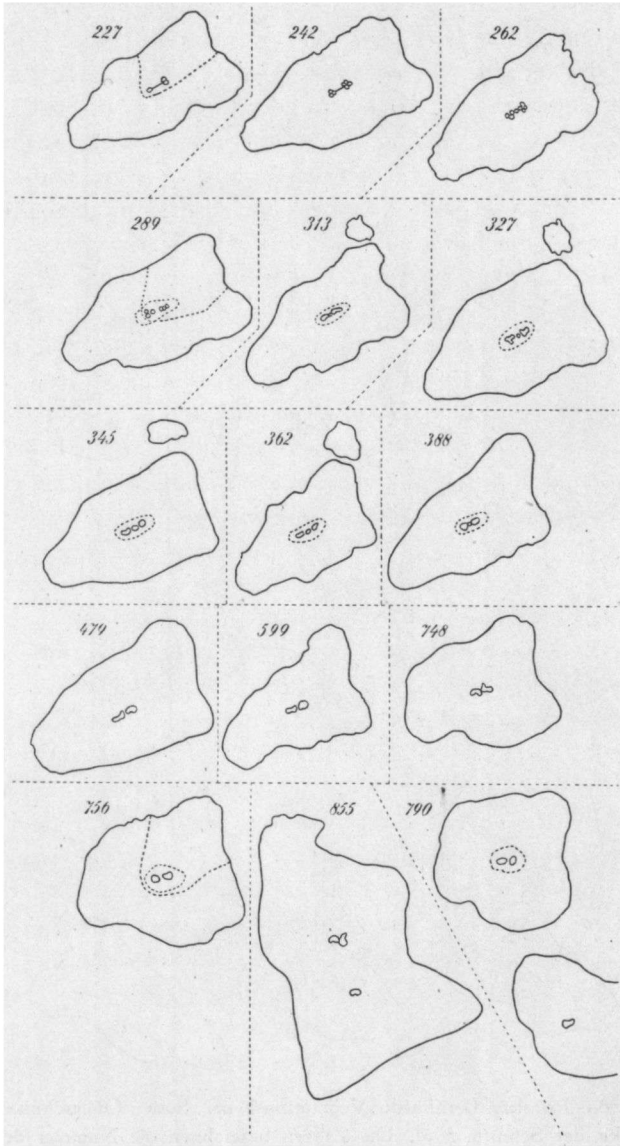


Fig. 6b. Erklärung, siehe Fig. 6a.

Während weiter etwa bis zu Schnitt 150 nur zwei Procambiumbündel zu beobachten waren (Fig. 12) (in Fig. 6 mittels eines Kreuzes bezeichnet) welche sich da zu einem einigermaßen in die Breite gezogenen Bündel vereinigten, tritt bei Schnitt 189 zum ersten Male an zwei Stellen in diesem Procambiumbündel Protoxylem auf (Fig. 13). Diese Anzahl Protoxylelemente nimmt weiter nach unten allmählich zu, und es hat sich schon etwa bei Schnitt 750, ein vollständiger Zentralzylinder mit Endodermis entwickelt (man vergleiche Fig. 14, 15, 16, 17).

Diese Beobachtungen zeigen also schon dasz vor dem Auftreten von Protoxylem keine Drehung stattfindet; darauf tritt sie aber auf, zuerst schwach, aber, wie der Zentralzylinder sich mehr entwickelt, m. a. W. die Elemente sich mehr differenzieren, die meristematischen Zellen sich immer mehr in Dauergewebe umwandeln, nimmt auch die Torsion zu. Wo aber die Torsion genau anfängt, lässt sich nicht mit Sicherheit bestimmen, wohl können Grenzen angegeben werden, zwischen denen diese Stelle liegen muss. Als Grenzen könnte man z. B. im oben beschriebenen Fall Schnitt 189 und Schnitt 349 nehmen, oder m. a. W. etwa 0,95 m.m. und etwa 1,72 m.m. unter dem Vegetationspunkt. Daraus geht also hervor, dasz, wenn man eine konkrete Zahl annehmen will, die Torsion etwa 1,3 m.m. unter dem Vegetationspunkt auftritt. Einige anderen auf dieselbe Weise behandelten und untersuchten Vegetationskegel ergaben Ähnliches, immer war das Resultat: die Torsion tritt etwa gut 1 m.m. unter dem Vegetationspunkt auf, etwa an derselben Stelle, wo das Protoxylem sich zu entwickeln anfängt, oder ein wenig unterhalb derselben; der über der genannten Stelle liegende noch nicht differenzierte Teil des Vegetationskegels weist noch keine Torsion auf m.a.W. die Torsion entsteht nicht infolge einer Drehung der Scheitelzelle.

Auszer dieser Konklusion ergibt eine nähere Betrachtung

der Querschnitte der Vegetationskegel (Fig. 12 bis 18) noch andere Resultate. Diese möchte ich aber bei der Behandlung der Anatomie im folgenden Kapitel besprechen.

Endlich müssen wir also noch untersuchen ob die Torsion eine paratonische oder eine autonome Bewegung ist. Dies würde grösztenteils experimentell zu untersuchen gewesen sein, aber aus mehreren Gründen war dies meines Erachtens nicht nötig. Denn zunächst würde eine geotropische wie eine phototropische Torsion nur bei plagiotropen Organen vorkommen, und das ist bei *Psilotum* gar nicht der Fall; die orthotropen wie die plagiotropen Stengel zeigen die Torsion. Weiter deuteten einige Vorprüfungen darauf, dass die Torsion nicht eine paratonische, sondern eine autonome Bewegung ist und zwar eine autonome Nutation, also eine Bewegung, welche auf dem Wachstum bestimmter Stengelteile beruht, wobei dieses Wachstum nicht von äussern, sondern, also formativen Reizen beeinflusst wird, sondern, wie jedes normale Wachstum, abhängig von den formalen Bedingungen, durch innere Reize geregelt wird.

In den folgenden Kapiteln werden dafür die nötigen Beweise beigebracht werden.

Weil aber diese Bewegung auf innern Ursachen beruht, wird erst im zweiten Kapitel eine Übersicht gegeben werden von den Grundrissen der Anatomie, um dadurch einigermaßen eine Vorstellung vom Charakter dieser innern Ursachen, wie auch von den Gedanken, von denen ich mich beim weitem Studium habe leiten lassen, zu bekommen.

KAPITEL II.

Die Anatomie von *Psilotum* im allgemeinen und die von *Ps. Bernhardi* insbesondere; Beziehungen zwischen Anatomie und Torsion.

Beim Studium der Anatomie von *Ps. Bernhardi* zeigte es sich schon bald, dass gewöhnlich dasjenige, was bisher über die Anatomie der Gattung *Psilotum* veröffentlicht worden war, im allgemeinen auch für die Art *Bernhardi* galt. Ich werde also hauptsächlich davon in diesem Abschnitt eine Übersicht geben, indem ich dabei zugleich mitteile, was mein Befund war bei *Ps. Bernhardi*.

Die Pflanze dann ist, was ihre Anatomie anbetrifft, in drei Teile zu zerlegen;

- 1°. der oberirdische Stengel;
- 2°. das Rhizom;
- 3°. der Übergang zwischen Rhizom und Stengel.

A. Der oberirdische Stengel.

Die Epidermis (15) besteht aus einer Schicht Zellen, deren Auszenwand stark verdickt ist; die primäre Wand ist meistens verholzt, die sekundären Schichten nicht, während die Auszenseite mit einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt ist. (Fig. 7). Stomata finden sich in ziemlich grosser Anzahl und befinden sich ausschliesslich in den Zwischenräumen zwischen den Blattrippen, also nicht auf den Blattrippen selbst.

Bei der Rinde unterscheiden wir im allgemeinen drei Teile, nämlich die äussere Zone, welche aus Assimilations-

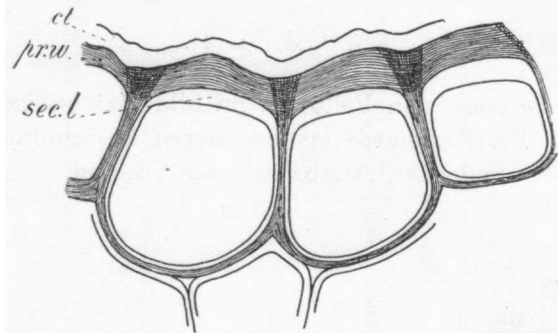


Fig. 7. *Ps. Bernhardi*; Epidermiszellen, (Querschnitt)
ct = cuticula *pr. w.* = primäre Wand (verholzt)
sec. l. = Sekundäre Schichten.

parenchym besteht; eine mittlere Zone, deren Zellwände verdickt und verholzt, sklerenchymatisch sind; die innern

Schichten dieser Zone sind kollenchymatisch und gehen allmählich in die dritte innere Zone über, welche teilweise aus dünnwandigen kollenchymatischen Zellen besteht. (Fig. 8). (Bei *Ps. triquetrum* sind diese sogar noch grössenteils verholzt).

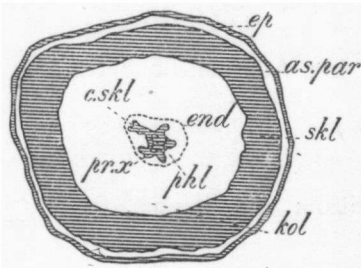


Fig. 8. *Psilotum. Bernh.* Unterer Teil eines dicken Stengels Querschnitt (schematisch); *ep* = Epidermis; *as. par* = Assimilationsparenchym; *skl* = Sklerenchym; *kol* = Kollenchym; *end* = Endodermis; *phl* = Phloem; *pr. x.* = premares Xylem; *c. skl* = Zentrales Sklerenchym.

Dieses Assimilationsparenchym, aus dem also die äussere Zone zusammengesetzt, ist sehr eigentümlich gebaut; die Zellen sind nämlich in senkrechter Richtung verlängert und weisen von oben nach

unten abwechselnd ringförmige Verengungen und Erweiterungen auf; auf tangentialen, wie auf radialen Durchschnitten

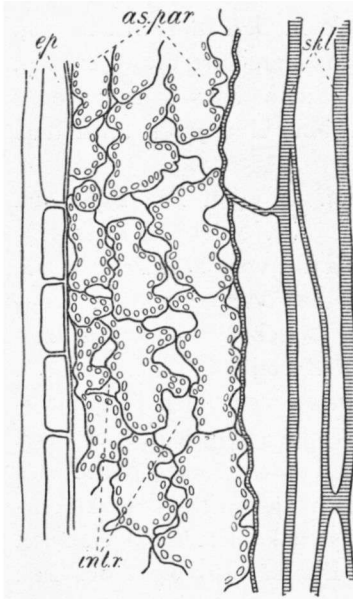


Fig. 9. Psilotum Bernh.; dicker Stengel; radiärer Längsschnitt, nur bis an die sklerenchymatische Rindenzone gezeichnet. *ep* = Epidermis; *as. par.* = Assimilationsparenchym oder konjugiertes Parenchym; *skl* = Sklerenchym; *int. r.* = Interzellularen.

machen sie also den Eindruck des sogenannten konjugierten Parenchyms (Fig. 9) während sie auf Querschnitten als nahezu isodiametrische Zellen erscheinen, die aber bei etwas tieferer Einstellung sich plötzlich verengen oder erweitern (Fig. 10). Es kommen also grosse Interzellularen in diesem Parenchym vor.

Weiter läuft durch den Stengel eine etwa zylindrische Stele, meistens gehen von der Stele keine Blattspurbündel nach den Blättern aus, (16, 17) und sonst findet sich in der Regel gerade unter dem Blatt auf dem Zentralzylinder eine kleine Rippe, die weiter nach unten verschwindet (18), von den Sporophyllen läuft aber wohl immer ein Leitbündel nach dem Zentralzylinder.

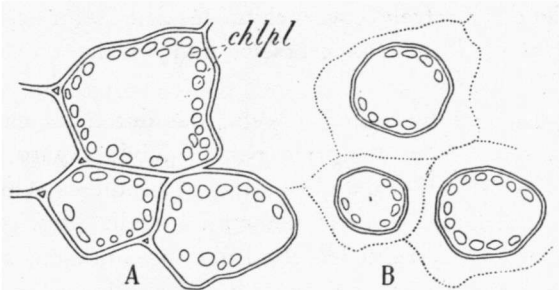


Fig. 10. Psil. Bernh. Zellen aus dem Assimilationsparenchym der Stengelrinde; Obenansicht. B = bei etwas tieferer Einstellung als A. *chlpl* = Chloroplasten.

Auf Querschnitt zeigt die Stele in den dickern Stengeln ein 5—7 strahliges Xylem; ganz unten ist dieses triarch, ebenso wie in den dünnern Stengeln, wo es di- oder triarch sein kann, während es am Übergang nach dem Rhizom diarch ist.

Dieses Xylem ist exarch (Fig. 17) (bei *Ps. triquetrum* Sw. wie bei *Ps. flaccidum* Wall nach Stiles (16) mesarch); es kommt hier also zentripetales Holz vor. Das Protoxylem besteht aus Schraubentracheiden, das Metaxylem aus Trep-pentracheiden und Übergängen zwischen Schrauben und und Treppentracheiden. Weiter fand ich bei *Ps. Bernhadi* namentlich in den dickern Stengelteilen auch Tüpfeltracheiden, mit einfachen spaltenförmigen Tüpfeln oder auch oft spaltenförmigen behöften Tüpfeln; die Mitte des Zylinders aber bildet ein ziemlich dickes Bündel Sklerenchymfasern (Fig. 8) Sekundäres Xylem kommt im allgemeinen nicht vor, obgleich dies nach Boodle (19) wohl der Fall sein soll im Übergang zwischen Rhizom und Stengel.

Um das Xylem herum liegt das Phloem, das sich aber nicht gut erkennen lässt und dessen Bau denn auch schwer zu bestimmen ist; auch findet sich kein deutlicher Perizykel; wohl eine gut entwickelte Endodermis mit Casparischen Punkten (Fig. 17).

Weiter nach oben in den Stengelteilen mittlern Umfanges schwindet das Zentrale Sklerenchym aus dem Zentralzylinder, es wird nicht durch Mark ersetzt und wir haben hier also eine richtige Protostele.

Das periphere Festigungsgewebe, das durch den mittleren sklerenchymatischen Teil der Rinde gebildet wird, findet sich hier noch gut entwickelt (Fig. 11), dieses schwindet aber grösztenteils in den dünnen Stengeln (Fig. 11), es macht hier sogar stark den Eindruck, dass nur das Kollenchym übriggeblieben ist; es gibt aber, obwohl schwach, noch die Holzreaktionen. Übrigens kommen, sowohl in den mittelmässig dicken, wie in den dünnen Stengeln, dieselben

Gewebe vor, wie in den dickern, untern Teilen. Für die Entwicklung des peripheren Sklerenchyms und des zentralen Sklerenchyms des Zentralzylinders sehe man Kap. VI.

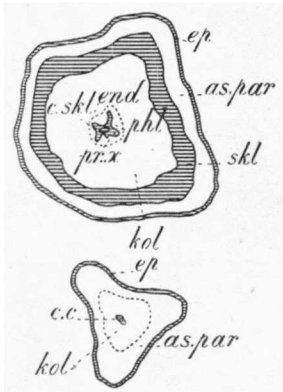


Fig. 11. *Psilotum Bernhardtii*
Oben; Querschnitt mittlerer
Stengel Unten; Querschnitt
dünner, oberer Stengelteil *ep*
= Epidermis; *as. par.* = As-
similationsparenchym *skl.* =
Sklerenchym; *kol* = Kollen-
chym; *end* = Endodermis;
pht = Phloem; *pr. x* = pri-
märes Xylem; *c. skl.* = Zen-
trales Sklerenchym; *c.c.* =
Zentralzylinder.

Da, wie im vorigen Abschnitt dargetan ist, die Torsion etwa 1,3 m.m. unter dem Vegetationspunkt auftritt, möge hier denn auch der Behandlung der Anatomie des Rhizoms eine Besprechung des Baues des Vegetationskegels vorangehen (sieh dafür die Fig. 12 bis 19).

Dieser Vegetationskegel nun besteht, gerade unter der tetraedriscen Scheitelzelle, aus ziemlich regelmäßig gebauten meristematischen Zellen; gerade unter der Scheitelzelle findet sich schon ein deutliches Procambiumbündel (Fig. 12), auch die Epidermis ist bald deutlich differenziert, während die Rinde grösztenteils noch aus regelmässigen Zellen besteht.

Etwas weiter nach unten aber (etwa 0,9 m.m. unter der Scheitelzelle — sieh Fig. 13) tritt eine

eigentümliche Gestaltungsveränderung dieser Rindenzellen ein, etwa zu derselben Zeit als das Protoxylem sich entwickelt. Auf Querschnitt zeigen sie dann nämlich eine sehr unregelmässige Form (20) sieh Fig. 13 bei b), auf Längsschnitt jedoch ist diese Form ziemlich normal. Daraus geht also hervor, dass diese Rindenzellen der Länge nach gefaltet sind. m.a.W. in horizontaler Richtung gleichsam zusammen gedrückt.

Dies ist hauptsächlich der Fall in der Nähe des sich entwickelnden Zentralzylinders.

Wieder etwas mehr nach unten (Fig. 14) ist dies gleichfalls noch so; hier sehen wir aber an der Peripherie des Stengels grosse Interzellularen auftreten, wie sie sich zwischen den Zellen des konjugierten Parenchyms fanden. Dies deutet darauf, dass ungefähr an dieser Stelle schon die Entwicklung des konjugierten Parenchyms angefangen hat (siehe Fig. 14 bei d).

Je mehr man nun nach unten kommt, umso mehr fängt dieses Parenchym (bis zu einer gewissen Grenze) an sich zu entwickeln, während zugleichzeitig allmählich die eigentümlichen Längsfalten aus den Zellen um den Zentralzylinder schwinden (Fig. 15 und 16). Auch entwickelt sich der Zentralzylinder natürlich weiter; das Metaxylem formt sich zentripetal und auch bildet sich eine Endodermis (vergleiche Fig. 17), ausserdem ist dann in der Auszenwand der Epidermiszellen die erwähnte Verholzung aufgetreten. Der Stengel hat dann also grösztenteils seinen endgültigen Bau bekommen.

Dass tatsächlich das konjugierte Parenchym schon bald

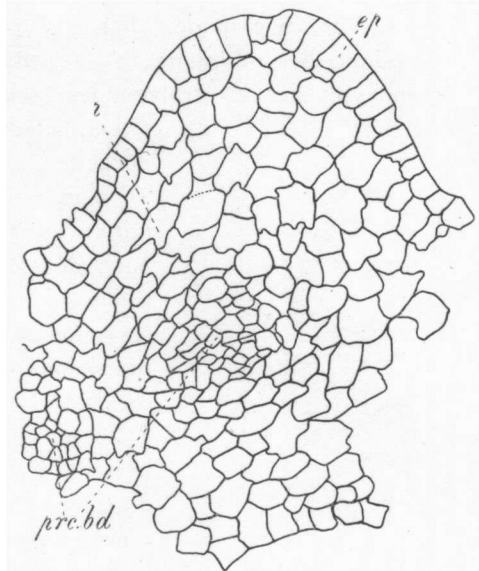


Fig. 12. Psil. Bernh. Vegetationskegel Querschnitt aus derselben Serie Mikrotomschnitten wie abgebildet in Fig 6. Ein Teil von Schnitt 103 (siehe Fig. 6). *prc. bd* = Procambiumbündel; *ep* = Epidermis; *r* = Rinde.

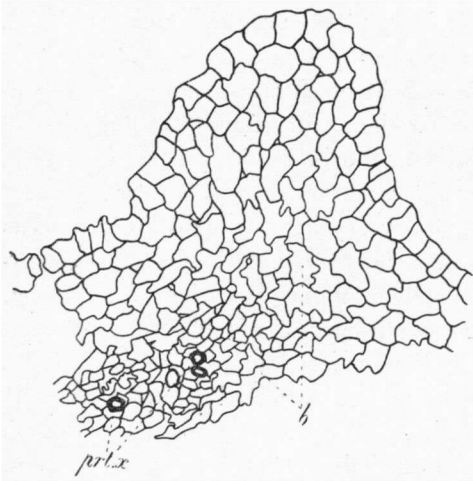


Fig. 13. Psil. Bernh. Vegetationskegel. Sieh weiter Fig. 12. Ein Teil von Schnitt 189 (sieh Fig. 6). *b* = gefaltete Rindenzellen; *prt. x* = Protoxylem.

etwa zu derselben Zeit auftritt als das Protoxylem, wurde mir auch klar durch die Beobachtung der Längsschnitte des Vegetationskegels (Fig. 18).

Aus dem grossen Plasmainhalt der Rindenzellen folgt weiter, dass an dieser Stelle die Längsstreckung der Zellen noch nicht aufgehört hatte (sieh Fig. 18 bei p).

Aus dem Vor-

hergehenden, ergibt sich also;

- 1^o. Die Differenzierung des konjugierten Parenchyms beginnt zu derselben Zeit oder etwas später als die des Protoxylems.
- 2^o. Die Differenzierung dieser Elemente geht schon während der Längsstreckung der meristematischen Zellen vor.
- 3^o. Beim Auftreten des Protoxylems werden die ums Procambiumbündel gelegenen Rindenzellen in horizontaler Richtung zusammengedrückt, während bei weiterem Wachstum dieser Zellen, diese Längsfalten zum grössten Teil wieder schwinden.

B. Das Rhizom.

Die Epidermis des Rhizoms hebt sich weit weniger deutlich von den Rindenzellen ab als beim Stengel. Auch

ist ihre Auszenwand hier nicht verdickt und verholzt, während weiter eine Cuticula fehlt. Freilich ist sie mit einer ziemlich dicken Schicht Wurzelhaaren versehen, deren jedes aus zwei Zellen aufgebaut ist und dessen Wände von dunkelbrauner Farbe sind.

Die Rinde, welche hier stärker entwickelt ist als beim oberirdischen Stengel, ist wesentlich aus groszen, oft etwas dickwändigen Zellen, welche Stärke enthalten, zusammengesetzt. Wir können hier nicht, wie bei den dicken Stengeln und denen von mittlern Umfang, drei Schichten unterscheiden. Das periphere Festigungsgewebe, das sich in diesen Stengeln fand, fehlt also im Rhizom, ebenso wie das konjugierte Parenchym mit den groszen Interzellularen. Alle Rindenzellen nämlich haben eine regelmässige Form und liegen so ziemlich ohne Interzellularen an einander (Fig. 19 und 20).

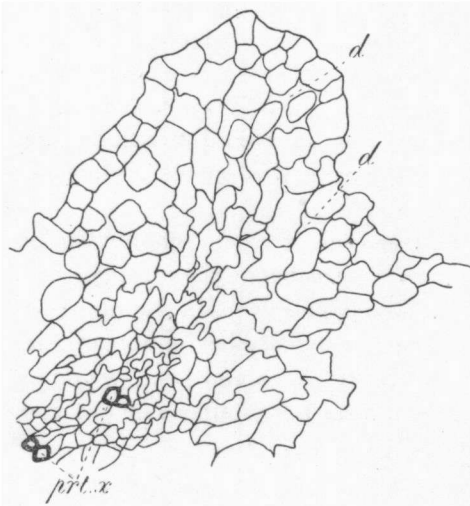


Fig. 14. Psil. Bernh. Vegetationskegel. Sieh weiter Fig. 12. Ein Teil von Schnitt 210 (sieh Fig. 6). *d* = aufgetretene Interzellularen; *prt. x* = Protoxylem.

Die innern zwei oder drei Schichten Rindenzellen, also bei der Endodermis liegend, weichen jedoch einigermaßen, was den Bau anbetrifft, ab. Hier findet man nämlich einen Kreis ziemlich grosser Zellen mit dunkelbraunen Wänden und braunem harzartigen Inhalt (Fig. 21 und 22.) Sie sind wahrscheinlich von derselben Art, wie dergleichen, bei den Farnen vorkom-

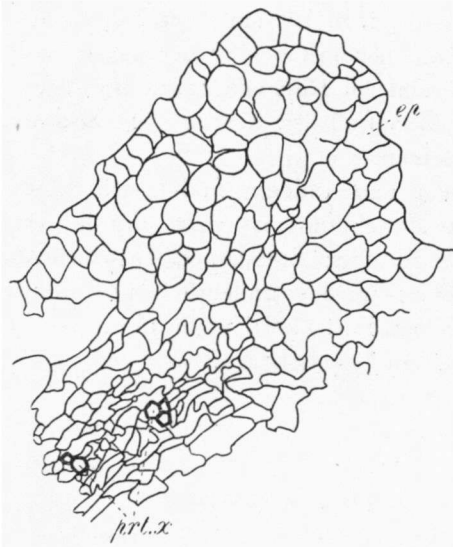


Fig. 15. Psil. Bernh. Vegetationskegel.
Sieh weiter Fig. 12. Ein Teil von Schnitt
227. (Sieh Fig. 6). prt. x = Protoxylem;
ep = Epidermis.

mende Zellen, deren Inhalt beschrieben worden ist unter dem Namen Phlobaphenen. In noch ältern Teilen verschleimt die Schicht zum grössten Teil. So ist also die Stele fast ganz frei und in der Rindenscheide bewegbar. In „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, Engler und Prantl, I Teil, Abt. 4 S. 606 wird behauptet, dass diese Schicht bei *Ps. triquetrum* sich auch in den ältern Stengeln findet. Dies habe ich jedoch nicht beobachtet; diese Be-

hauptung steht allerdings in der Fachliteratur, wenigstens insoweit ich habe finden können, vereinzelt da.

Weiter kommen in den meisten Rindenzellen Fungushyphen vor.

Die Stele im Rhizom endlich ist viel schwächer entwickelt als im oberirdischen Stengel (Fig. 22). Die Form des Xylems schwankt, je nachdem man dünnere oder dickere Teile prüft; es kann entweder eine unregelmässige oder eine bandförmige oder eine mehr kreisförmige Masse sein. Stets aber ist es eine Protostele, folglich findet sich kein Mark, während gewöhnlich auch zwischen den Xylem-elementen kein Parenchym angetroffen wird. Das Xylem selbst besteht hauptsächlich aus Netz- und Treppentrapeiden, Ring- oder Schraubenelemente scheinen sich nicht

vorzufinden (Miss Ford (20) z. B. hat sie nicht angetroffen, auch Russow (21) kam zu demselben Ergebnis, obwohl Bertrand (22) ihres Daseins im Rhizome erwähnt.) Wenn dies also in der Tat der Fall ist, würde hier also ein typisches Protoxylem fehlen.

Zwischen dem Xylem und Phloem findet sich weiter eine parenchymatische Zone; dies ist nach Boodle (19) auch der Fall im oberirdischen Stengel. Ebenso wie da ist der Bau des Phloems wieder undeutlich und findet sich auch kein deutlicher Perizykel; wohl aber ist die Endodermis wieder gut entwickelt (Fig. 21).

C, Der Übergang zwischen Rhizom und Stengel.

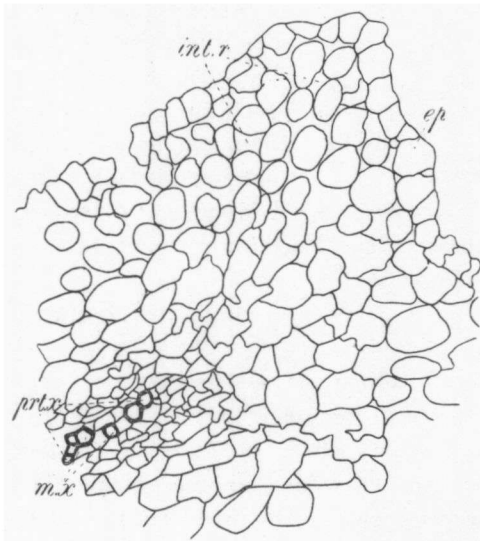


Fig. 16. Psil. Bernh. Vegetationskegel. Sieh weiter Fig. 12. Ein Teil von Schnitt 289. (Sieh Fig. 6). *prt x* = Protoxylem; *m. x* = metaxylem; *ep* = Epidermis; *int. r* = Interzellularen.

Die Anatomie dieser Zone stimmt wesentlich mit der des Rhizoms überein, nur der Zentralzylinder weicht in einiger Beziehung ab und nähert sich dadurch eher dem des oberirdischen Stengels. Rinde und Epidermis sind von derselben Art, wie beim Rhizom; also peripheres Festigungsgewebe und konjugiertes Parenchym fehlen wieder. Weiter nach oben verschwinden allmäh-

lich die Wurzelhaare und tritt die Epidermis des Stengels auf.

Was den Zentralzylinder also betrifft, dieser verändert hauptsächlich im Xylemteil. Die Protostele des Rhizoms nämlich geht in diesem Teil in eine Siphonostele über, also mit zentralem Parenchym (20) das aber schon bald mehr oder weniger kol-

lenchymatisch wird. Erst später tritt das zentrale Sklerenchym auf, nämlich wenn der sich entwickelnde oberirdische Stengel ein gewisses Alter erreicht hat.

Weiter haben mehrere Autoren in dieser Zone Reste oder Anweisungen von sekundärem Xylem zu finden vermeint so z.B. Boodle (19) by *Ps. triquetrum* und Stilles (16) bei *Ps. flaccidum*. Letzterer z.B. meint dasz ein unregelmäßig unterbrochener Ring von Tracheiden um das diarche primäre Xylem, das sekundäre vertrete.

D. Beziehungen zwischen Anatomie und Torsion.

Weil also, wie wir im vorigen Kapitel ausgeführt haben, die Torsion auf innern Ursachen beruht, ist es jetzt

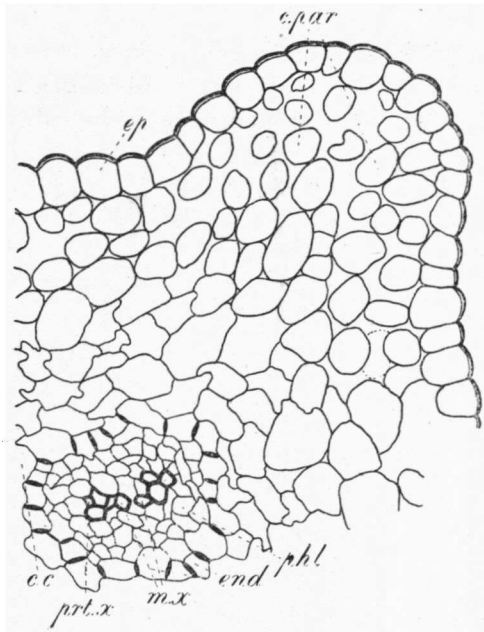


Fig. 17. *Psil. Bernh.* Vegetationskegel. Sieh weiter Fig. 12. Ein Teil von Schnitt 756. (Sieh Fig. 6). *ep* = Epidermis; *c. par* = konjugiertes Parenchym; *end* = Endodermis; *c.c* = Zentralzylinder; *phl* = Phloem; *prt. x* = Protoxylem; *m.x* = Metaxylem.

möglich, nach dieser allgemeinen Übersicht über die Anatomie, uns einigermaßen über diese Ursachen klar zu werden. Es kann nun nämlich diese Frage gestellt werden:

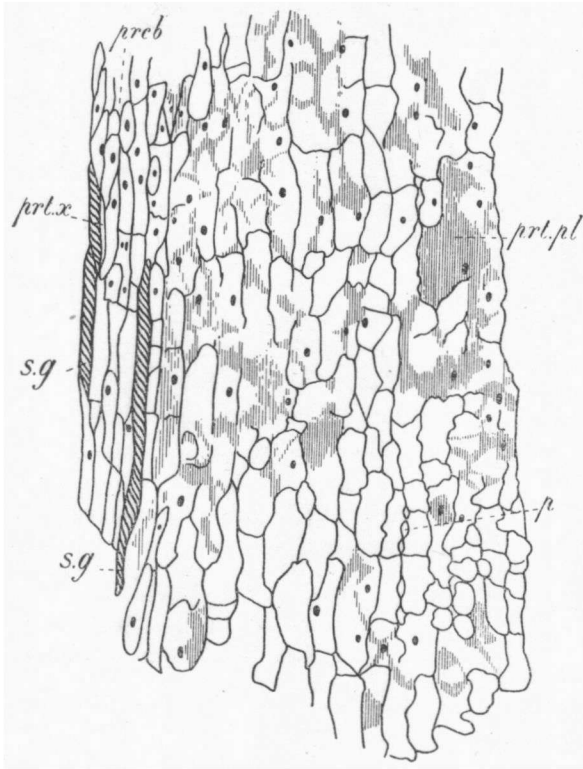


Fig. 18. Psil. Bernh. Vegetationskegel; radiärer Längsschnitt, gerade unter dem Scheitel. *prcb* = Procambiumbündel; *prt. x* = Protoxylem; *s.g* = Schraubengefäß; *prt. pl* = Protoplasmgehalt der Rindenzellen; *p* = sich bildendes konjugiertes Parenchym.

Finden sich Beziehungen zwischen der Torsion und gewissen anatomischen Merkmalen?

Ein direkter Zusammenhang findet sich wahrscheinlich schon im Vegetationskegel. Die auf S. 23 beschriebenen

und in den Figuren 13 bis 17 abgebildeten der Länge nach gefalteten Zellen nämlich treten etwa da auf, wo die Torsion gleichfalls anfängt. Es ist denn auch sehr wohl denkbar, dass durch die hier einsetzende Drehung des Stengels auf diese noch nicht völlig ausgewachsenen Zellen ein Druck in querer (mehr oder weniger tangentialer) Richtung ausgeübt wird, wodurch sie der Länge nach gefaltet werden. Da dieser Druck in den mehr zentralen

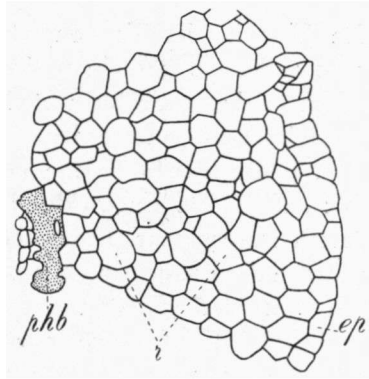


Fig. 19. Psil. Bernh.; Rhizom, Teil eines Querschnittes. *ep* = Epidermis; *r* = Rinde; *phb* = Zellen mit dunkelbraunem Inhalt.

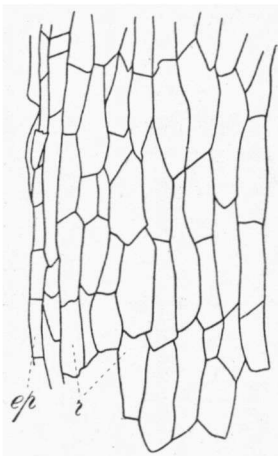


Fig. 20. Psil. Bernh.; Rhizom, Teil eines radiären Längsschnittes. *ep* = Epidermis; *r* = Rinde.

auch die mehr zentral gelegenen Zellen, also die, welche um den sich entwickelnden Zentralzylinder liegen, eine stärkere Faltung aufweisen als die mehr peripher gelegenen Rindenzellen, welche denn auch durchgängig diese Längsfaltung nicht besitzen.

Infolge des fortschreitenden Zellenwachstumes, namentlich in tangentialer und radiärer Richtung, wird aber, unter gleichzeitigem Dickenwachstum des Stengels, diese Längsfaltung wieder schwinden, wie denn auch etwas mehr nach unten stattfindet (Fig. 17).

Jedenfalls ist diese Erscheinung höchstens eine Folge der Torsion,

Die Ursache der Torsion wird nicht hier liegen, sondern musz anderswo gesucht werden.

Um in dieses Problem eine Einsicht zu bekommen, möge folgendes erwogen werden.

Im oberirdischen Stengel tritt die Torsion zu derselben Zeit auf als die Entwicklung des Xylems und des konjugierten Parenchyms. Diese beiden Gewebe bilden sich schon während der Längsstreckung. Diese Erscheinungen könnten also mit der Torsion zusammenhängen. Eine Torsion nämlich kann auf auftretenden Längendifferenzen beruhen. Bei einem tordierten Gegenstand nämlich wird eine, vor

der Torsion parallel mit der Torsionsachse laufenden Auszenlinie, länger sein müssen als diese Achse m.a.W. bei einem tordierten Gegenstand sind Längendifferenzen zwischen Peripherie und Zentrum aufgetreten und zwar so, dasz mehr peripher gelegene Linien länger geworden sind als ursprünglich damit parallel laufende gleichlange, mehr zentrale Linien. Umgekehrt könnte man sich auch in-
folge derartiger

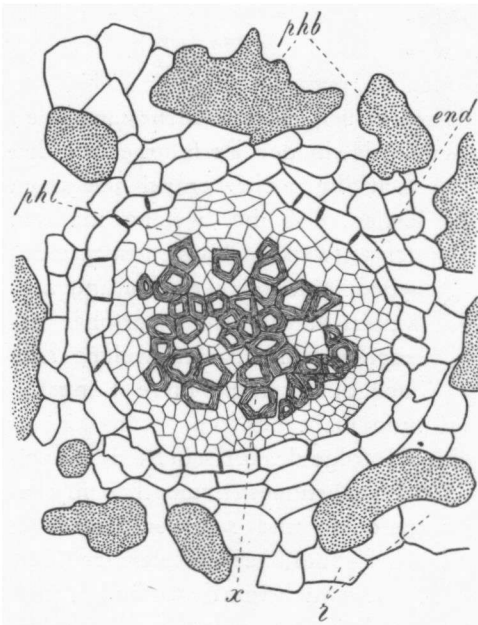


Fig. 21. Psil. Bernh.; Rhizom, Querschnitt, Zentralzylinder mit benachbarten Teilen. *phb* = Zellen mit dunkelbraunem Inhalt; *end* = Endodermis; *phl* = Phloem; *x* = Xylem; *r* = Rinde.

zwischen Peripherie und Zentrum auftretenden Längendifferenzen eine Torsion als notwendiges Ergebnis denken.

Es müsste also beim oberirdischen Stengel von *Psilotum Bernhardi* zwischen Peripherie und Zentrum eine Längendifferenz wie oben angegeben, entstanden sein. Dies nun ist sehr gut möglich, weil gerade schon während der noch nicht be-

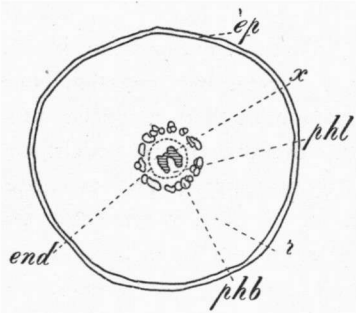


Fig. 22. *Psil. Bernh.*; Rhizom, Schematischer Querschnitt. *ep* = Epidermis; *r* = Rinde; *phb* = Zellen mit dunkelbraunem Inhalt; *end* = Endodermis; *phl* = Phloem; *x* = Xylem.

endeten Längenstreckung der meristematischen Zellen im Zentrum ein weniger streckbares Gewebe, nämlich das Xylem, sich zu differenzieren anfängt, wodurch also die Peripherie eine grössere Längezunahme bekommen kann als das Zentrum. Ausserdem können diese peripheren Rindenzellen ein grösseres, ich möchte sagen, Streckungsbestreben besitzen als die Procambiumzellen; ob hiermit etwa ihre eigentümliche Form, nämlich ihre Entwicklung als konjugiertes Parenchym, zusammenhängen könnte, ist eine Möglichkeit, die sich mir stark aufgedrängt hat, welche ich aus mehreren Gründen aber nicht weiter ins Auge gefasst habe, besonders weil Experimentieren in dieser Richtung grosse Schwierigkeiten mit sich bringen würde.

Obgleich dies also noch Spekulation ist, liegen doch mehrere Tatsachen vor, welche in dieser Richtung weisen. So z. B. tritt, wie schon dargetan ist, mit der Entwicklung des Protoxylems und des konjugierten Parenchyms die Torsion auf. Weiter ist in dieser Beziehung auffällig, dass das Rhizom nicht tordiert und sich denn auch da gar kein konjugiertes Parenchym findet, ebenso wenig wie in der nicht tordierenden Übergangszone von Rhizom und Stengel.

Weil wir also die kausale Kraft der Torsion in den peripheren Rindenzellen suchen müssen und zwar in deren Längenwachstum, so ist einstweilen auch erklärlich, weshalb die dickern Stengel nicht tordieren. Hier finden wir nämlich ein peripheres Festigungsgewebe, ausserhalb dessen das zwei bis drei Zellschichten dicke konjugierte Parenchym gelegen ist. Dasz, wenn die Torsion durch das Längenwachstum dieser Zellen herbeigeführt wird, ein solches Festigungsgewebe hemmend auf die Torsion wirkt, leuchtet ein. Läszt in den dünnern Stengeln die Entwicklung dieses Sklerenchyms nach, so kann die Torsion zunehmen.

Weil also, nach obigen Erwägungen, die Ursache der Torsion wahrscheinlich im Längenwachstum der peripheren Rindenzellen gesucht werden musz, wird man im Stande sein müssen diese Torsion in den jüngern Stengelteilen zu beeinflussen z. B. durch Plasmolyse. So lange sich nämlich die jungen gestreckten Elemente noch nicht fixiert haben und der Zustand sozusagen noch nicht konstant ist, wird infolge Turgorverlustes diese noch nicht fixierte Torsion teilweise zurückgehen müssen, weil hierdurch eine Kürzung der noch nicht ausgewachsenen Parenchymzellen auftritt. Die folgenden, in Kapitel III besprochenen Untersuchungen, sind denn auch hierdurch stimuliert. Wir müssen hierbei aber nicht auszer Betracht lassen, dasz, wo möglicherweise die Ursache der Torsion eine Nutation ist, noch immer die Frage, weshalb die Torsion nach rechts ist, unbeantwortet bleibt. Diese Frage musz beantwortet werden bei der Torsion des lebenden Stengels (also im Normalzustand) wie bei der stärkern Torsion des ausgetrockneten Stengels, während wir auch von letzterer Erscheinung die Ursachen noch weiter zu erforschen haben werden.

Deshalb bin ich infolge des Vorhergehenden, zu folgender Einteilung der Kapitel gekommen:

- 1°. Besprechung der Beeinflussung der Torsion durch das Aufheben des Turgordruckes (wird behandelt in Kap. III).

- 2^o. Besprechung der Ursachen der stärkern Torsion (in derselben Richtung) bei Austrocknung (behandelt in Kap. IV).
- 3^o. Besprechung der richtungbestimmenden Elemente der Torsion (behandelt in Kap. V).
- 4^o. Nähere Besprechung der Ursachen des Nichttordierens der untern und dickern Stengel im normalen lebenden Zustande (behandelt in Kap. VI) und dann zum Schlusz noch ein Kapitel in dem eine Zusammenfassung gegeben werden soll.

KAPITEL III.

Die Beeinflussung der Torsion.

In Kap. I ist schon nachgewiesen worden, dass in der Tat die Torsion in positivem Sinne zu beeinflussen ist. Da zeigte es sich nämlich, dass bei Austrocknung entweder an der Luft oder durch schnelle Erhitzung in einem Trockenkasten, die Torsion beträchtlich zunahm. Auch war dies der Fall beim Bringen der dünnen, äussern Stengelteile in absoluten Alkohol (Fig. 4). Ich kam denn auch zu der Folgerung, dass man im allgemeinen durch irgend eine Entziehung des Imbibitionswassers aus den Zellwänden eine Vergrößerung der Torsion erwirkt.

Weil es aber bei den folgenden Experimenten meine Absicht war, nachzuweisen, dass auch die Torsion in negativem Sinne zu beeinflussen war durch Plasmolyse oder durch Turgorverlust überhaupt, musste, wie sich schon bei einigen Vorprüfungen herausstellte, dem Vorhergehenden Rechnung getragen werden. Ein Plasmolyticum nämlich wird nicht nur bei einer gewissen Konzentration im Stande sein den Vakuolen Wasser zu entziehen, sondern auch den Gehalt an Imbibitionswasser der Zellwände beeinflussen können. Ich machte nämlich einige Vorprüfungen, bei denen ich respektive Lösungen von Rohrzucker und Kochsalz als Plasmolyticum verwendete. Dabei erlangte ich oberflächlich betrachtet entgegengesetzte und wenig befriedigende Resultate. Indem ich u. a. erwartete, dass eine partielle Detorsion auftreten würde, traten hin-

gegen sowohl in der Rohrzucker-, wie in der Salzlösung stärkere Torsionen auf. Diese Lösungen aber waren, um unbedingt plasmolysierend wirken zu können, von sehr grosser Konzentration (die genaue Zahl wurde nicht berechnet).

Bei näherer Betrachtung war denn auch dieses scheinbar überraschende Resultat sehr begreiflich. Obgleich nämlich möglicherweise durch Turgorverlust eine partielle Detorsion aufgetreten sein könnte, war wahrscheinlich diese Detorsion wieder ganz aufgehoben und sogar in eine stärkere Torsion durch Entziehung von Imbibitionswasser aus den Zellwänden umgesetzt worden. Diese stark konzentrierten Lösungen werden nämlich zweifelsohne wasserentziehend auf die Zellwände wirken. Wenn dies in der Tat der Fall ist, wird eine Lösung von geringerer Konzentration, welche nicht mehr im Stande ist das Imbibitionswasser aus den Zellwänden zu entziehen, aber wohl noch plasmolysierend wirkt, die Torsion ausschliesslich in negativem Sinn beeinflussen können. Dies traf tatsächlich zu, sowohl bei Rohrzucker wie bei Kochsalz. Einige in dieser Richtung gemachten Vorprüfungen nämlich, mit Lösungen von beliebiger, obwohl geringerer Konzentration ergaben immer eine partielle Detorsion. Um darüber noch besser aufgeklärt zu werden, kam es mir anlässlich des Vorhergehenden, erwünscht vor, systematischere Versuche, nämlich mit Rohrzucker und Kochsalzlösungen von bekannter Konzentration vorzunehmen.

Zuerst möchte ich noch einer eigentümlichen Schwierigkeit erwähnen, die sich gleichfalls schon bei den Vorprüfungen zeigte und die Interpretation derartiger Versuche sehr schwer und ganz fehlerhaft machen kann.

Bei einer Vorprüfung mit Alcohol abs. nämlich, wobei erwartetermassen, zuerst eine stärkere Torsion auftrat, zeigte es sich nach einiger Zeit bei neuer Beobachtung, dass diese stärkere Torsion wieder aufgehoben und aufs neue ungefähr der normale Stand erreicht war.

Wahrscheinlich ist dies einfach die Folge davon dasz, wiewohl der Alkohol anfangs den Zellwänden das Imbibitionswasser entzieht, er später selbst die Rolle der Imbibitionsflüssigkeit übernimmt, weshalb also wieder ungefähr der normale Zustand eintreten musz. Dieselbe Erscheinung fiel mir auch bei einigen Versuchen mit Kochsalzlösungen auf; bei Rohrzuckerlösungen aber war das nicht der Fall.

Es leuchtet ein, dasz Obiges, namentlich bei Beobachtung nach längern Zeiträumen, einen leicht irreführen und die Ursache einer ungenauen oder falschen Interpretation sein kann. Aus dem Vorhergehenden ergibt sich also, dasz, wenn man ein Plasmolyticum verwendet, die Wahrscheinlichkeit sehr grosz ist, dasz der Wassergehalt der Zellwände beeinflunziert wird. Die Wirkung des Plasmolyticums an sich würde dabei also durch die einsetzende stärkere Torsion maskiert werden. Es lag also nahe, nach einer Methode zu suchen, wobei es möglich war den Turgordruck aufzuheben, ohne dabei den Gehalt an Imbibitionswasser der Zellwände zu verändern, weil nur auf diese Weise ein deutliches Bild vom Einflusz des Turgorverlustes auf die Torsion zu erlangen war.

Auszer durch Plasmolyse, welche hier also vorläufig übergangen wird, kann Turgorverlust herbeigeführt werden durch Abtötung der Objekte. Dazu kann man keinen Alkohol oder ein anderes Fixiermittel verwenden, weil diese wahrscheinlich auch wasserentziehend auf die Wände wirken werden. Auch höhere Temperaturen im Trocknenkasten bringen keine Aushilfe. Ich habe denn auch obigen Forderungen zu genügen gesucht, indem ich einfach die Objekte in destilliertem Wasser kochte. Durch das Kochen selbst nämlich werden die Pflanzen abgetötet, also der Turgordruck aufgehoben, während, wie schon in Kapitel I nachgewiesen worden ist, das Imbibitionsvermögen der Zellwände hierdurch keinen Einflusz erfährt, also der Gehalt an Imbibitionswasser derselbe bleibt. Im folgenden,

experimentellen Teil, werden zuerst diese Kochproben beschrieben, darauf werden Proben besprochen, wobei ich mit plasmolysierenden Lösungen von verschiedenen, bekannten Konzentrationen arbeitete. Schliesslich wird noch eine Reihe Experimente mit Alkohol von bekannter Stärke behandelt.

Experimenteller Teil.

Bei allen in diesem Teil beschriebenen Experimenten, werden die Objekte behandelt, wie schon im wesentlichen in Kapitel I angegeben. Sie wurden nämlich auf einen Glasdraht gesteckt, der darauf mittels Fensterkitt, in horizontaler Lage, gehörig an die Seitenwand eines flachen Porzellanschälchens befestigt wurde, so dass das Objekt den Boden des Schälchens nicht berührte, wohl aber ganz in die jeweils gebrauchte Flüssigkeit getaucht war. Weiter wurde sorgfältig darauf geachtet, dass immer junge, noch nicht ganz ausgewachsene, äussere Stengelteile als Experimentierobjekt genommen wurden. Dies ermöglichte mir das mir vom Hortus Botanicus, reichlich zur Verfügung gestellte Material.

A. Kochproben.

Bei diesen Proben, wurde das Porzellanschälchen mit destilliertem Wasser gefüllt und darauf das Ganze in einen Trockenkasten gestellt. Darauf wurde auf gut 100° C. erhitzt, so dass das Wasser während einiger Zeit gehörig kochte. Wenn nötig, wurde wegen des Verdampfens destilliertes Wasser zugesetzt, damit die Objekte untergetaucht blieben. Mit Hilfe nebenstehender Figur 23 kann man den Verlauf von einem dieser Experimente leicht verfolgen. Nachdem das Wasser während etwa fünfzehn Minuten gekocht hatte, wurde das Objekt beobachtet; es war da

schon eine deutliche partielle Detorsion eingetreten (Fig. 23 B), wie die Stellung der Rippe *r* zeigt, ebenso wie die grösser gewordene Distanz zwischen *a* und *b*, und die kleiner gewordene zwischen *c* und *d*.

Das Kochen wurde sodann noch einige Zeit fortgesetzt;

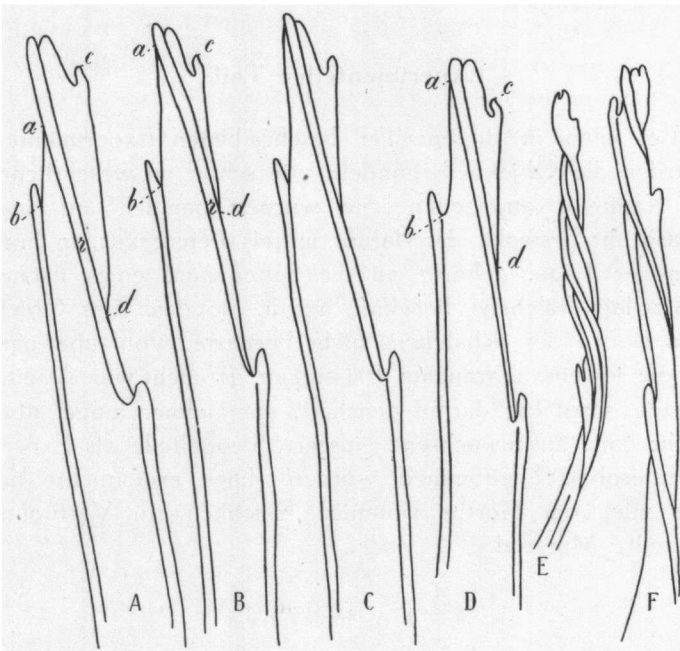


Fig. 23. *Psil. Bernhardi*. Oberer Stengelteil. Einfluss des durch Kochen erhaltenen Turgorverlustes auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach etwa 15 Minuten Kochen; C = nach etwa 4 Tagen in destilliertem Wasser; D = nach etwa 15 Minuten in Alc. abs.; E = nach Austrocknung; F = nach etwa 18 Stunden in destilliertem Wasser. Sieh weiter Text.

dadurch trat aber keine weitere Veränderung ein. Nach Abkühlung brachte ich das Objekt in kaltes, destilliertes Wasser, nach etwa vier Tagen wurde der Stand beobachtet, es war aber keine Veränderung eingetreten (Fig. 23 C).

Darauf ersetzte ich das Wasser durch absoluten Alkohol und beobachtete nach etwa 15 Minuten den Stand der Torsion — die partielle Detorsion war teilweise wieder aufgehoben, die Distanz $a-b$ ist kleiner, $c-d$ grösser geworden (Fig. 23 D). Nach Abgiesung des Alkohols wurde das Objekt an der Luft getrocknet, wodurch die Torsion sehr stark zunahm (Fig. 23 E). Dieser stark tordierte Stengel wurde dann wieder in destilliertes Wasser gebracht, bei Beobachtung nach etwa 18 Stunden zeigte sich, dass die stärkere Torsion wieder teilweise zurückgegangen war (Fig. 23 F).

Weitere Beobachtungen bei diesem Objekte wurden nicht angestellt.

Um uns die Übersicht einigermaßen zu erleichtern, folge hier zunächst eine kurze Besprechung der aus diesen Proben erschlossenen Resultate, obwohl deren Gesamtbehandlung, wie auch derer der folgenden Proben, mit den Schlüssen am Ende dieses Abschnittes gegeben werden soll.

Aus den vorhergehenden Proben geht also hervor, dass durch Kochen eine partielle Detorsion auftritt, m.a.W. infolge Turgorverlustes geht die Torsion zum Teil zurück. Der Gehalt an Imbibitionswasser der Zellwände ist konstant geblieben: dass denn auch die Torsion des Objektes, nachdem es 4 Tage im Wasser gelegen hat, keine merkliche Veränderung erfährt, leuchtet jedem ein; gleichfalls ist nach dem Vorhergehenden klar, dass das Ersetzen des Wassers durch abs. Alkohol eine stärkere Torsion hervorrufen wird (obwohl der normale Zustand bei der Beobachtung noch nicht erreicht war), der Alkohol nämlich wird nun wasserentziehend auf die Zellwände wirken. Auch das Weitere der Probe bedarf keiner Erklärung; dies schlieszt sich völlig an dasjenige an, was in Kapitel I unter den hygroskopischen Bewegungen (Fig. 3) besprochen worden ist. Ausserdem gibt das Vorhergehende die Erklärung für die ebenda (Kapitel I Fig. 3, S. 10) konstatierte Erscheinung, dass ein ausgetrocknetes Objekt durch Wasseraufnahme

bis über den normalen Zustand als äusserste Grenze zurückdrehen kann, so dass also, verglichen mit dem normalen Zustand, eine Detorsion aufgetreten ist. Die durch obenstehende Experimente erzielten Resultate wurden weiter durch einige Reihen ähnlicher Versuche bestätigt.

B. Experimente mit Lösungen von bekannten Konzentrationen.

I. Mit Rohrzuckerlösungen.

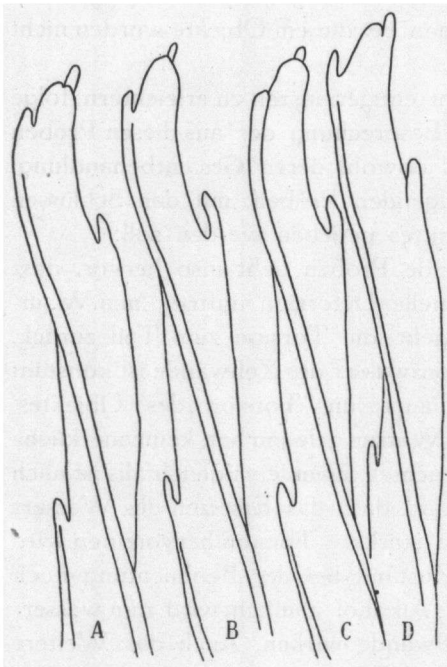


Fig. 24. Psil. Bernh. Oberer Stengenteil. Einfluss einer Rohrzuckerlösung Konzentration 0,05 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach $\frac{1}{3}$ Stunde in der Lösung; C = nach 2 Tagen in der Lösung; D = nach 2 Tagen in Alk. abs. Sieh weiter Text.

Bei diesen und den folgenden Proben, wurden die Objekte, wie schon oben angegeben, befestigt, weiter wurden die Porzellschälchen in Petrischalen gebracht, so dass keine nennenswerte Veränderung in den Konzentrationen der Flüssigkeiten auftreten konnte. Auf diese Proben beziehen sich die Figuren 24-28.

a. Mit Rohrzuckerlösung Konzentration 0,05 (Fig. 24). Nachdem das Objekt in die Zuckerlösung gebracht worden war, wurde eine halbe Stunde später das Objekt zum ersten Male

beobachtet; es war da eine partielle Detorsion aufgetreten (Fig. 24 B). Bei neuer Beobachtung nach etwa 2 Tagen, war keine grosse Veränderung zu konstatieren, die Detorsion hatte noch ein wenig zugenommen (Fig. 24 C). Darauf wurde nun die Zuckerlösung abgegossen, das Objekt abgespült und dann in abs. Alkohol gebracht. Bei Beobachtung nach etwa 2 Tagen zeigte sich, dass die Detorsion wieder ganz aufgehoben war und an ihrer Stelle eine Torsion, stärker sogar als im normalen Zustand, eingetreten war. Der Schluss, welchen ich aus obenerwähnten Experimenten ziehe, ist dieser: durch Plasmolyse, worauf wahrscheinlich ein Absterben des Objektes folgt, tritt partielle Detorsion ein; diese wird aber wieder durch Wasserentziehung aus den Zellwänden durch eine Torsion ersetzt, welche stärker ist als die normale.

b. Mit Rohrzuckerlösung, Konzentration 0,1.

Das Objekt wurde beobachtet, nachdem es etwa 10 Minuten in der Zuckerlösung war; es war noch wenig Veränderung zu konstatieren; bei zweiter Beobachtung nach etwa 100 Minuten aber, war eine geringe partielle Detorsion eingetreten, welche nach 4 Stunden noch bedeutend zugenommen hatte; darauf wurde die Zuckerlösung abgegossen, das Objekt abgespült und das Schälchen mit absolutem Alkohol gefüllt; nachdem es etwa 10 Minuten in diesem Alkohol gestanden hatte, war die Detorsion wieder grösztenteils aufgehoben, so dass ungefähr der normale Zustand wieder erreicht war. Nach 4 Tagen war aber im absoluten Alkohol eine stärkere Torsion des Objektes zu beobachten, welche bei Austrocknung wieder zunahm und welche ich aufheben konnte, in dem ich das Objekt in destilliertes Wasser brachte.

Die Konklusion lautet also genau wie beim vorigen Experiment.

- c. Mit Rohrzuckerlösung, Konzentration 0,5 (Fig. 25). Nachdem das Objekt in die Zuckerlösung gebracht worden war, wurde es nach etwa 10 Minuten beobachtet. Es war da noch keine Veränderung eingetreten (Fig. 25 B). Bei zweiter Beobachtung nach etwa 100 Minuten war

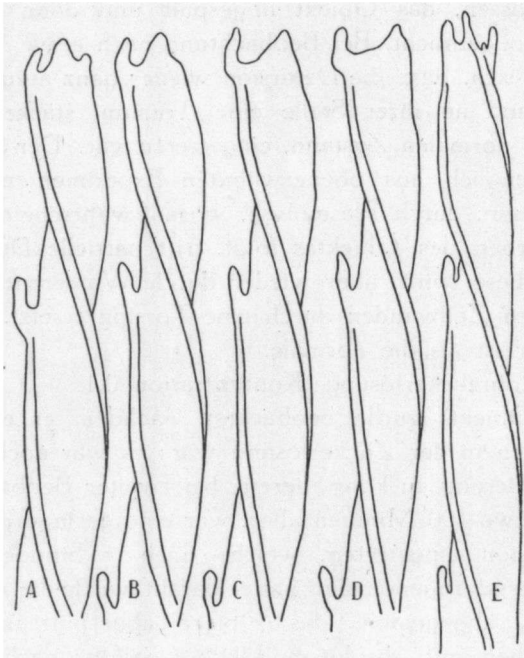


Fig. 25. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer Rohrzuckerlösung Konzentration 0,5 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach 10 Minuten in der Lösung; C = nach \pm 100 Minuten in der Lösung; D = nach etwa 21 Stunden; E = nach \pm 24 Stunden in Alk. abs. Sieh weiter Text.

dies noch der Fall (Fig. 25 E), während sogar nach etwa 21 Stunden noch immer keine Veränderung der Torsion zu konstatieren war (möglicherweise eine sehr geringe partielle Detorsion) (Fig. 25 D) Darauf wurde

die Zuckerlösung abgegossen, das Objekt abgespült und das Schälchen wieder mit abs. Alkohol gefüllt. Nach etwa 24 Stunden hatte bei neuer Beobachtung die Torsion stark zugenommen. (Fig. 25 E.) Durch Austrocknung war diese stärkere Torsion noch zu vergrößern, während das Bringen des Objektes in Wasser die Torsion wieder aufhob.

Das kurze Resultat obiger Beobachtungen ist also: durch die plasmolysierende Flüssigkeit trat keine deutliche Veränderung der Torsion auf; wohl aber nahm sie in abs. Alkohol infolge der Wasserentziehung aus den Zellwänden zu.

- d. Mit Rohrzuckerlösung, Konzentration] 1.00 (Fig. 26). Bei erster Beobachtung nach etwa 5 Minuten stellte sich heraus, dass die Torsion schon zugenommen hatte (Fig. 26 B). Bei zweiter Beobachtung nach etwa einer Stunde hatte diese Torsion noch mehr zugenommen (Fig. 26 C), während nach etwa 20 Stunden die Torsion noch größer geworden war (Fig. 26 D). Darauf

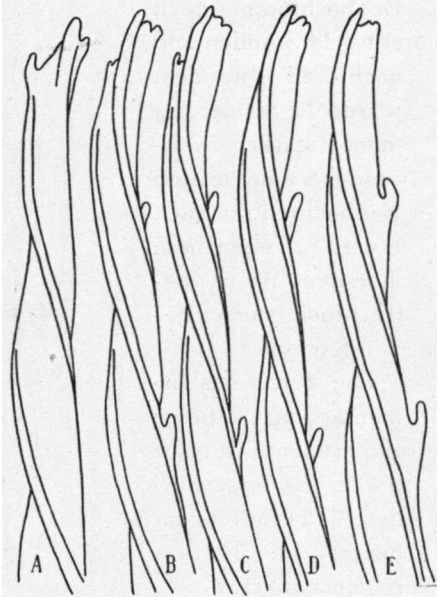


Fig. 26. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer Rohrzuckerlösung, Konzentration, 1.00 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach ± 5 Minuten in der Lösung; C = nach ± 60 Minuten in der Lösung; D = nach ± 20 Stunden; E = nach ± 24 Stunden in Alk. abs. Sieh weiter Text.

wurde wieder, wie bei den vorigen Versuchen, die Zuckerlösung durch abs. Alkohol ersetzt; nach etwa 24 Stunden hatte die Torsion wieder zugenommen (Fig. 26 E). Die kurze Zusammenfassung obenstehender Beobachtung ist also: durch das verwendete Plasmolyticum nimmt die Torsion (bis zu einer gewissen Grenze) regelmässig zu; diese stärkere Torsion wird noch gesteigert, indem man die Zuckerlösung durch abs. Alkohol ersetzt.

- e. Mit Rohrzuckerlösung, Konzentration 2.96. Nach etwa 40 Minuten, hatte die Torsion schon zugenommen. Bei Beobachtung nach etwa 24 Stunden und nach 44 Stunden, wurde die Steigerung immer stärker, während bei einer letzten Beobachtung nach etwa $3\frac{1}{2}$ Tagen diese Torsion noch beträchtlich grösser geworden war.

Die kurze Zusammenfassung dieser Experimente ist also: durch das angewendete Plasmolyticum nimmt die Torsion regelmässig zu.

- f. Mit Rohrzuckerlösung, Konzentration 5.92 (gesättigt) (Fig. 27). Nachdem das Objekt in die Zuckerlösung gebracht war, wurde es nach etwa

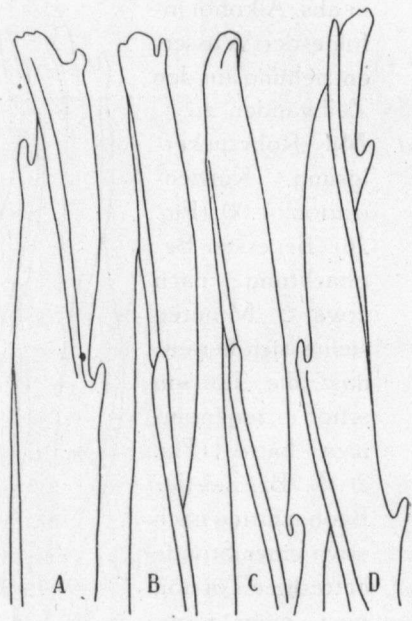


Fig. 27. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer gesättigten Rohrzuckerlösung auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach ± 22 Stunden in der Zuckerlösung; C = nach etwa 42 Stunden; D = nach $3\frac{1}{2}$ Tagen. Sieh weiter Text.

22 Stunden beobachtet; die Torsion hatte da schon zugenommen (Fig. 27 B). Nach etwa 42 Stunden war eine noch stärkere Torsion eingetreten (Fig. 27 C), während bei neuer Beobachtung nach $3\frac{1}{2}$ Tagen die Torsion nochmals sehr stark zugenommen hatte (Fig. 27 D). Die Zusammenfassung obenstehender Beobachtung lautet also genau wie bei der vorigen Probe.

Zusammenfassende Besprechung der Proben mit Rohrzuckerlösungen.

Bei den vorhergehenden Proben sind also folgende Rohrzuckerlösungen als Plasmolyticum verwendet worden.

- | | | |
|----|---------------|-------|
| a. | Konzentration | 0,05. |
| b. | „ | 0,1. |
| c. | „ | 0,5. |
| d. | „ | 1,00. |
| e. | „ | 2,96. |
| f. | „ | 5,92. |

Von diesen verursachten nur die ersten zwei eine partielle Detorsion, die dritte (Konz. 0,5) rief keine Veränderung hervor, während die letzten drei eine stärkere Torsion zustande brachten. Der Ersatz der Zuckerlösung durch absoluten Alkohol hatte in den ersten vier Fällen eine mehr als normale Torsion (c.q. zuerst eine Aufhebung der partiellen Detorsion) zur Folge. Dies bedarf nach den vorhergehenden Kapiteln keiner Erklärung; es beruht nämlich immer auf der Entziehung des Imbibitionswassers aus den Zellwänden. Auch bei den letzten zwei Proben ist der Einfluss des absoluten Alkohols geprüft worden, es war aber keine Veränderung zu konstatieren, was in Anbetracht der stark gesteigerten Torsion, zumal nach folgenden Betrachtungen, einleuchten wird. Alle verwendeten Lösungen werden nämlich plasmolysierend wirken, demnach einen Turgerverlust verursachen; infolgedessen

musz also, wie im ersten Teil (A) dieses Abschnittes nachgewiesen ist, eine partielle Detorsion eintreten. Das ist denn auch tatsächlich der Fall bei den geringern Konzentrationen (0,05 und 0,1), die Lösungen höherer Konzentration aber werden auch den Gehalt an Imbibitionswasser der Zellwände beeinflussen, sie werden auf diese nämlich wasserentziehend wirken und also eine Drehung in demselben Sinne verursachen, wie z. B. absoluter Alkohol m. a. W. eine stärkere Torsion bewirken. Je höher also die Konzentration ist, um so grösser musz die auftretende stärkere Torsion sein; dies wird denn auch durch die vorhergehenden Proben ganz bestätigt. Weil aber in all diesen Fällen auch Turgorverlust auftreten wird, musz auch eine Drehung nach links stattgefunden haben. Die bei der Beobachtung konstatierte Veränderung der Torsion ist also aufzufassen als die Resultante zweier Bewegungen, nämlich einer Drehung nach links infolge Turgorverlustes und einer Drehung nach rechts durch Entziehung von Imbibitionswasser aus den Wänden. Ist die Drehung nach rechts m. a. W. ist die Wasserentziehung gering, wie sich das bei den geringern Konzentrationen findet, so wird somit eine partielle Detorsion auftreten, im entgegengesetzten Falle aber eine stärkere Torsion, also bei den höhern Konzentrationen. Sind beide Drehungen etwa gleich gross, dann wird keine Torsionsveränderung zu konstatieren sein, weil gleichsam ein Gleichgewichtszustand eingetreten ist; dies musz der Fall sein bei mittleren Konzentrationen, wie auch tatsächlich bei einer Konzentration 0,5 beobachtet wurde. (Da war nämlich die partielle Detorsion sehr gering oder fehlte ganz.) Dasz bei den höhern Konzentrationen, wo schon, vermöge des Plasmolyticums, ein grosser Teil des Imbibitionswasser den Wänden entzogen war, absoluter Alkohol nachher auf die Torsion in positivem Sinne keinen Einflusz mehr haben konnte, liegt am Tage.

Die auf diese Weise erzielten Resultate wurden an einigen ähnlichen Proben kontrolliert und wurden völlig bestätigt.

II. Mit Kochsalzlösungen.

a. Mit Kochsalzlösung Konzentration 0,05 (Fig. 28).

Nachdem das Objekt in die Lösung gebracht worden war, wurde es zum ersten Male nach etwa zwei Tagen beobachtet — es war schon eine geringe partielle Detorsion eingetreten (Fig. 28 B). Bei Beobachtung nach etwa 3 Tagen hatte diese partielle Detorsion noch etwas zugenommen (Fig. 28 C). Darauf wurde die Kochsalzlösung abgegossen und nach Abspülung des Objekts durch absoluten Alkohol ersetzt; bei Beobachtung nach einem Tage war die partielle Detorsion wieder ganz aufgehoben und sogar in eine etwas stärkere Torsion übergegangen (nicht mehr abgebildet.)

Die Zusammenfassung obiger Beobachtungen ist also: durch das verwendete Plasmolyticum entsteht eine partielle Detorsion (wahrscheinlich infolge Turgorverlustes und nachherigen Absterbens) welche durch Wasserentziehung aus den Zellwänden wieder aufge-

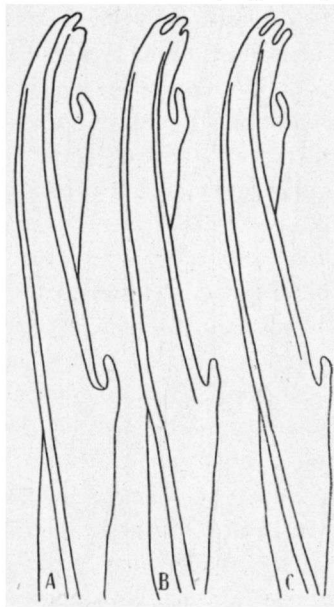


Fig. 28. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer Kochsalzlösung Konzentration 0,05 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach 2 Tagen in der Lösung; C = nach 3 Tagen in der Lösung. Sieh weiter Text.

hoben und in eine mehr als normale Torsion umgesetzt wird.

- b. Mit Koschsalzlösung Konzentration 0,1 (Fig. 29). Nachdem das Objekt in die Lösung gebracht war, wurde

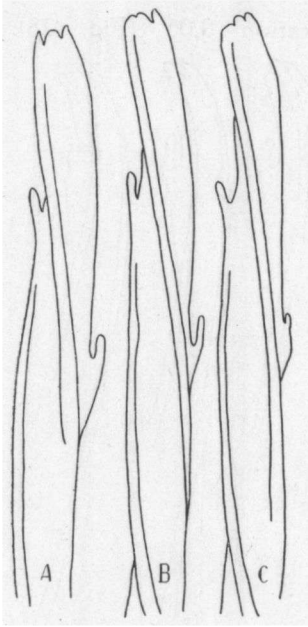


Fig. 29. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer Kochsalzlösung Konzentration 0,1 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach etwa 170 Minuten in der Lösung; = C nach gut 2 Tagen in der Lösung. Sieh weiter Text.

es nach etwa 170 Minuten beobachtet, es war schon eine partielle Detorsion zu erkennen (Fig. 29 B). Bei Beobachtung nach gut zwei Tagen hatte diese partielle Detorsion noch etwas zugenommen (Fig. 29 C); sie war bei erneuter Beobachtung nach zwei Tagen unverändert, ging aber bei Ersatz der Salzlösung durch absoluten Alkohol, wieder in eine mehr als normale Torsion über. Die Zusammenfassung dieser Proben lautet also gerade wie die der vorigen.

- c. Mit Kochsalzlösung Konzentration 0,5. Die erste Beobachtung fand nach zwei Tagen statt, es war eine partielle Detorsion eingetreten. Bei Beobachtung nach drei Tagen war diese nicht merklich verändert. Mittels Ersatz der Salzlösung durch absoluten Alkohol wurde die partielle Detorsion aber wieder aufgehoben und trat so ungefähr wieder der Ausgangsstand ein.

Für die Zusammenfassung

dieser Beobachtungen sehe man also oben.

- d. Mit Kochsalzlösung Konzentration 1,00 (Fig. 30), Nachdem das Objekt in die Lösung gebracht war, erfolgte

die erste Beobachtung nach einer Stunde; es war noch keine merkliche Torsionsveränderung eingetreten (Fig. 30 B). Bei Beobachtung nach etwa 43 Stunden aber war eine stärkere Torsion eingetreten (Fig. 30 C). Bei

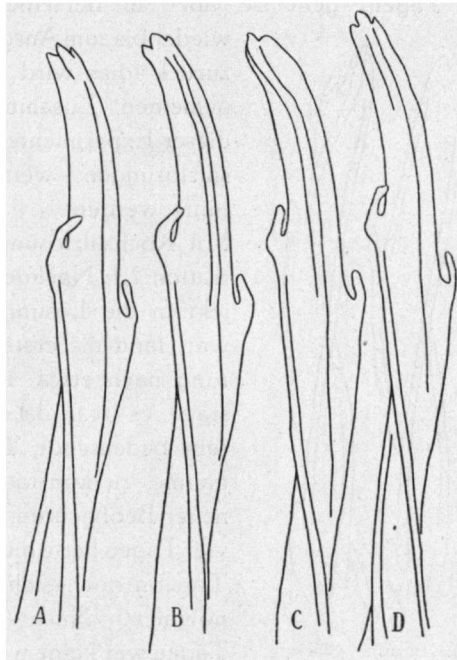


Fig. 30. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer Kochsalzlosung Konzentration 1,00 auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach ± 60 Minuten in der Lösung; C nach ± 43 Stunden in der Lösung; D = nach 5 Tagen in der Lösung. Sieh weiter Text.

Beobachtung nach etwa 5 Tagen war aber diese stärkere Torsion wieder grösztenteils aufgehoben und ungefähr der Ausgangsstand erreicht (Fig. 30 D). Nach ganz 6 Tagen war keine weitere Veränderung zu erkennen.

Absoluter Alkohol aber rief wieder eine stärkere Torsion hervor.

Die Zusammenfassung obiger Proben ist also: durch das Plasmolyticum nimmt die Torsion zu; nach geraumer Zeit (5 Tagen) geht sie aber in derselben Lösung

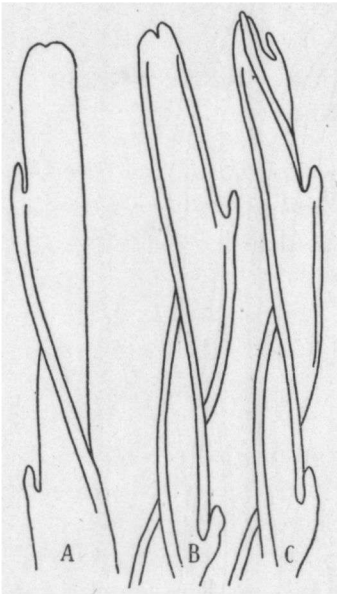


Fig. 31. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss einer gesättigten Kochsalzlösung auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach ± 42 Stunden in der Lösung; C = nach ± 4 Tagen in der Lösung. Sie weiter Text.

wieder bis zum Ausgangsstand zurück (dies wird in der allgemeinen Zusammenfassung dieser Experimente mit Kochsalzlösungen weiter ausgeführt werden).

- e. Mit Kochsalzlösung Konzentration 2,1. Nachdem das Objekt in die Lösung gebracht war, fand die erste Beobachtung nach etwa 43 Stunden statt, es war da schon eine sehr bedeutende Torsionszunahme zu konstatieren. Bei neuer Beobachtung nach etwa vier Tagen hatte diese stärkere Torsion noch sichtlich zugenommen. Nach ganz fünf Tagen war keine weitere Veränderung eingetreten. Auch absoluter Alkohol hatte keinen wahrnehmbaren Einfluss auf diesen Stand. Fassen wir dieses Experiment kurz zusammen, dann hat es sich heraus-

gestellt, dass durch die verwendete Lösung die Torsion regelmässig (bis zu einer gewissen Grenze) zunimmt.

- f. Mit Kochsalzlösung Konzentration 6,3 (gesättigt). (Fig. 31). Nachdem das Objekt in die Lösung gebracht war, fand die erste Beobachtung nach etwa 42 Stunden

statt; es fand sich eine sehr grosse Torsionssteigerung (Fig. 31 B). Bei zweiter Beobachtung nach etwa vier Tagen hatte diese stärkere Torsion noch bedeutend zugenommen (Fig. 31 C).

Die Zusammenfassung ist also wie bei der vorhergehenden Probe.

Zusammenfassende Besprechung der Proben mit Kochsalzlösungen.

Bei den vorhergehenden Proben sind also nach einander folgende Kochsalzlösungen als Plasmolyticum verwendet.

a.	Konzentration	0,05.
b.	"	0,1.
c.	"	0,5.
d.	"	1,00
e.	"	2,1
f.	"	6,3

Von diesen verursachten also die ersten drei eine partielle Detorsion, während die übrigen eine stärkere Torsion hervorriefen. Ebenfalls konnte bei den ersten drei diese Detorsion infolge Ersatz des Plasmolyticums durch absoluten Alkohol wieder aufgehoben und in eine stärkere Torsion umgesetzt werden, während bei den letzten zwei absoluter Alkohol auf die schon eingetretene, mehr als normale Torsion keinen weiteren Einfluss hatte. Die Erklärung all dieser Erscheinungen kann die nämliche sein, wie die für die Paralelen bei den Rohrzuckerproben; die geringern Konzentrationen nämlich verursachen eine partielle Detorsion weil sie nur plasmolisierend wirken, also nur Turgorverlust hervorrufen und obendrein nicht fähig sind, den Zellwänden Imbibitionswasser zu entziehen; dies aber ist wohl der Fall bei den höhern Konzentrationen. Infolge der hier auftretenden, stärkern Torsion ist die verhältnismässig geringe durch Turgorverlust aufgetretene Detorsion nicht bemerkbar und

resultiert nur die stärkere Torsion. Diese Proben mit Kochsalzlösungen schlieszen sich also im allgemeinen an die mit Rohrzuckerlösungen vollkommen an. Es gibt aber einen Punkt, der nicht ganz übereinstimmt. Im allgemeinen trat bei einer Kochsalzlösung Konzentration 0,5 eine partielle Detorsion auf; in der beschriebenen Probe mit einer Rohrzuckerlösung gleicher Konzentration war diese aber sehr gering oder fehlte, so dass ich denn auch dort von einem Gleichgewichtszustand gesprochen habe. Dieser Gleichgewichtszustand müsste denn also bei den Kochsalzlösungen bei etwas höherer Konzentration liegen, während man aber in Betracht der Dissoziation der Na Cl Lösung diesen Punkt gerade bei einer geringern Konzentration als bei der Zuckerlösung suchen sollte. Eine Anzahl Kontrollversuche in dieser Richtung ergaben auch keine bessere Einsicht; wohl war es klar, dass ungefähr bei dieser Konzentration für beide Lösungen der betreffende Gleichgewichtszustand liegen musste, aber die genaue Bestimmung des Punktes war mittels der hier befolgten Methode unmöglich. Bei dieser Methode nämlich stöszt man in dieser Hinsicht auf zu viele Schwierigkeiten, erstens ist sie zu grob; so demonstriert sich eine geringe Konzentrationsdifferenz nicht durch eine geringe Zu- oder Abnahme der Torsion, während sodann durch die Wirkung des Plasmolyticums zumal bei etwas höhern Konzentrationen, das Absterben der Pflanze herbeigeführt werden kann, weshalb also, wenn keine Wasserentziehung aus den Zellwänden statt findet, am Ende ein gleicher Zustand bei verschiedenen Konzentrationen auftreten muss. Weiter wird, weil die Epidermis mit einer dicken Cuticula bedeckt ist, die plasmolisierende Flüssigkeit nicht unmittelbar wirken können, sondern in den Stengel eindringen müssen und zwar durch die Stomata. Die Zahl der Stomata, das Geöffnet oder Nichtgeöffnetsein derselben, werden selbstverständlich denn auch Faktoren sein, welche die Reaktionszeit bedingen. Die oben angegebenen Beob-

achtungszeitpunkte sind denn auch verhältnismässig willkürlich gewählt worden, dabei ist also zu erwägen, dass ein zu einem gewissen Zeitpunkt beobachteter Zustand, nicht erst in jenem Augenblick eingetreten ist, aber schon einige Zeit existiert haben könnte. Um die genauen Zeitpunkte davon zu bestimmen, wenn wenigstens nicht ein allmählicher Übergang vom einen Zustand in den anderen es uns unmöglich macht, von einem bestimmten Zeitpunkt zu reden, wäre es nötig gewesen die Objekte fast fortwährend zu beobachten; dies bringt natürlich grosse Schwierigkeiten mit sich. Wenn es denn auch notwendig gewesen wäre, für die Beantwortung der in der Einleitung dieser Abhandlung gestellten Frage, die genauen Zeitpunkte und die genaue Konzentration, wobei der Gleichgewichtszustand eintritt, zu kennen, so hätte nach ändern, feinern Methoden gesucht werden müssen, um dies zu bestimmen; dies ist aber, noch abgesehen davon, ob es möglich wäre, gar nicht nötig. Weil die Frage: was ist (sind) die Ursache(n) der Torsion, zu beantworten ist, so zeigen alle vorhergehenden Proben genügend, dass durch Turgorverlust eine partielle Detorsion und durch starke Wasserentziehung aus den Wänden eine stärkere Torsion eintritt; diese Andeutungen also genügen um mit Bestimmtheit Schlüsse ziehen zu können.

Wo aber bis jetzt nur mit absolutem Alkohol gearbeitet wurde, um die Torsion zu beeinflussen, ist es, in Betracht des Vorhergehenden, interessant, auch den Einfluss von Alkohol von geringerm Gehalt einmal zu prüfen. Ehe ich mich aber an die Beschreibung dieser Experimente mache, zuerst noch einige Bemerkungen über eine eigentümliche Erscheinung, welche in Probe *d* (S. 51 Fig. 30) beschrieben worden ist. Nachdem hier nämlich in der Salzlösung Konzentration 1.00 bei Beobachtung nach 43 Stunden eine stärkere Torsion eingetreten war, zeigte sich bei Beobachtung nach fünf Tagen, dass diese Torsion wieder bis zum

Ausgangsstand zurückgegangen war (Vergleiche die Fig. 30 C und D). Dies ist nämlich die Erscheinung, welche schon auf S. 38 flüchtig berührt worden ist, und welche sich öfter vorfand, sowohl bei der Verwendung von absolutem Alkohol, wie bei der von Kochsalzlösungen. Die mutmaszliche Erklärung ist denn auch, wie schon dort angegeben. Obgleich nämlich diese Flüssigkeiten anfänglich wasserentziehend auf die Zellwände einwirken werden, sind sie offenbar im Stande, nach einiger Zeit selbst in diese Wände einzudringen und demnach die Funktion der Imbibitionsflüssigkeit zu übernehmen. Dasz dies bei Zuckerlösungen nie beobachtet wurde, hängt vielleicht zusammen mit den größern Molekülen des Rohrzuckers.

Schlieszlich sei noch mitgeteilt, dasz zur Prüfung sowohl mit den Rohrzucker-, wie auch mit den Kochsalzlösungen geringerer Konzentration Plasmolyseversuche auf Stengel-längsschnitte angestellt wurden. In der Tat stellte sich heraus, wie zu erwarten war, dasz diese Lösungen stets die Zellen des Assimilations parenchym (des konjugierten Parenchym) zu plasmolisieren vermochten.

C. Proben mit Alkohol von bekannter Stärke.

Bei diesen Proben wurde Alkohol von bestimmtem Volumenprozent verwendet.

- a. Mit Alkohol 5 % (Fig. 32). Nachdem die Objekte in den Alkohol gebracht waren, wurden sie nach drei Tagen zum ersten Male beobachtet, es war eine sehr deutliche partielle Detorsion eingetreten (Fig. 32 B). Bei einigen neuen Beobachtungen respektive nach sechs und neun Tagen war keine Veränderung eingetreten.

Zusammenfassend folgt daraus also: Alkohol 5 % bewirkt partielle Detorsion.

- b. Mit Alkohol 20 % (Fig. 33). Nachdem die Objekte in den Alkohol gebracht waren, fand die erste Beobachtung nach etwa 20 Minuten statt. Es war eine

partielle Detorsion eingetreten (Fig. 33 B). Bei nochmaliger Beobachtung nach etwa einem halben Tage hatte diese Detorsion noch etwas zugenommen (Fig. 33 C). Bei Beobachtung nach etwa sechs Tagen war weiter keine Veränderung eingetreten.

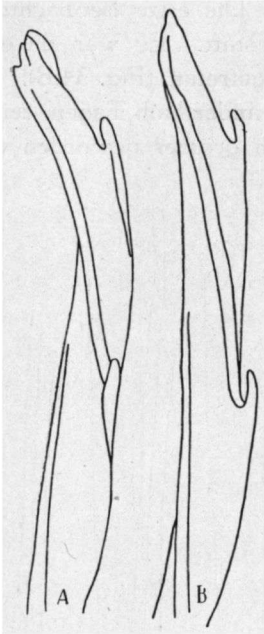


Fig. 32. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss von Alkohol 5 % auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach etwa 3 Tagen. Sieh weiter Text.

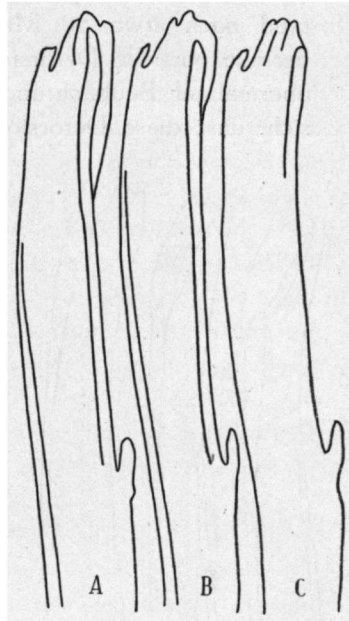


Fig. 33. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss von Alkohol 20 % auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach ± 20 Minuten; C = nach $\pm 1\frac{1}{2}$ Tagen. Sieh weiter Text.

Zusammenfassung also: Alkohol 20 % verursacht eine partielle Detorsion.

- e. Mit Alkohol 40 %. Die erste Beobachtung fand nach etwa 15 Minuten statt. Dabei war schon eine geringe partielle Detorsion festzustellen. Bei zweiter Beobachtung

nach anderthalb Tagen hatte diese Detorsion noch etwas zugenommen; erfuhr weiter, wie sich nach sechs Tagen herausstellte, keine weitere Veränderung. Zusammenfassend folgt daraus also: Alkohol 40 % verursacht partielle Detorsion.

- d. Mit Alkohol 60 % (Fig. 34). Die erste Beobachtung fand nach etwa 50 Minuten statt. Es war da eine geringe partielle Detorsion eingetreten. (Fig. 34 B). Bei abermaliger Beobachtung nach anderthalb Tagen, zeigte sich, dass diese Detorsion noch grösser geworden war

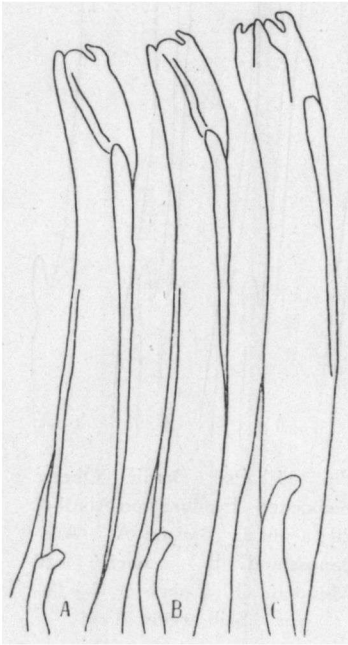


Fig. 34. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss von Alkohol 60 % auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach etwa 50 Minuten; C = nach $1\frac{1}{2}$ Tagen. Sieh weiter Text.

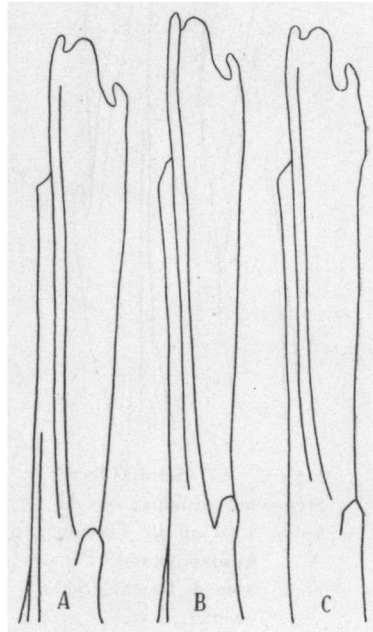


Fig. 35. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss von Alkohol 80 % auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach $\pm 1\frac{1}{4}$ Stunden; C = nach ± 6 Tagen. Sieh weiter Text.

- (Fig. 34 C). Weiter trat keine Veränderung mehr ein. Resumierend folgt also aus dem Vorhergehenden: Alkohol 60 % verursacht eine partielle Detorsion.
- e. Mit Alkohol 80 % (Fig. 35). Die erste Beobachtung fand nach etwa $1\frac{1}{4}$ Stunden statt, es war zu der Zeit aber keine wahrnehmbare Torsionsveränderung zu konstatieren (Fig. 35 B). Ebenso wenig war dies der Fall bei abermaliger Beobachtung nach anderthalb und nach etwa sechs Tagen (Fig. 35 C). Resumierend folgt daraus also: Alkohol 80 % verursacht keine Torsionsveränderung.
- f. Mit absolutem Alkohol (Fig. 36). Nachdem die Objekte in den Alkohol gebracht waren, fand die erste Beob-

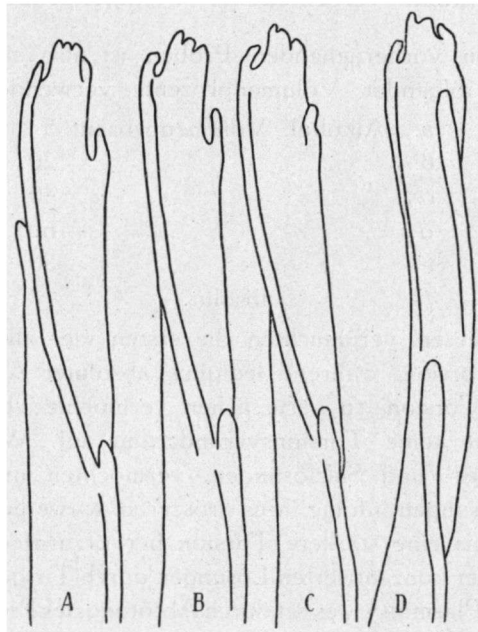


Fig. 36. Psil. Bernh. Oberer Stengelteil. Einfluss von absolutem Alkohol auf die Torsion. A = Ausgangsstand; B = nach etwa 20 Minuten; C = nach etwa 100 Minuten; D = nach etwa $1\frac{1}{2}$ Tagen. Sieh weiter Text.

achtung nach etwa 20 Minuten statt; es war schon eine deutliche stärkere Torsion zu konstatieren (Fig. 36 B). Bei zweiter Beobachtung nach etwa 100 Minuten zeigte sich, dass diese stärkere Torsion noch zugenommen hatte (Fig. 36 C), wie bei der folgende Beobachtung nach $1\frac{1}{2}$ Tagen (Fig. 36 D). (Weitere Beobachtungen wurden nicht gemacht).

Zusammenfassend folgt also aus dem Vorhergehenden: absoluter Alkohol steigert also stark (bis zu einer gewissen Grenze) die Torsion.

Zusammenfassende Besprechung der Proben mit Alkohol verschiedener Volumenprozente.

Bei den vorhergehenden Proben ist also nacheinander Alkohol folgender Volumenprozente verwendet worden:

- | | | |
|----|-------------------------|-----|
| a. | Alkohol, Volumenprozent | 5. |
| b. | " | 20. |
| c. | " | 40. |
| d. | " | 60. |
| e. | " | 80. |
| f. | " absolut. | |

Von diesen verursachten die ersten vier alle eine partielle Detorsion, während lediglich absoluter Alkohol eine stärkere Torsion zu verursachen vermochte; bei Alkohol 80 % trat keine Torsionsveränderung auf. Wie bei den Rohrzucker- und Salzlösungen, vermochten nur die stärkeren Lösungen infolge ihres grösseren, wasserentziehenden Vermögens eine stärkere Torsion hervorzurufen, während die weniger konzentrierten Lösungen durch Turgorverlust, es sei durch Plasmolyse, es sei durch Abtötung des Protoplasmas, eine partielle Detorsion verursachen. Weil Alkohol sehr schnell penetriert, wird er in den sämtlichen, hier beschriebenen Fällen wohl als Fixiermittel gewirkt, und also Turgorverlust infolge Absterbens verursacht haben. Die

weniger konzentrierten werden dann weiter nicht stark wasserentziehend gewirkt haben (siehe Weiteres unten), während bei Alkohol 80 % wahrscheinlich wieder ein Gleichgewichtszustand eingetreten ist. Was die erzielten Resultate anbetrifft, reihen sich diese denn auch denen mit Rohrzucker- und Salzlösungen völlig an. Dennoch findet sich ein eigenartiger Unterschied, der besonders auffällt, wenn man die Volumenprocente Alkohol umrechnet in Gewichtsprocente und alsdann die Konzentration des Alkohols berechnet; man erhält dann die folgenden Zahlen:

Volumen %	Gewichts %	Konzentration
5	4	0,87
20	16,25	3,4
40	33,34	7,2
60	52,16	11,3
80	73,58	16
absolut	—	—

Vergleicht man nun diese Alkoholkonzentrationen mit denen der Rohrzucker- und Salzlösungen, dann erhält man folgendes:

Rohrzucker	Kochsalz	Alkohol
0,05	0,05	—
0,10	0,10	—
0,50	0,50	0,87
1,00	1,00	—
2,96	2,10	3,40
5,92	6,30	7,20
—	—	11,30
—	—	16,00
—	—	absolut

Von diesen bewirken also die kursiv gedruckten Konzentrationen partielle Detorsion, die dick gedruckten sind ungefähr die Konzentrationen, bei denen ein Gleichgewichtszustand eintritt, während die normal gedruckten eine stärkere Torsion verursachen.

Bei dieser Übersicht fällt also sofort in die Augen, dass Alkohol im Vergleich zu Rohrzucker- oder Kochsalzlösungen noch bei viel höherer Konzentration partielle Detorsion verursachen kann. Was die Ursache davon ist, ist nicht mit absoluter Bestimmtheit zu sagen. Es mag wahrscheinlich wieder eine Folge des grossen Penetrationsvermögens des Alkohols sein, weshalb es leicht als Imbibitionsflüssigkeit auftreten kann und also eventuell entzogenes Imbibitionswasser sehr bald wieder ersetzt, so dass infolgedessen also nur der Einfluss des Turgorverlustes m. a. W. die partielle Detorsion sich geltend macht.

Übersicht und Zusammenfassung der im experimentellen Teil erzielten Resultate. Schlussfolgerung.

Da schon hinter jedem Teil dieses Abschnittes eine Zusammenfassung der darin enthaltenen jeweils erzielten Resultate gegeben worden ist, kann ich mich hier also ganz kurz fassen. Es hat sich jedesmal gezeigt, dass die Torsion tatsächlich in negativem Sinne durch Turgorverlust zu beeinflussen ist. Dieser Turgorverlust kann auf verschiedene Weisen hergestellt werden, wenn man nur dafür sorgt, dass der Gehalt der Zellwände an Imbibitionsflüssigkeit keine Einflüsse erfährt. Zunächst habe ich solches erreicht, indem ich die Objekte in destilliertem Wasser kochte, sodann war es auch ausführbar durch Plasmolyse mit Lösungen geringerer Konzentrationen, während schliesslich auch Fixieren mit verdünntem Alkohol ans Ziel führte.

Nach dem Vorhergehenden schliesze ich also, dasz ohne Zweifel die Torsion von *Psilotum Bernhardi* eine Nutation ist und zwar eine Folge des stärkern Wachstums der peripheren Rindenzellen, im Vergleich zu dem schon früh sich differenzierenden Zentralzylinder. Weil dieses Wachstum auf innern Ursachen in den Zellen beruht, ist also die Torsion eine autonome Nutation.

Da also dadurch die Frage beantwortet ist, worauf die Torsion beruhe, durch welche Kräfte sie verursacht werde, bleibt nun noch die Frage, weshalb die Torsion am lebenden Stengel immer nach rechts ist.

Da aber diese selbe Frage auch für die bei Austrocknung auftretende, stärkere Torsion gilt, so werde ich für ihre Beantwortung in einem besondern Kapitel auf die richtungbestimmenden Elemente tiefer eingehen, während ich erst im folgenden Kapitel der Frage was die Ursache der Torsion bei Austrocknung ist, näher treten werde.

KAPITEL IV.

Nähere Besprechung der Ursachen, welche eine stärkere Torsion bei Wasserentziehung herbeiführen.

Während die normale Torsion in der lebenden Pflanze nur bei den dünnern Stengelteilen auftritt und die untern, dickern Stengel durchaus nicht tordiert sind, ist dies bei der stärkern Torsion, die bei Austrocknung, also bei Wasserentziehung überhaupt, auftritt, gar nicht der Fall. Welche Stengelteile man auch untersucht, immer erfolgt bei Austrocknung eine stärkere Torsion, sogar die normal nicht tordierten untern Stengelteile weisen bei Wasserentziehung eine ziemlich starke Torsion auf; nur das Rhizom, das in lebendem Zustand gleichfalls untordiert ist, tordiert auch bei Austrocknung nicht.

Man soll also die zwei Torsionen, nämlich die normale Torsion der lebenden Pflanze und die stärkere Torsion der ausgetrockneten Stengel, gut auseinanderhalten. Es sind denn auch, wie in den vorhergehenden Kapiteln ausgeführt worden ist, zwei verschiedene Bewegungen; während die erste Torsion eine Nutation ist, ist die zweite eine hygroscopische Bewegung. Dennoch ist es möglich, diese heterogenen Bewegungen, was die kausalen Kräfte anbetrifft, von einunddemselben Gesichtspunkt aus zu betrachten. Bei der Nutation nämlich entstanden die wirkenden Kräfte infolge der Längendifferenzen zwischen Peripherie und Zentrum, welche Längendifferenzen selbst wieder durch

die relativ grössere Streckung der peripheren Elemente hervorgerufen wurden. Da bei Austrocknung die unterschiedenen Elemente eine Verkürzung erfahren werden, ist es also möglich, dass diese Verkürzung für alle Elemente nicht dieselbe ist, m. a. W. dass infolgedessen aufs neue Längendifferenzen zwischen Peripherie und Zentrum auftreten können. Um diese Möglichkeit näher zu prüfen, habe ich die im folgenden experimentellen Teil beschriebenen Versuche angestellt. Hier ist nämlich untersucht worden, ob tatsächlich bei Austrocknung eine Längendifferenz zwischen dem zentralen Teile in casu dem Zentralzylinder und dem peripheren Teil, der teils parenchymatischen, teils sklerenchymatischen Rinde, eintritt.

Experimenteller Teil.

Es wurden Stengelteile von verschiedener Länge und verschiedenem Diameter geprüft. Hauptsächlich wurden dafür die dickern Stengelteile verwendet, weil besonders die dünnern technisch Schwierigkeiten machten. Von diesen Stengelteilen wurden dicke, tangential Schnitt gemacht. Diese wurden darauf wieder in die Länge in drei Teile geschnitten und zwar so, dass der mittlere Teil so viel wie möglich nur aus dem Zentral-

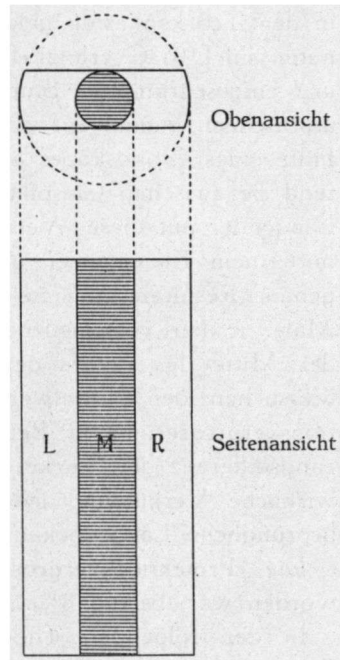


Fig. 37. Schema der Teilung eines dicken, tangentialen Schnittes. Oben- und Seitenansicht. L = Linker Teil; M = Mittlerer Teil; R = Rechter Teil. Sieh weiter Text.

zylinder bestand und die zwei andern, ausser der Epidermis, aus der Rinde, wie also schematisch in Fig. 37 dargestellt ist. Bei der Seitenansicht sind hier die Buchstaben L(inks), M(itte) und R(echts) gebraucht.

In der Beschreibung der Beobachtungen, werden diese Buchstaben benutzt, um die Stücke der tangentialen Schnitte zu bezeichnen.

Diese drei Teile, welche also ursprünglich, wenn wenigstens die Endflächen des Stengeltheiles senkrecht auf der Stengelachse stehen, gleicher Länge waren, wurden sodann in den Trockenkasten gelegt und darauf während 10 Minuten auf 110° C. erhitzt. Die auf diese Weise getrockneten und eingeschrumpften Stücke wurden darauf mit ein wenig arabischem Gummi auf ein Stück Papier geklebt und mit Hilfe eines Globoskopes auf eine Wand projiziert, während sie zwischen Glasplatten flach gehalten wurden. Die Länge der auf diese Weise vergrößerten Bilder wurden mit einem Kurvimesser gemessen. Um hierbei möglichst genaue Resultate zu erzielen, wurden die Objekte einige Male, je bei verschiedenen Stellungen, aber ungefähr in der Mitte des Feldes gemessen. Indem ich von diesen Versuchen den Mittelwert nahm, und darauf die Projektionsvergrößerung in Betracht zog, wurde die Verkürzungsdifferenz der Stücke gefunden. Zugleich ist dann die wirkliche Verkürzung jedes Stückes bekannt, wenn die ursprüngliche Länge bekannt ist.

Die Projektionsvergrößerung, die vorher berechnet worden war, betrug $8\frac{1}{2}$.

In den folgenden Tabellen, wird eine Übersicht der Beobachtungsergebnisse gegeben; die in den Tabellen angegebenen Maße sind in $\frac{1}{2}$ cm. ausgedrückt.

Objekt A; ursprüngliche Länge 2 cm.			
Messung	L.	M.	R.
	in $\frac{1}{2}$ cm. ausgedrückt		
1 . . .	33	$33\frac{1}{2}$	34
2 . . .	$32\frac{7}{8}$	$33\frac{1}{8}$	34
3 . . .	$32\frac{7}{8}$	$33\frac{1}{2}$	$34\frac{1}{8}$
4 . . .	$33\frac{1}{8}$	$33\frac{1}{2}$	34
5 . . .	$33\frac{7}{8}$	$33\frac{1}{2}$	34
6 . . .	$33\frac{1}{8}$	$33\frac{1}{4}$	34
Summe aller Messungen	$198\frac{7}{8}$	$200\frac{3}{8}$	$204\frac{1}{8}$
Mittelwert	$33\frac{7}{48}$	$33\frac{19}{48}$	$34\frac{1}{48}$

Objekt A (ursprüngliche Länge 2 cm.).

Um Ungenauigkeiten, welche durch mögliche schiefe Endflächen (wie in diesem Objekt deutlich der Fall ist) entstehen könnten, zu nivellieren, wurden die Mittelwerte von L und R addiert, durch 2 geteilt und darauf die Zahl mit dem Mittelwert von M. verglichen.

Wir haben dann also: das Mittel von L und R = $\frac{33\frac{7}{48} + 34\frac{1}{48}}{2} = 33\frac{7}{19}$.

Der Zentralzylinder hat also eine grözere Verkürzung von ($\frac{9}{48} \times \frac{1}{2}$ cm.): $8\frac{1}{2} = 0,011$ cm. und eine wirkliche Verkürzung von 0,036 cm.

Objekt B, ursprüngliche Länge 2 cm.			
Messung.	L.	M.	R.
	In $\frac{1}{2}$ cm. ausgedrückt.		
1 . . .	34	$33\frac{1}{2}$	$33\frac{1}{2}$
2 . . .	$33\frac{1}{2}$	33	$33\frac{3}{4}$
3 . . .	34	$33\frac{1}{2}$	$33\frac{3}{4}$
4 . . .	$33\frac{1}{2}$	$33\frac{1}{4}$	33
5 . . .	$33\frac{3}{4}$	$33\frac{1}{2}$	34
6 . . .	$33\frac{1}{2}$	33	$33\frac{1}{2}$
Summe aller Messungen.	$202\frac{1}{4}$	$199\frac{3}{4}$	$201\frac{1}{2}$

Objekt B (ursprüngliche Länge 2 cm.) also: der Mittelwert von L und R

$$= \frac{202\frac{1}{4} + 201\frac{1}{2}}{12} = 33\frac{31}{48}. \text{ Mittelwert M. } = 33\frac{7}{24}.$$

Der Zentralzylinder hat also eine grössere Verkürzung von ($\frac{17}{48} \times \frac{1}{2}$ cm.): $8\frac{1}{2} = 0,021$ cm. und eine wirkliche Verkürzung von 0,086 cm.

Objekt C, ursprüngliche Länge 2 cm.			
Messung.	L.	M.	R.
	In $\frac{1}{2}$ cm. ausgedrückt.		
1 . . .	42	$41\frac{3}{4}$	$41\frac{3}{4}$
2 . . .	41	$41\frac{1}{4}$	$41\frac{1}{2}$
3 . . .	$41\frac{1}{2}$	41	$41\frac{1}{4}$
4 . . .	$41\frac{1}{2}$	$41\frac{1}{2}$	$41\frac{3}{4}$
5 . . .	$41\frac{3}{4}$	41	$41\frac{1}{2}$
6 . . .	$41\frac{1}{2}$	41	41
Summe aller Messungen.	$249\frac{1}{4}$	$247\frac{1}{2}$	$248\frac{3}{4}$

Objekt C (ursprüngliche Länge 2 cm.) also: der Mittelwert von L und R

$$= \frac{249\frac{1}{4} + 248\frac{3}{4}}{12} = 41\frac{1}{2} \text{ der Mittelwert } M = 41\frac{1}{4}.$$

Der Zentralzylinder hat also eine grössere Verkürzung von ($\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$ cm.): $8\frac{1}{2} = 0.015$ cm. und eine wirkliche Verkürzung von 0,074 cm.

Ausser obenstehenden Beobachtungen wurden noch eine Anzahl ähnlicher Messungen vorgenommen. Hierbei werde ich mich aber damit begnügen, nur die Resultate zu erwähnen. Mit denen der vorhergehenden sind diese in untenstehender Tabelle vereinigt. Dabei ist dann weiter die ursprüngliche Länge angegeben und zugleich ist die grössere Verkürzung des Zentralzylinders in Prozenten dieser ursprünglichen Länge ausgedrückt, was eine bessere Vergleichung ermöglicht.

Übersicht der Resultate bei allen Objekten

Objekt.	Ursprüngliche Länge des Objekts.	Größere Verkür- zung des Zentral- zylinders.	Die größere Ver- kürzung des Zen- tralzylinders ausgedrückt in % der ursprüng- lichen Länge.
A. . .	2 cm.	0,011 cm.	0,55 %
B. . .	2 "	0,021 "	1,05 "
C. . .	2,5 "	0,015 "	0,60 "
D. . .	2 "	0,01 "	0,50 "
E. . .	3,1 "	0,037 "	1,20 "
F. . .	1,95 "	0,004 "	0,20 "
G. . .	2 "	0,036 "	1,80 "
H. . .	1,65 "	0,02 "	1,20 "
K. . .	2,5 "	0,031 "	1,20 "

Aus dieser Tabelle ergibt sich also, dass immer bei Austrocknung eine größere Verkürzung des Zentralzylinders auftritt. Diese Verkürzung ist bei den verschiedenen Objekten wohl häufig sehr verschieden, aber das hängt von einigen Bedingungen ab, auch der Diameter des Zentralzylinders scheint dabei eine Rolle zu spielen. Die Hälfte der beobachteten Objekte wies eine größere Verkürzung von mehr als 1 % der ursprünglichen Länge auf, in 3 Fällen $1\frac{1}{2}$ % und nur in einem Falle (Objekt F) war die größere Verkürzung sehr gering (0,2 %).

Obige Beobachtungen ergeben also ein Resultat in gleichem Sinne, was also unbedingt auf eine wirklich größere Verkürzung des Zentralzylinders im Vergleich zu der Rinde deutet. [Auch zeigt sich bei der Berechnung des mittleren Fehlers, dass (ausgenommen für Objekt F) die Differenz zwischen den gefundenen mittlern Längen von Zentralzylinder und Rinde eine wirkliche Differenz ist].

Ausserdem sei weiter noch darauf hingewiesen, dass

mehrere Stengel bei Austrocknung eine oft sehr verschiedene Zunahme der Torsion aufwiesen. Obgleich also das Prozent der grössern Verkürzung des Zentralzylinders nicht bedeutend ist (sieh dafür unten) findet sie sich doch.

Durch diese Erscheinung wird uns dann deutlich, weshalb die Stengel bei Austrocknung eine stärkere Torsion (in derselben Richtung) aufwiesen. In den vorhergehenden Kapiteln nämlich ist bewiesen worden, dass die Torsion in der lebenden Pflanze eine Folge der grössern Streckung des peripheren Gewebes (der Rinde) im Vergleich zu dem zentralen Gewebe (dem Zentralzylinder) ist. Umgekehrt wird demnach eine grössere Verkürzung dieses zentralen Teiles im Vergleich zu der Peripherie dieselbe Folge haben müssen m. a. W. die Torsion steigern.

Durch diese Erwägungen sind wir auch imstande zu berechnen wie gross etwa diese grössere Verkürzung des Zentralzylinders sein muss, um eine bestimmte Zunahme der Torsion zu bewirken. Im allgemeinen nämlich ist für die dickern Stengelteile die Torsionszunahme, nach Erhitzung während 10 Minuten auf 100° C. für einen Stengelteil von 2 cm. und einen Diameter von 2 mm. immer mindestens 120° (diese Zahl ist übrigens wie schon angegeben sehr variierend und oft grösser als 120°); sie wurde bestimmt, indem 2 Merkzeichen auf einen dicken Stengelteil im Abstand von 2 cm. gemacht wurden und der Stand dieser ursprünglich übereinander gelegenen Punkte nach Austrocknung verglichen wurde (für mittlere und dünnere Stengel ist diese Torsionszunahme viel grösser als 120° , kann sich sogar auf mehr als 360° belaufen).

Denken wir uns nun die Stengelfläche abgerollt, so ergibt eine einfache Berechnung, wie gross die Längenzunahme des peripheren Gewebes sein muss um eine Torsion von 120° zu verursachen (Fig. 38).

Sei nämlich ad die ursprüngliche Länge und dc der abgerollte Stengelumsatz, so stellt be die Länge dar, die

ad bekommen musz, wenn Punkt c 120° gedreht wird in derselben horizontalen Fläche;

$$ad = 2 \text{ cm.}$$

$$dc = 3\frac{1}{7} \times 2 \text{ mm.} = \frac{44}{7} \text{ mm.}$$

$$ec = \frac{1}{3} \times \frac{44}{7} \text{ mm.} = 2,095 \text{ mm.}$$

demnach $eb = \sqrt{20^2 + 2,095^2} = 20,109 \text{ mm.}$; ad musz folglich 0,109 mm. oder 0,55 % mehr an Länge zunehmen,

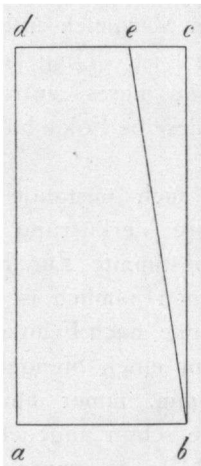


Fig. 38.
Erklärung im Texte.

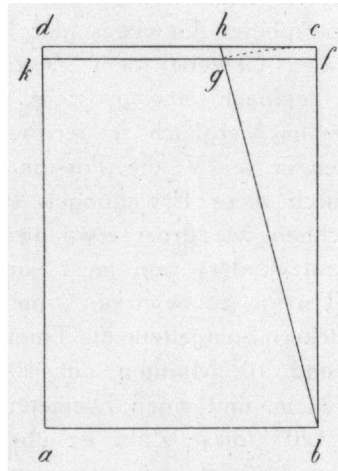


Fig. 39.
Erklärung im Texte.

als der zentrale Teil, der, nach dem Längenwachstum, die Länge ad bekommen hat.

Kommt jedoch die Torsion zustande infolge einer grössern Verkürzung des zentralen Teiles im Vergleich zu dem peripheren, so ist dieses Prozent noch etwas höher. Es fand sich nach der folgenden Berechnung (Fig. 39).

Stellt bc die Länge der zu betrachtenden Rippe dar, nachdem diese verkürzt ist, aber ohne dass schon eine Torsion eingetreten ist, dann fällt infolge der Torsion Punkt c nach g, die Linie gf ist dann also $\frac{1}{3}$ vom Sten-

gelumrisz = $\frac{1}{3}$ fk. Diese Torsion wird dann verursacht durch eine grössere Verkürzung des zentralen Teiles über den Abstand cf.

Die Linie bf ist demnach

$$\sqrt{(bg)^2 - (gf)^2} = \sqrt{20^2 - (2,095)^2} = 19,889 \text{ mm.}$$

cf ist also 0,111 mm. = 0.56 % von bc.

Die grössere Verkürzung des zentralen Teiles im Vergleich zu dem peripheren beträgt also in diesem Fall 0,56 % von der Länge nach der Verkürzung, und ist etwas geringer als 0,56 % der ursprünglichen Länge.

Die auf diese Weise berechneten Prozente stimmen also so ziemlich zu den auf experimentellem Wege erhaltenen Werten (nimmt man nämlich die Torsionszunahme grösser z.B. 180° so findet man Zahlen, die etwas grösser sind als 1%).

Wenn ich das Vorhergehende also kurz zusammenfasse, schliesze ich demnach: Die stärkere Torsion bei Austrocknung erfolgt durch eine dadurch auftretende grössere Verkürzung des Zentralzylinders im Vergleich zum peripheren Gewebe.

Dabei darf man aber nicht ausser acht lassen, dass eine mögliche zweite Ursache, welche die hygroskopische Torsion auch bewirken kann, durch das Vorhergehende nicht ausgeschlossen wird. Im folgenden Kapitel werde ich denn auch darauf zurückkommen.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass auch mit einem Rhizomteile von $2\frac{1}{2}$ cm. Länge, ein ähnlicher Versuch gemacht wurde, wie oben für Stengelteile beschrieben worden ist. Dabei fiel es auf, dass beim Zentralzylinder nach Austrocknung keine grössere Verkürzung als bei der Rinde zu konstatieren war. Dies könnte dann erklären, weshalb das Rhizom bei Austrocknung nicht tordiert. Dass Rinde und Zentralzylinder des Rhizoms bei Austrocknung eine nahezu gleiche Verkürzung erfahren, mag auf die eigenartige Entwicklung der Rindenelemente zurückzuführen sein.

KAPITEL V.

Die Elemente, welche die Richtung der Drehung bestimmen.

A. Während in den vorigen Kapiteln ausgeführt wurde, welche die torsionverursachenden Kräfte sind, soll also jetzt untersucht werden, welche Elemente die Richtung der Torsion bestimmen. Wo nämlich durch die aufgetretenen Längendifferenzen zwischen Peripherie und Zentrum, entweder infolge einer größern Längenzunahme der Rindenelemente oder infolge einer größern Verkürzung des Zentralzylinders, eine Torsion auftreten musz, ist diese Torsion von vornherein in zwei Richtungen möglich. Wenn aber diese Torsion immer in einer Richtung stattfindet, ist es klar, dasz diese Richtung von gewissen Elementen bestimmt wird. Weiter wäre es nicht unmöglich, dasz für beide Torsionarten, also sowohl für die Torsion in den lebenden dünnen Stengeln, wie für die stärkere Torsion bei Austrocknung, diese Elemente dieselben sind, da, wie ich glaube nachgewiesen zu haben, wenigstens zum grössten Teil, beide Torsion auf einer wirklichen oder relativen Verlängerung der peripheren Teile im Vergleich zu den zentralen beruht, obgleich man dabei nicht unberücksichtigt lassen soll, dasz die stärkere Torsion bei Austrocknung zum Teil auch zustande kommen könnte durch eine eigene Torsion bestimmter z.B. die richtungangebender Elemente.

Wenn wir uns jetzt zunächst näher mit der stärkern Torsion bei Austrocknung beschäftigen wollen, so sei be-

merkt dasz im allgemeinen bei derartigen hygroskopischen Bewegungen, die Struktur der Wände, also die Richtung worin Tüpfel Streifung, u.s.w. verlaufen, richtungbestimmend wirkt. (23 und 24).

Es liegt also nahe, dies hier gleichfalls im Bau der Zellwände zu suchen, umso mehr, weil gerade eine Veränderung des Wassergehaltes der Wände der antagonistisch wirkenden Elemente die Torsion in derselben Richtung steigert; denn jedes Element könnte durch Wasserabgabe eine Torsion oder Windung in einer von der Wandstruktur bestimmten Richtung bekommen, welche die Richtung der Torsion des ganzen Stengels beeinflussen könnte, (25).

Angesichts der Anatomie des Stengels drängt sich also jetzt die Frage vor, bei welchen Zellen hat die Struktur der Wand diesen Einflusz. Die Mehrzahl der Zellen nämlich ist parenchymatisch. Weiter besteht natürlich das Xylem und das in den ältern Stengeln innerhalb desselben liegende Sklerenchym aus verholzten Elementen, ebenso wie das periphere Festigungsgewebe der Rinde. Auch in den dünnern Stengeln ist das Kollenchym, das sich hier an Stelle des peripheren Sklerenchyms findet, schwach verholzt. So sind auch die Wände der Epidermiszellen und zwar namentlich die Auszenwände teilweise verholzt.

Die Elemente, welche richtungbestimmend wirken, sind also entweder die parenchymatischen Zellen oder die verholzten Zellen von Epidermis, Zentralzylinder oder peripherem Festigungsgewebe, m.a.W. richtungbestimmend wirkt entweder die Struktur der Zellulosewände oder die der verholzten Wände. Um dies zu untersuchen, wurden die folgenden Proben angestellt, wobei Kupferoxydammoniak verwendet wurde um die Zellulose zu lösen und dadurch eine der Möglichkeiten auszuschalten. Welche Objekte dafür genommen wurden, war ziemlich gleichgültig, weil für die dickern ebenso wie für die dünnern Stengel, die richtungbestimmenden Elemente dieselben sein müssen.

Experimenteller Teil.

Die Befestigung der Objekte wie vorher.

Material: lebende dünne, obere Stengelteile (Fig. 40).

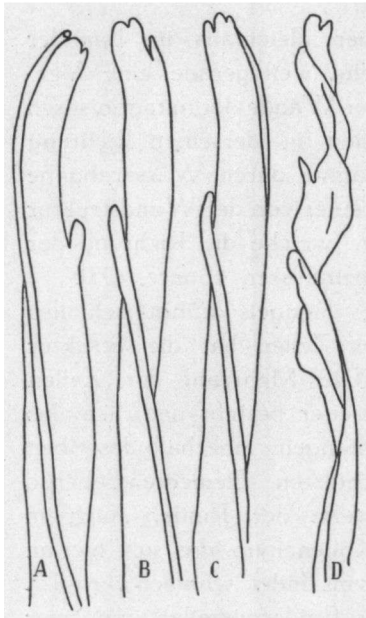


Fig. 40. Psil. Bernh. Verhalten dünner, oberer Stengelteile nach Behandlung mit Kupferoxydammoniak. A = Ausgangsstand; B = nach 10 Minuten in NaOH 33 %; C = nach etwa 5 Tagen in Kupferoxydammoniak; D = nach Austrocknung. Sieh weiter Tex.

Das Objekt wird zunächst in Na OH Lösung 33 % gebracht. Bei Beobachtung nach etwa 10 Minuten stellte sich heraus, dass die Torsion sehr stark zugenommen hatte (Fig. 40 B), darauf wurde das Objekt abgespült und in eine Kupferoxydammoniaklösung gebracht. Bei Beobachtung nach etwa 5 Tagen hatte die Torsion noch etwas zugenommen (Fig. 40 C), darauf wurde das Objekt aufs neue abgespült, während einiger Zeit in absoluten Alkohol gebracht und sodann an der Luft getrocknet. Als das Objekt vollkommen ausgetrocknet war, zeigte sich, dass die Torsion abermals und zwar sehr stark zugenommen hatte (Fig. 40 D).

Um zu kontrollieren, ob wirklich der Kupferoxydammoniak in den Probeobjekten, die Zellulose gelöst hatte,

wurden folgende Kontrollreaktionen angestellt:

- a. Zellulosereaktionen mit Jodjodkalium und H_2SO_4 66 %.
1. Querschnitte lebender Stengel.

Das parenchymatische Gewebe ergab sehr deutliche Zellulosereaktion.

2. Quer-und Längsschnitte der Stengel behandelt mit Kupferoxydammoniak.

Dabei trat absolut keine Zellulosereaktion auf, wohl entstanden vereinzelt blaue, unregelmäßige Flecke; diese sind aber wahrscheinlich wieder präzipitierte Zelluloseklümpchen.

3. Quer-und Längsschnitte von Stengeln, welche eine Behandlung erfahren haben wie in Kapitel III, jedoch nicht mit Kupfer oxydammoniak.

Diese lieferten gleichfalls eine deutliche Zellulosereaktion.

b. Holzreaktionen mit Phloroglucinesalzsäure.

4. Quer-und Längsschnitte der Stengel behandelt mit Kupferoxydeammoniak.

Sowohl in den Epidermiszellen, wie im Xylem trat eine sehr deutliche Holzreaktion auf.

Weil also aus obenstehenden Kontrollreaktionen deutlich hervorgeht, dasz durch die Einwirkung von Kupferoxydammoniak auf die Stengel, die Zellulose aus den Zellwänden ganz oder nahezu ganz gelöst ist, liegt nach einer Betrachtung der oben beschriebenen Experimente die Folgerung zum Greifen nahe. Nach der Entfernung nämlich der Zellulose aus den Zellwänden, verhalten sich die Stengel auf dieselbe Weise wie Stengel, deren Zellulosewände noch intakt sind; bei Austrocknung in einem Trockenkasten nämlich oder nach Austrocknung, nachdem das Objekt zuerst in absoluten Alkohol gebracht worden ist, jedesmal tritt eine sehr grosze Torsion auf. Daraus folgt also, dasz es nicht die Struktur der Zellulosewände sein kann, welche bei der hygroskopischen Torsion richtungbestimmend wirkt, so dasz dafür nur die Struktur der Holzwände in Betracht kommt.

Weil es verschiedene verholzte Elemente gibt, wird darüber also eine nähere Untersuchung erfolgen müssen.

Zunächst aber noch eine Bemerkung über die obenbeschriebenen Proben mit Kupferoxydammoniak. Bevor die Objekte nämlich in diese Lösungen gebracht wurden, brachte ich sie zuerst in eine Na OH Lösung 33 % um auf diese Weise, die in der Cuticula enthaltene Cutine aufzulösen, überdies wird hierdurch die Lösung der Zellulose befördert. 26). Dasz weiter dabei eine stärkere Torsion auftrat, wird veranlaszt durch die Wasserentziehung infolge der Na OH Lösung; dies schlieszt sich völlig an die Proben mit Na Cl und Zuckerlösungen höherer Konzentrationen an. Die ausgetrockneten und infolgedessen stark tordierten Objekte erhielten, indem ich sie in destilliertes Wasser brachte, zum grössten Teil wieder, wie gewöhnlich, den normalen Zustand.

B. Untersuchung über die verholzten Elemente, welche richtung- bestimmend wirken.

Hierfür kommen also, wie oben angegeben, in Betracht; 1° die Epidermiszellen, 2° die Xylemelemente, eventuell die zentralen Sklerenchymfasern und 3° das periphere Sklerenchym; für die dünnern Stengel das schwach verholzte Kollenchym.

Infolge dieser Erwägung, bin ich denn auch gekommen zu den im folgenden experimentellen Teil beschriebenen Proben, wobei zuerst als Material sowohl dicke, wie dünne Stengel benutzt, aber bald aus technischen Gründen dickere Stengel bevorzugt wurden, weil überdies die Folgerungen für beide dieselben sind.

Experimenteller Teil.

I. Material dicker, völlig untordierter Stengelteil (Fig. 41).

Der Stengel wurde während 10 Minuten im Trocknenkasten auf 110° C. erhitzt; es war nach dieser

Zeit schon eine deutliche Torsion eingetreten (Fig. 41 B). Nach abermaliger Erhitzung während 10 Minuten auf 110° C. hatte die Torsion wieder sehr stark zugenommen (Fig. 40 C).

Obgleich das Resultat dieser Proben keine neue

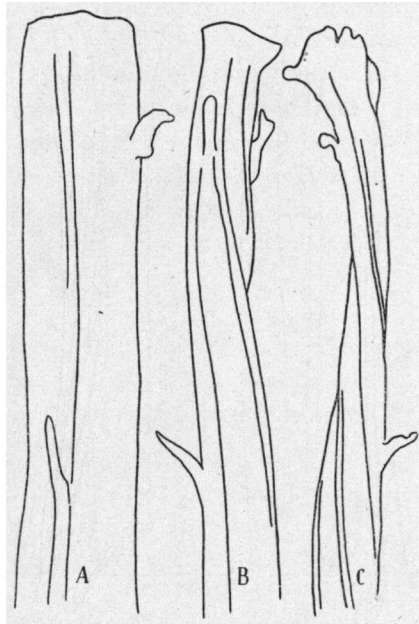


Fig. 41. Psil. Bernh.: dicke, untordierte Stengelteile. Verhalten bei Erhitzung auf 110° C. A = Ausgangsstand; B = nach 10 Minuten Erhitzen auf 110° C.; C = nach 10 Minuten weitere Erhitzung auf 100° C. Sieh weiter Text.

Perspektive eröffnet, wurde sie doch mit einem untordierten Stengel gemacht, um bei den folgenden Proben das Verhalten des bearbeiteten Materials genau vergleichen zu können mit dem normalen Stengel unter ähnlichen Umständen.

- II. Material: dicke, nahezu untordierte Stengelteile. Von diesen wurden die Epidermis und das Assimilationsparenchym, also die Schichten ausserhalb des peripheren Sklerenchyms, sorgfältig entfernt. (Fig. 42 B).

Nachdem die oben angegebenen Schichten entfernt

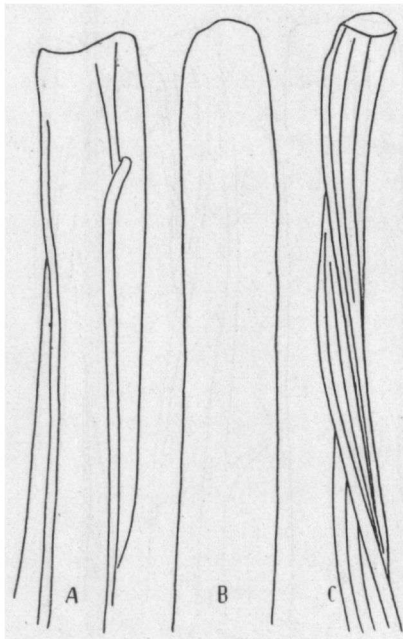


Fig. 42. Psil. Bernh. Verhalten der dicken Stengel bei Erhitzung nachdem die Epidermis und das Assimilationsparenchym entfernt worden sind. A = Ausgangsstand B = nach Entfernung der erwähnten Schichten; C = nach Erhitzung. Sieh weiter Text.

waren, wurden die Stengel auf die gewöhnliche Weise befestigt, in den Trockenkasten gelegt und während 10 Minuten auf 110°C erhitzt. Bei Beobachtung ergab sich, dass die Objekte stark rechts tordiert waren (Fig. 42 C).

- III. Material: dicke, untordierte Stengelteile. Bei diesen wurde mit Hilfe dickwandiger Capillaren als Bohrer, der Zentralzylinder ausgebohrt (Dies wurde an Querschnitten kontrolliert)

Die, wie oben angegeben, behandelten Stengel wurden darauf zweimal je während 10 Minuten im Trockenkasten auf 110°C . erhitzt. Bei der ersten Beobachtung nach 10 Minuten, war schon eine schwache Rechtstorsion zu konstatieren, welche nach weiterm Trocknen während 10 Minuten noch etwas zunahm; bei keinem der Objekte war diese Torsion aber sehr stark, wohl deutlich zu erkennen, aber im allgemeinen geringer als bei Stengeln, welche ganz intakt in den Trockenkasten gebracht wurden, wie z.B. dargestellt in Fig. 41.

- IV. Material: dicke, nahezu untordierte Stengelteile; bei diesen wurden auf dieselbe Weise, wie in der vorigen Probe die Zentralzylinder ausgebohrt und ausserdem die Epidermis und das darunterliegende Assimilationsparenchym vorsichtig entfernt. Infolgedessen blieb also von diesen Stengeln nur das periphere Sklerenchym übrig, bisweilen mit einigen Schichten innern Kollenchyms, m.a.W. das Material, das bei diesen Proben benutzt wurde, bestand aus hohlen Sklerenchymzylindern.

Die auf obenangegebene Weise erhaltenen hohlen Sklerenchymzylinder wurden darauf in der gewöhnlichen Weise im Trockenkasten auf 110°C . während etwa 20 Minuten erhitzt. Die Beobachtung ergab, dass alle Objekte in höherem oder geringerem Grade eine Rechtstorsion aufwiesen, im allgemeinen aber war diese Torsion, ebenso wie bei den Objekten in den vorigen Proben, geringer als bei Stengeln, welche ganz intakt der Austrocknung unterzogen wurden.

- V. Material; dicke, etwa untordierte Stengelteile; hiervon wurden vorsichtig die äusseren Schichten bis an das

periphere Sklerenchym inklusive entfernt, so dass der Zentralzylinder noch von einigen Schichten Parenchym und einer Anzahl Schichten Kollenchym umgeben war. Fig. 48.

Die auf oben angegebene Weise behandelten Stengelteile wurden darauf wieder während etwa 20 Minuten im Trockenkasten erhitzt auf 110°C . Bei Beobachtung ergab sich, dass einige Objekte keine Torsion, andere eine sehr schwache Torsion nach rechts aufwiesen.

VI, Material; ausgebohrte Zentralzylinder dicker Stengelteile. Indem beim Ausbohren der Stengelstücke Capillaren benutzt wurden, blieben die Zentralzylinder in der Regel ganz intakt und konnten leicht aus diesen Capillaren entfernt werden.

Die auf obenangegebene Weise erhaltenen Zentralzylinder wurden alsdann auf die gewöhnliche Weise während etwa 20 Minuten im Trockenkasten auf 110°C . erhitzt. Bei Beobachtung stellte sich heraus dass einige Zentralzylinder gar keine Torsion aufwiesen, bei der Mehrzahl aber eine mehr oder weniger starke Torsion, und zwar eine Torsion nach links nachgewiesen werden konnte.

Die in diesem Teil beschriebenen Experimente ergeben bei näherer Betrachtung einige nicht unwichtigen Resultate. Aus der Weise, wie Stengel mit ausgebohrten Zentralzylindern wie in Experiment III beschrieben, sich verhalten, folgt nämlich unmittelbar, dass die stärkere Torsion bei Austrocknung noch auf eine andere Weise zustande kommt als nur infolge einer grössern Verkürzung des Zentralzylinders im Vergleich zur Peripherie. Denn, weil hier die Zentralzylinder entfernt sind, wäre zu erwarten, dass, wo jetzt keine Längendifferenzen mehr bei Wasserabgabe auftreten werden, auch die Torsion unterbliebe. Dies ist aber, wie das betreffende Experiment zeigt, gar nicht der Fall. Bei Austrocknung tordieren auch diese Stengel, wenn auch schwächer

als die normalen, nach rechts. Wie am Ende des vorigen Kapitels denn auch schon berührt wurde, hat diese stärkere Torsion bei Wasserentziehung also noch eine zweite Ursache, welche ihren Sitz haben muss im peripheren Sklerenchym; denn der hohle Sklerenchymzylinder zeigt bei Austrocknung deutlich eine Torsion nach rechts, während das Entfernen der Epidermis keinen Einfluss auf die Torsion hat. Zudem wird diese hygroskopische Torsion viel schwächer, wenn das periphere Sklerenchym grösztenteils entfernt wird, wie die beim fünften Experiment benutzten Objekte zeigen. Hierbei ist aber auch die Ursache, welche im vorigen Kapitel beschrieben worden, teilweise aufgehoben. Das periphere Sklerenchym bekommt also bei Austrocknung eine eigene Torsion nach rechts, und es ist denn auch diese eigene Torsion, welche als die zweite Ursache des stärkern Tordierens der Stengel bei Austrocknung aufzufassen ist. Weiter sei hier noch auf die eigenartige Erscheinung hingewiesen, dass auch der Zentralzylinder bei Austrocknung eine eigene Torsion erhält, die Torsion ist aber (siehe Experiment VI) nicht nach rechts, sondern der Torsion des Stengels entgegengesetzt, nämlich nach links. Dies gilt natürlich nur für den Zentralzylinder, welcher ganz vom herumliegenden Gewebe losgemacht worden ist. Wie er sich in einem völlig intakten Stengel verhält, lässt sich schwer bestimmen; ausserdem ist diese Torsion nach links oft nicht sehr stark und unterbleibt bisweilen ganz.

Weil also das periphere Sklerenchym bei Austrocknung eine eigene Torsion nach rechts erhält, wird es unbedingt auch, gerade weil es peripher liegt, Einfluss auf die Richtung der hygroskopischen stärkern Torsion des ganzen Stengels haben, es wird selbst diese Richtung ganz bestimmen, so dass also die Frage: weshalb tordiert der Stengel bei Austrocknung stärker nach rechts, jetzt einstweilen beantwortet werden kann: weil das periphere Sklerenchym dann eine eigene Torsion nach rechts bekommt.

Das Vorhergehende kurz resumierend und dabei Kapitel IV ergänzend, habe ich also jetzt gefunden: Die stärkere Torsion bei Austrocknung wird verursacht: 1°. durch eine dabei auftretende grössere Verkürzung des Zentralzylinders im Vergleich zu der Peripherie und 2°. durch eine eigene Torsion des peripheren Sklerenchyms in derselben Richtung; diese eigene Torsion wirkt zugleichzeitig richtungbestimmend für die Torsion des ganzen Stengels.

Welche von diesen zwei torsionherbeiführenden Ursachen, die grösste Rolle spielt, ist schwer zu ermitteln. Daz die eigene Torsion des peripheren Sklerenchyms einen wichtigen Anteil daran hat, wird durch Proben, welche ich noch beschreiben will, klar werden, während man dabei zudem nicht ausser acht lassen darf, daz bei einem vollständigen, intakten Stengel, die eigene Torsion der peripheren Elemente, die Längendifferenz, welche durch ungleichmässige Kontraktion von Zentrum und Peripherie entsteht, in negativem Sinne beeinflussen wird.

Auch kann jetzt die Ursache für das Nichttordieren des Rhizoms bei Austrocknung genauer angegeben werden: 1°. erhält dabei der Zentralzylinder nämlich keine grössere Verkürzung und 2°. findet sich kein peripheres Sklerenchym.

Obgleich dieses Resultat vorläufig befriedigend ist, ist damit die Untersuchung über die richtungbestimmenden Elemente der hygroskopischen Torsion noch nicht beendet; es drängen sich jetzt nämlich neue Fragen auf, durch deren Beantwortung man eine bessere Einsicht in die hier berührten Probleme bekommen kann. In unmittelbarem Anschluss an das Vorhergehende stellte ich mir denn auch die Frage: Weshalb tordiert dieser hohle Sklerenchymzylinder bei Austrocknung und weshalb ist diese Torsion nach rechts, während in diesem Zusammenhang bei mir noch eine zweite Frage aufkam, nämlich: Weshalb tordierte der (ausgebohrte) Zentralzylinder bei Austrocknung und

weshalb ist diese Torsion nach links. Im folgenden Teil werde ich mich bemühen für diese Frage die entsprechende Antwort zu geben.

C. Untersuchung über die Ursachen des Tordierens des hohlen Sklerenchymzylinders nach rechts, u. s. w.

Weil die Möglichkeit vorlag, dass die Torsion des betreffenden Zylinders auf einem Torsionsbestreben nach rechts der einzelnen Elemente, m. a. W. der einzelnen Sklerenchymfasern, welche den Zylinder aufbauen, beruhte, wurde zunächst untersucht, wie diese Sklerenchymfasern sich bei Austrocknung verhielten. Dazu wurden kleinere Zylinderteile mit Schultzes Mazerationsmittel vorsichtig mazeriert, darauf auf einen Objektträger nach Ausspülung und Benetzung mit Alkohol zum Trocknen gelegt. Nachdem sie vollkommen ausgetrocknet waren, zeigte sich bei der Untersuchung, dass eine grosse Zahl der losen, einzelnen Fasern in der Tat eine Torsion aufwies; dabei wurde die, in Betracht des Vorhergehenden, sehr überraschende Erscheinung beobachtet, dass die Torsion all dieser Fasern nicht nach rechts, sondern nach links war (Fig. 43).

(Indem mehrere Fasern und Faserbündel am Objektträger festklebten, blieben diese bei Austrocknung oft grösztenteils unverändert, zeigten wenigstens keine Torsion; obgleich dies also ein Nachteil für diese Methode ist, war doch die Anzahl der tordierten Fasern mehr als genügend um mit Bestimmtheit Schlüsse ziehen zu können).

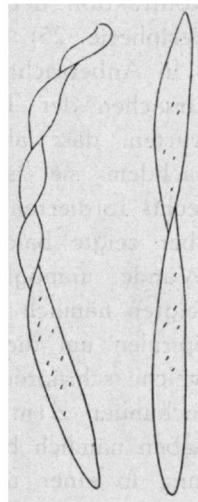


Fig. 43, Psil. Bernh.
Einzelne Sklerenchymfasern nach Austrocknung.

Obgleich bis dahin diese hygroskopische Torsion der Stengel, was die Ursachen, wie Francis Darwin sie angibt, anbelangt, sehr viel Ähnlichkeit hatte mit der Torsion der Stipagrannen u. a., spielen hier offenbar noch andere Faktoren eine Rolle. Darwin kommt nämlich zu dem Schluss, dass das Torsionsbestreben dieser Grannen in deren einzelnen Zellen seinen Sitz haben muss. Er fand nämlich, dass sowohl die äussern, wie die innern Zellen nach Isolierung bei Austrocknung in derselben Richtung tordieren wie die ganze Granne, und zwar namentlich die äussern. Indem die Zellen miteinander verbunden waren, konnte jede an sich nicht tordieren, aber wirkten sie derart auf einander ein, dass die Granne in derselben Richtung tordiert. Ausser durch dieses Torsionsbestreben der Einzelzellen, wurde die Torsion auch noch verursacht und verstärkt durch eine bei Austrocknung auftretende grössere Kontraktion der zentralen Elemente im Vergleich zu der Peripherie. 25)

In Anbetracht dieser grossen Übereinstimmung (was die Ursachen der Torsion anbetrifft) wäre denn auch zu erwarten, dass alle Fasern des peripheren Sklerenchyms, nachdem sie isoliert wurden, bei Austrocknung nach rechts tordierten. Eine nähere Beobachtung dieser Fasern aber zeigte bald, dass dies, in Betracht des Baues ihrer Wände, unmöglich war. Alle Fasern dieses Sklerenchyms zeigten nämlich eine Tüpfelung, welche in linkswindenden Spiralen um die Fasern lief (also in Seitenansicht Tüpfel, welche schrägrechts nach oben laufen (Fig. 43). Die Untersuchungen Zimmermann's (23) und anderer (24) und (27) haben nämlich bewiesen, dass eine Faser mit einer Tüpfelung in einer um die Faser laufenden Spirale im allgemeinen bei Austrocknung in der Richtung dieser Spirale tordieren muss. Die Quellbarkeit und also auch die Kontraktion beim Austrocknen derartiger Fasern ist nämlich nicht in allen Richtungen dieselbe. Im allgemeinen kann

A C die Richtung, worin die Tüpfel verlaufen, dann bezeichnet diese Linie zugleich die Richtung der langen Achse der Schrumpfungsellipse, während die Linie B E dann die Richtung der kurzen Achse bezeichnet m. a. W. in der Richtung A C findet bei Austrocknung die geringste, in der Richtung B E die grösste Kontraktion statt. Nimmt man aber einen Moment an, dass die Kontraktion bei Austrocknung in allen Richtungen dieselbe ist, so wird also, wenn bei Austrocknung der Punkt B nach B' fällt, D nach D', C nach C' und E nach E' fallen (die Lage der Punkte D', C' und E' folgt unmittelbar aus der Konstruktion in der Figur). Die Linie A C wird nach dieser gleichmässigen Kontraktion also die Linie A C' und die Linie B E wird die Linie B' E', so dass also der Punkt S nach S' fällt. Bei einer derartigen Kontraktion, welche in allen Richtungen gleich gross ist, tritt selbstverständlich keine Torsion auf; alle ursprünglich senkrechten Linien bleiben senkrecht.

Wie oben angegeben, ist aber die Kontraktion in der Richtung B' E' grösser als in der Richtung A C'; der Punkt S' wird denn auch in diesem Falle mehr nach unten fallen als bei gleichmässiger Kontraktion in diesen Richtungen, also z.B. in S''; der Punkt C' wird infolgedessen nach C'' fallen ($S''C'' = S'C'$), so dass die Linie B' C' D' dann B' C'' D'' wird, m. a. W. die ursprünglich senkrechte Linie B D geht bei Austrocknung infolge ungleichmässiger Kontraktion in den zwei bezeichneten Richtungen, über in die schrägrechts in die Höhe laufende Linie B' D'' oder, was auf eins hinauskommt, der Zylinder weist in diesem Falle eine Torsion nach links auf.

Dass die einzelnen Sklerenchymfasern bei Austrocknung eine Torsion nach links aufwiesen, ist also nach dem Vorhergehenden klar, die Torsion hängt also zusammen mit der Richtung der Spirale, in welcher die Tüpfel verlaufen; ist nämlich in derselben Richtung wie diese.

Eine genaue Untersuchung einer grossen Anzahl dieser Sklerenchymfasern, so wohl innerer als äusserer, zeigte, dass alle Fasern des peripheren Sklerenchyms dieselbe Tüpfelung aufwiesen; stets verliefen sie in linksläufigen Spiralen. Dies was weiter überdies der Fall mit den Fasern des zentralen Sklerenchyms im Zentralzylinder.

Fassen wir die bis jetzt gefundenen Ergebnisse kurz zusammen dann haben wir;

- a. die Fasern des peripheren Sklerenchyms zeigen eine Tüpfelung in linksläufigen Spiralen;
- b. die Fasern des zentralen Sklerenchyms zeigen gleichfalls eine Tüpfelung in linksläufigen Spiralen;
- c. die einzelnen Fasern des peripheren Sklerenchyms tordieren bei Austrocknung nach links;
- d. die einzelnen Fasern des zentralen Sklerenchyms tordieren bei Austrocknung gleichfalls nach links;
- e. der vom peripheren Sklerenchym gebildete hohle Zylinder tordiert bei Austrocknung nach rechts;
- f. der Zentralzylinder, dessen innerer Teil (der bei weitem der grösste ist) gebildet wird vom Zentralsklerenchym, das hier also ein massiver Zylinder ist, tordiert bei Austrocknung nach links (schwach).

Wenn man diese Ergebnisse mit einander kombiniert, dann kommt man zu dem Schluss, dass die Ursache des Rechtstordierens des hohlen peripheren Sklerenchymzylinders gesucht werden muss gerade in dieser Verbindung der Sklerenchymfasern zu einem derartigen hohlen Zylinder; denn, wenn diese Fasern zu einem massiven Zylinder verbunden sind, wie das im Zentralzylinder der Fall ist, so tordiert bei Austrocknung, wie zu erwarten ist, der ganze Zylinder in derselben Richtung wie jede einzelne Faser. [Dies ist auch der Schluss, zu dem Darwin kam, und der weiter von ihm experimentell bestätigt wurde. 25].

Um diese Schlussfolgerung näher kontrollieren zu können, wurden folgende Experimente gemacht:

- A. Material; ein etwa 6 cm. langer, hohler Sklerenchymzylinder. Dieser wurde in 2 ungefähr gleich lange Teile geteilt; einer von diesen wurde an einer Stelle der Länge nach gespalten.

Die auf diese Weise erhaltenen Objekte wurden darauf auf die gewöhnliche Weise in den Trockenkasten gelegt und einige Zeit auf 110° C. erhitzt. Bei Beobachtung nach etwa 20 Minuten zeigte das eine, nicht der Länge nach gespaltete Stück eine ziemlich grosse Torsion nach rechts, während das andere (also das gespaltete) dagegen absolut nicht tordiert war.

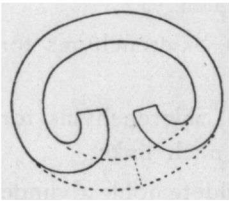


Fig. 45.

Erklärung im Texte.

Diese Versuche wurden noch mehrere Male wiederholt und jedesmal zeigte der der Länge nach gespaltete hohle Sklerenchymzylinder bei Austrocknung keine Torsion, wohl trat meistens ein Einkrümmen und Umbiegen der Ränder auf, wie z. B. in

Fig. 45 auf Querschnitt dargestellt worden ist.

- B. Material: einige kleinen Längsschnitte hohler Sklerenchymzylinder, welche ich erhielt, indem ich solche Zylinder viele Male der Länge nach spaltete. Die auf diese Weise erhaltenen schmalen Stücke wurden wieder im Trockenkasten auf 110° C. erhitzt. Bei Beobachtung nach etwa 20 Minuten zeigte sich, dass mehrere von diesen Stückchen eine schwache Torsion nach links aufwiesen.
- C. Material: Bündel Sklerenchymfasern hohler Sklerenchymzylinder, welche ich erhielt, indem ich solche Zylinder leicht mazerierte. Diese Bündel Sklerenchymfasern wurden in eine Pinzette gefasst und darauf durch Erhitzung auf 110° C. getrock-

net; bei Beobachtung nach einiger Zeit tordierten sie stark nach links. Hielt man solche Objekte während einiger Zeit über eine Spiritusflamme, dann sah man oft sehr deutlich diese Torsion nach links auftreten.

Aus obigen Experimenten folgt also ohne weiteres, dass; wenn die betreffenden Sklerenchymfasern zu größern (B) oder kleinern (C) massiven Bündeln oder Gruppen vereinigt sind, in diesen Bündeln bei Austrocknung eine Torsion nach links auftritt, also in derselben Richtung, wie bei den einzelnen Fasern; sind diese aber zu einem hohlen Zylinder vereinigt, dann ist die Torsion nach rechts.

Indem also die Sklerenchymfasern zu einem hohlen Sklerenchymzylinder vereinigt sind, bekommt das periphere Sklerenchym bei Austrocknung eine eigene Torsion nach rechts, also dem Torsionbestreben nach links der einzelnen Fasern entgegengesetzt, Durch diese eigene Torsion wird also erstens die Richtung der hygroskopischen Torsion des ganzen Stengels bestimmt, während überdies diese selbst dadurch noch bedeutend zunimmt.

Letztere Erscheinungen werden auf frappante Weise illustriert, indem man Stengelteile, welche an einer Stelle bis auf den Zentralzylinder der Länge nach angeschnitten sind, trocknet. Solche Stengelteile zeigen dann nämlich gar keine oder fast keine Zunahme der Torsion; waren sie untordiert, so trat keine Torsion auf. Obgleich die auf S. 84 erwähnte erste Ursache der starken hygroskopischen Torsion hier wahrscheinlich auch teilweise aufgehoben, jedenfalls ihre Wirkung gehemmt sein mag, zeigt sich durch dieses Experiment deutlich der bedeutende Anteil, den die eigene Torsion des peripheren Sklerenchyms an der hygroskopischen Torsion des ganzen Stengels hat.

Nach dem Vorhergehenden lautet also jetzt die Frage; weshalb tordiert der hohle Sklerenchymzylinder, bestehend aus einer Verbindung parallel geordneter Fasern, und weshalb ist die Torsion nach rechts?

Denken wir uns den hohlen Zylinder aus einer Anzahl konzentrisch geordneter Zellschichten aufgebaut, wie in Fig. 46 auf Querschnitt schematisch dargestellt ist, dann zeigt eine Vergleichung mit Fig. 45, dasz bei Austrocknung die innern Schichten mehr kontrahieren werden als die äuszern. Denn diese Figur (45) stellt den Querschnitt eines der Länge nach gespaltenen Stengels dar nach Austrocknung, dabei trat nämlich ein Einrollen der freien Ränder auf. Dies nun kann nur dadurch entstanden sein, dasz die Innenseite (also die innern Zellschichten) sich stärker verkürzt hat als die Auszenzeite (also die äuszern Zellschichten). Be-

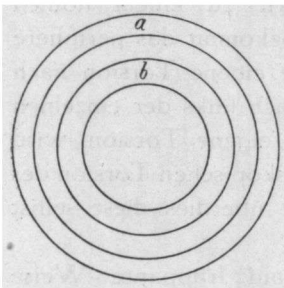


Fig. 46.

Erklärung im Texte.

schäftigen wir uns jetzt weiter nur mit Fig. 46, dann wird also bei Austrocknung die Zellschicht b stärker kontrahieren als die Zellschicht a (dies wird vermutlich eine Folge anatomischer Differenzen sein). Weil aber die Schichten immer zusammenhängen, wird also dadurch b relativ ausgedehnt, a zusammenge-
drückt werden oder m.a.W. auf b werden Kräfte einwirken, welche den Ring in radiärer Richtung

auszudehnen suchen und auf a Kräfte, welche ihn in radiärer Richtung zu verengen suchen. Infolgedessen wird die Höhe des Zylinders a zunehmen, die von b abnehmen. Dadurch treten also zwischen den äuszern und innern Schichten des hohlen Sklerenchyms Längendifferenzen auf, die äuszern Schichten werden länger als die innern. Hierdurch kann u.a. eine Torsion zustande kommen, und bei diesen Objekten wird denn auch eine Torsion nicht ausbleiben können, wie aus Folgendem hervorgeht. Da die Höhe des Zylinders a zunehmen wird (dabei die sehr geringe wirkliche Verkürzung, die durch Austrocknung entstehen wird, ebenso wie die Gewebespannung vernachlässigend), werden infolgedessen,

die Fasern, aus denen der Zylinder aufgebaut ist, in senkrechter Richtung ausgedehnt; die Fasern des Zylinders b werden aber, da die Höhe des Zylinders abnimmt, in senkrechter Richtung zusammengedrückt. Da die Fasern beider Zylinder, wie im Vorhergehenden ausgeführt worden ist, nicht in allen Richtungen dieselbe Kontrahierbarkeit und Dehnbarkeit besitzen, m. a. W. nicht isotrop sind, werden infolgedessen diese Fasern ein starkes Torsionsbestreben erhalten, welches sich dem ganzen Zylinder mitteilen wird, wodurch denn auch die entstandenen Längendifferenzen wieder ausgeglichen werden. Da weiter für alle Fasern der Stand der Achsen der Kontraktionsellipse derselbe ist und zwar wie dargestellt in Fig. 44, folgt hieraus, dass die Fasern von Zylinder b sich verhalten werden, wie die einzelnen Fasern bei Austrocknung, d.h. ein Torsionsbestreben nach links erhalten. Die Fasern von Zylinder a jedoch, welche einer Dehnung unterworfen sind, werden sich gerade in entgegengesetztem Sinne verhalten und demnach eine Torsion nach rechts erhalten. Da endlich die Anzahl Fasern im Zylinder a grösser sein wird als im Zylinder b und überdies der Momentsarm der rechtstordierenden Kraft grösser als der der linkstordierenden, so wird also das Moment der ersten Kraft auch grösser sein als das der zweiten, so dass der ganze Zylinder eine Torsion nach rechts aufweisen wird.

Resumierend und dabei zugleich die auf Seite 91 gestellte Frage beantwortend, habe ich also gefunden, dass die Torsion des hohlen Sklerenchymzylinders auf einer Rechtstorsion der äussern Schichten dieses Zylinders beruht. Diese Torsion wird verursacht durch eine Dehnung der Fasern, weil die Wände anisotrop sind, wie das oben beschrieben worden ist. Die Dehnung dieser Fasern ist die Folge einer radiären Zusammendrückung der äussern Schichten, infolge einer stärkern Verengung, also einer grössern tangentialen Kontraktion der innern Schichten bei Austrocknung.

Weiter sei noch darauf hingewiesen, dass die Gewebespannung, welche infolge der grössern Kontraktion der innern Schichten entsteht und welche eine allseitige radiäre Zusammendrückung der äuszern Schichten und demzufolge eine Dehnung davon in vertikaler Richtung zur Folge hat, durch das der Länge nach Aufschneiden des ganzen Sklerenchymzylinders gleichsam einen anderen Ausweg finden kann durch das Umbiegen der entstandenen freien Ränder. Weil hierdurch die Höhe der Fasern nicht verändert, wird denn auch, wie die Experimente bestätigen, ein in die Länge aufgeschnittener Sklerenchymzylinder bei Austrocknung nicht tordieren, ebenso wenig, wie ein bis auf den Zentralzylinder in die Länge angeschnittener Stengelteil.

D. Die richtungbestimmenden Elemente bei der normalen Torsion der lebenden dünnern Stengel.

Während im vorigen Teil nur gesprochen wurde von den Elementen, welche bei Austrocknung die Richtung der dann auftretenden stärkern Torsion bestimmen, sollte jetzt noch eine Untersuchung über die richtungbestimmenden Elemente bei der normalen Torsion der lebenden dünnern Stengel erfolgen. Weil Experimentieren in dieser Hinsicht bei den lebenden Stengeln, ohne die Torsion stark zu beeinflussen, unmöglich war, sah ich mich denn auch genötigt, dies nahezu ganz theoretisch zu betrachten.

Am Anfang dieses Kapitels ist darauf hingewiesen, dass die Möglichkeit vorhanden war, dass die richtungbestimmenden Elemente für die normale Torsion der lebenden Stengel dieselben waren, wie die für die hygroskopische Torsion. Diese Ansicht drängte sich mir namentlich auf infolge der Gleichheit der Ursachen, durch welche beide Torsionen entstanden, wie in Kapitel IV nachgewiesen wurde. Weil jedoch im vorhergehenden

Teil bewiesen ist, dass auch die Torsion des peripheren Sklerenchyms einen grössern Einfluss auf die hygroskopische Torsion des ganzen Stengels hat und überdies nachgewiesen wurde, dass gerade die eigene Torsion des peripheren Sklerenchymzylinders die Richtung der hygroskopischen Torsion bestimmt, ist es klar, dass für beide Torsionsarten die richtungbestimmenden Elemente nicht dieselben sein können, weil sich dies periphere Sklerenchym bei der Entstehung der Torsion im Vegetationskegel der jungen Stengel noch nicht findet. In Kapitel I wurde ausgeführt, dass die Torsion ungefähr zu der selben Zeit auftritt, wie die Entwicklung des Protoxylems; dann findet sich im Vegetationskegel noch keine Spur des peripheren Sklerenchyms.

Die richtungbestimmende Elemente für die normale Torsion der lebenden, dünnen Stengel sind also andere als die für die hygroskopische Torsion. Sie können also wieder nur in zwei Gewebearten vorhanden sein, nämlich entweder im Parenchym oder im sich entwickelnden Xylem; die sich noch bildende Epidermis kann bei dieser Betrachtung getrost ausgeschaltet werden. Auch das Parenchym ist grösztenteils noch undifferenziert und jedenfalls noch im Strecken begriffen, so dass wahrscheinlich auch dort die richtungbestimmenden Elemente nicht gesucht werden müssen. Es bleibt also jetzt nur noch das Protoxylem übrig und in der Tat ist das auch das einzige Gewebe im Vegetationskegel, in dem sich eine ausgesprochene Richtung demonstriert. Dieses Protoxylem nämlich ist ausschliesslich aus Schraubentracheiden zusammengesetzt. 16). Zum nähern Studium des Baues der Tracheiden wurden einige Stückchen möglichst stark isolierter Zentralzylinder aus dickern und dünnern Stengeln mazeriert. Erst bei starker Vergrösserung war es möglich, die Struktur der Schrauben-tracheiden mit Gewisheit zu ermitteln. Dabei stellte sich heraus, dass sich in den Tracheiden



Fig. 47.
Psil. Bernh.
Teil einer
Schraubentracheide
aus dem
Protoxylem.

eine linkswindende Spirale fand, in der Regel war diese sogar eine Doppelspirale d. h. zwei in derselben Richtung windende, nebeneinander liegende Spiralen (Fig. 47).

Es ist also jetzt die Frage: Ist es möglich dasz diese linkswindenden Spiralen unter den Umständen und Bedingungen, unter denen die normale Torsion zustande kommt, bewirken können, dasz diese Torsion nach rechts ist? Die folgenden Ausführungen mögen hierauf eine Antwort geben.

Weil die Torsion ihre Entstehung einer grössern Verlängerung der Peripherie im Vergleich zum Zentralzylinder verdankt, wird also infolgedessen zwischen diesen beiden Teilen eine Gewebespannung auftreten, wodurch einestheils eine Kraft erzeugt wird, welche die Torsion verursacht, andernteils aber auch eine partielle Dehnung des Zentralzylinders und eine partielle Kontraktion der peripheren Elemente hervorgerufen wird. Dadurch wird also m.a.W. der Zentralzylinder — also auch die Schraubentracheiden — ausgezogen. Wie wird sich nun eine Spirale, welche am untern Teil befestigt, verhalten, wenn sie ausgezogen wird? Weil infolgedessen die Länge zunimmt, wird also, weil die Anzahl Windungen dieselbe bleibt, jede Windung länger werden müssen. Ein beliebiger Punkt einer solchen Spirale wird sich also bewegen in einer Richtung, welche der Windungsrichtung entgegengesetzt ist, m.a.W. wenn eine Spirale ausgezogen wird, entwindet sie sich in einer Richtung, welche der Windungsrichtung entgegengesetzt ist. Eine linkswindende Spirale wird sich also bei Ausziehung nach rechts entwinden. Jeder Punkt dieser Spirale bekommt also eine Bewegung nach rechts, m.a.W. es entsteht dadurch eine geringe Drehung nach rechts, welche sich dem benach-

barten Gewebe mitteilen wird, weshalb dies also nach rechts tordiert. Es leuchtet ein, dass das Vorhergehende nicht nur für eine Schraubentracheide gilt, sondern ebenso gut für eine Gruppe dieser Elemente zutrifft, obwohl die Drehung nach rechts sich da nur am Umriss der Gruppe zeigen wird, weil da, wo die Spiralelemente an einander stoßen, durch entgegengesetzt wirkende Kräfte keine Verschiebung der Punkte auf den Spiralen zustande kommen kann.

Nach dem Vorhergehenden ist es klar, dass in der Tat, die Schraubentracheiden mit ihren linkswindenden Spiralen fähig sind, unter den Umständen und Bedingungen, unter denen die normale Torsion zustande kommt, zu bewirken, dass die Torsion nach rechts ist. Weil überdies gerade diese Schraubentracheiden im Vegetationskegel nahezu die einzigen Elemente sind, welche eine so deutlich ausgesprochene Richtung aufweisen, dass sie richtungbestimmend wirken könnten, so schliesze ich also, obgleich das Vorhergehende theoretisch ist, dass die Richtung der normalen Torsion der lebenden Stengel bestimmt wird durch die Windungsrichtung der Spiralen der Schraubentracheiden, und zwar derselben entgegengesetzt ist.

Obgleich also die richtungbestimmenden Elemente für beide Torsionsarten nicht dieselben sind, ist es aber doch möglich diese Elemente von einem Gesichtspunkt aus zu betrachten. Beruht doch in beiden Fällen die Torsion nach rechts auf einem Ausziehen der richtungbestimmenden Elemente; bei der hygroskopischen Torsion findet nämlich ein Ausziehung der äusseren Schichten des peripheren Sklerenchyms und bei der normalen Torsion, der Schraubentracheiden des Protoxylems statt. Der Mizellarbau dieser beiden richtungbestimmenden Elemente ist denn auch ganz gleich, die Mizellen sind nämlich in linkslaufenden Spiralen geordnet, wie bei den Sklerenchymfasern aus der Richtung der Tüpfel, bei den Schraubentracheiden aus der Windungsrichtung der Spiralen hervorgeht. Endlich ist

dieser Mizellarbau von innern Ursachen abhängig, hängt wahrscheinlich mit der Richtung zusammen, worin die Elemente, welche die Wand aufbauen, durch das Protoplasma abgelagert werden. Man könnte also sagen, dass in allererster Instanz die Richtung der Torsionen durch diese innern Ursachen bestimmt wird.

KAPITEL VI.

Das Nichttordieren der untern, dicken Stengelteile im normalen Zustand; Vergleich mit der gerin- gern Torsion von *Psilotum triquetrum*.

Jetzt wäre also noch die Frage zu beantworten, weshalb in dem normalen Zustand, die untern, dicken Stengelteile nicht tordieren, während sich in allen anderen Stengeln die Torsion immer findet, und zwar am stärksten in den dünnern, obern Stengelteilen. Schon in Kapitel II ist in diesem Zusammenhange eine Möglichkeit aufgeworfen. Bei der Behandlung der Anatomie zeigte sich nämlich, dasz vor allem in den dickern Stengeln sich ein peripher gelegenes Sklerenchym fand, dies war schon weniger stark entwickelt in den mittlern, und fehlte in den dünnern Teilen ganz, wiewohl in diesen sich ein gering entwickeltes Kollenchym vorfindet. Ebenda wurde also schon auf einen möglichen Zusammenhang zwischen dieser abnehmenden Entwicklung des peripheren Sklerenchyms und der damit Hand in Hand gehenden Torsionszunahme hingewiesen.

Weil jetzt die Ursachen der Torsion bekannt sind, kann diese Möglichkeit näher geprüft werden. Die Ursache der Torsion lag ja im stärkern Wachstum oder der stärkern Streckung der peripheren Rindenzellen, also der Zellen des Chlorenchyms, welche sich zum konjugierten Parenchym entwickelt haben; weil also m.a.W. die kausale Kraft ihren Sitz in den peripheren Elementen hat, wäre es begreiflich, dasz ein derartiges peripheres

Sklerenchym sich dieser tordierenden Kraft sehr stark widersetzt, umso mehr, weil gerade in den dicken Stengeln diese Kraft sehr gering sein musz, weil hier das Chlorenchym nur schwach entwickelt ist; es besteht in diesen Stengeln nämlich in der Regel nur aus zwei, selten aus drei Zellschichten. In den mittlern Stengeln hat der

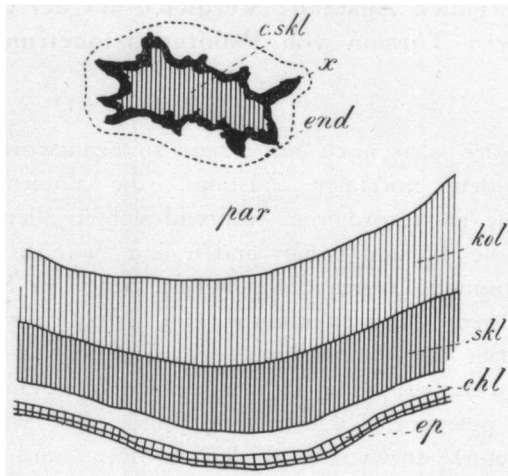


Fig. 48. Psil. Bernh.: älterer untordierter, dicker Stengel. Querschnitt, nur zum Teil abgebildet; Topographie. *ep* = Epidermis; *chl* = Chlorenchym; *skl* = Sklerenchym; *kol* = Kollenchym; *par* = Parenchym; *end* = Endodermis; *x* = Xylem; *c.skl* = Zentrales Sklerenchym.

Umfang des Chlorenchyms schon zugenommen, während es in den dünnern Stengeln, besonders im Vergleich zu dem ganzen Stengel sehr dick ist (vier bis acht Zellschichten, besonders viel an den Ecken).

Vergleicht man nämlich die Figuren 8 und 11 mit einander und betrachtet man weiter Fig. 48, dann findet man, wenn man die radiäre Dimension des Chlorenchyms

ausdrückt in den Radius des ganzen Stengels, ungefähr folgende Zahlen;

für dicke Stengel: Radius Stengel = 8—16 mal die radiäre Dimension des Chlorenchyms.

für mittlere Stengel: Radius Stengel = 5—6 mal die radiäre Dimension des Chlorenchyms.

für dünne Stengel: Radius Stengel = $1\frac{3}{4}$ —2 mal die radiäre Dimension des Chlorenchyms.

Die Entwicklung des Chlorenchyms nimmt im Vergleich zu dem Diameter des Stengels nach oben stark zu.

Es gibt also drei paralelverlaufende Erscheinungen, nämlich bei der abnehmenden Entwicklung des Sklerenchyms tritt zugleich eine zunehmenden Entwicklung des konjugierten Parenchyms und eine Torsionszunahme auf.

Diese Erscheinungen hängen unbedingt unmittelbar mit einander zusammen. Denn weil mit der größern Entwicklung des Chlorenchyms die tordierende Kraft erheblich zunimmt und überdies die durch diese Kraft zu tordierende Masse stark abnimmt, so wird die Torsion mit der Entwicklung des Chlorenchyms zunehmen müssen.

Das Nichttordieren der untern, dicken Stengelteile, wird also einesteils eine Folge der relativ geringen Entwicklung des konjugierten Parenchyms sein, weshalb also die tordierende Kraft nur gering ist, andernteils aber wird sie verursacht werden durch das stark entwickelte periphere Sklerenchym, wodurch die relativ kleine tordierende Kraft gleichsam noch größern Widerstand zu überwinden hat um eine Torsion im ganzen Stengel hervorzurufen. Nimmt dieser Widerstand ab, m.a.W. ist die Entwicklung des peripheren Sklerenchyms geringer, wie in den mittelgroßen Stengeln, und nimmt dabei zugleich die tordierende Kraft zu, indem das Chlorenchym relativ stärker entwickelt ist, so wird schon eine geringe Torsion auftreten können, die umso größer werden kann, je mehr das periphere Sklerenchym verschwindet und das Chlorenchym wirklich und

relativ stärker entwickelt ist. Andererseits ist es aber sehr gut möglich dasz dennoch, wenn in den dicken Stengeln dieses Sklerenchym nicht vorhanden wäre, trotz der verhältnismäßig geringen Entwicklung des konjugierten Parenchyms, eine Torsion auftreten würde.

In Bezug darauf, war es denn auch interessant zu wissen ob dieses Sklerenchym schon früh in den untordierten Stengeln vorhanden war, oder sich erst später entwickelte. Soll man es wirklich als eine hemmende Kraft in Bezug auf die Torsion betrachten, dann musz es, wie leicht ersichtlich ist, also dann nahezu schon vorhanden sein, wenn die tordierende Kraft auftritt, m. a. W. etwa zu derselben Zeit, als die Entwicklung des konjugierten Parenchyms.

Um dies zu ermitteln, wurden einige jungen, eben aus dem Rhizome entsprungenen Stengel auf Serien von Querschnitten untersucht. Diese Stengel hatten zwar schon grösztenteils ihre vollständige Dicke, waren jedoch noch

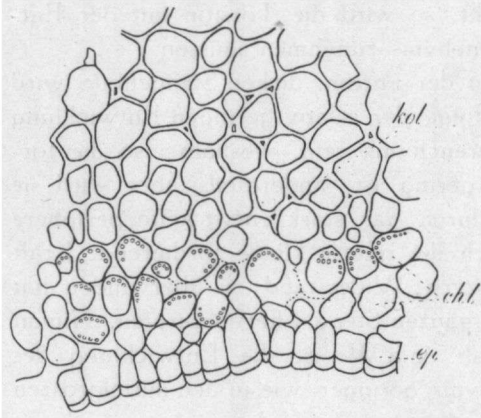


Fig. 49. Psyl. Bernh.; junger, untordierter; dicker Stengel; Querschnitt durch die Rinde. ep = Epidermis; chl = Chlorenchym; kol = Kollenchym das später in peripheres Sklerenchym übergeht.

nicht verzweigt und völlig untordiert.

Schon bald trat dabei eine einigermaßen überraschende Erscheinung auf. Es stellte sich nämlich heraus, dasz sich in diesen Stengeln, welche also vor kurzem aus dem Rhizome entsprungen waren, absolut kein Sklerenchym entwickelt hatte. Statt dieses war ein

Kollenchym vorhanden, sowohl innerhalb des Chlorenchyms, also an der Stelle des späteren peripheren Sklerenchyms (Fig. 49), wie im Zentralzylinder, innerhalb des Kreises von

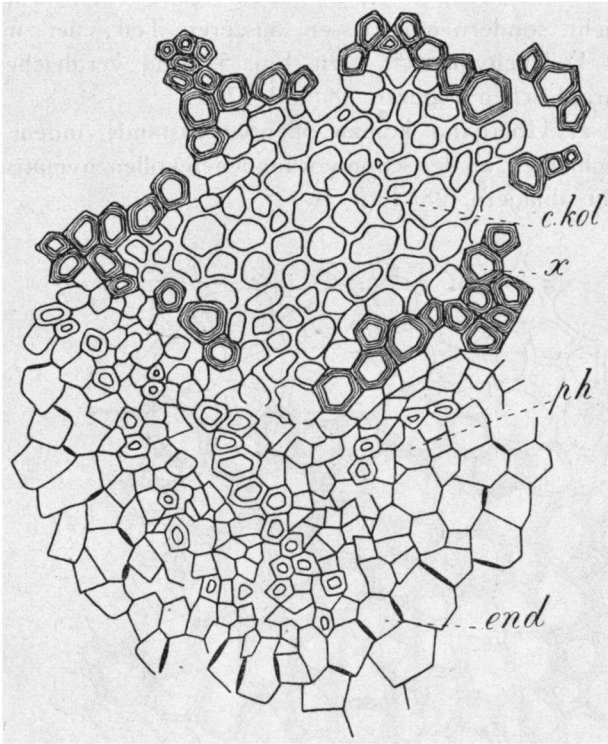


Fig. 50. Psil. Bernh.; junger untordierter, dicker Stengel; Querschnitt durch den Zentralzylinder. *end* = Endodermis; *x* = Xylem; *ph* = Phloem und sich entwickelnde Tracheiden; *c.kol* = Zentrales Kollenchym, das später in zentrales Sklerenchym übergeht.

Xylemelementen, also an der Stelle des spätern zentralen Sklerenchyms (Fig. 50).

Hieraus folgt also: das Sklerenchym, das in den ältern Stengeln vorhanden ist, ist erst in späterm Alter da auf-

getreten und zwar entstanden aus einem schon frühzeitig entwickelten Kollenchym. Weiter ergab noch eine nähere Untersuchung, dass das in diesen jungen Stengeln vorhandene periphere Kollenchym später nicht ganz in Sklerenchym übergeht, sondern nur dessen äusserer Teil; der innere bleibt kollenchymatisch (siehe Fig. 51 und vergleiche die topographischen Figuren 48 und 52).

Dieser Übergang kommt offenbar zustande, indem sich Holzschichten an der schon vorhandenen kollenchymatischen Schicht ablagern. 28) Fig. 51.

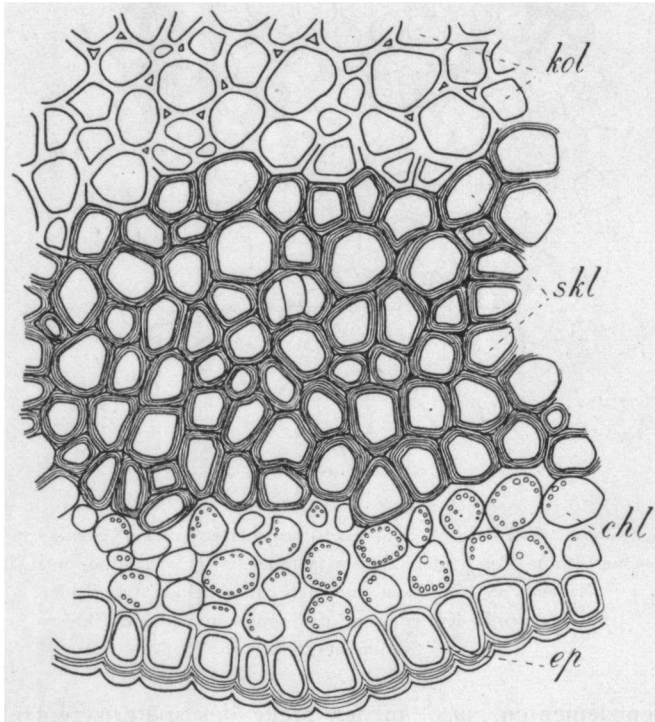


Fig. 51. Psil. Bernh.; älterer untordierter; dicker Stengel. Querschnitt durch die Rinde. *ep* = Epidermis; *chl* = Chlorenchym; *skl* = Sklerenchym; *kol* = Kollenchym.

Wann dieser Übergang genau anfängt, habe ich nicht ermitteln können, weil dazu eine große Anzahl junger Stengel verschiedenen Alters nötig waren. Im allgemeinen

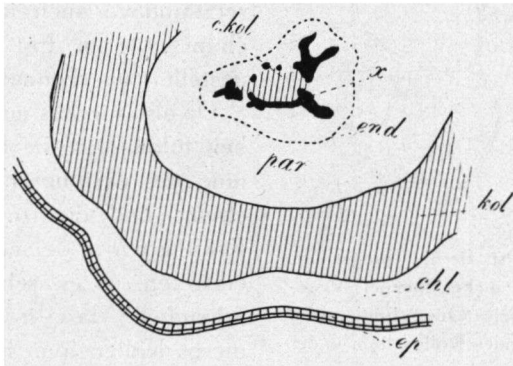


Fig. 52. Psil. Bernh.; junger, untordierter Stengel. Querschnitt, teilweise abgebildet. Topographie. *ep* = Epidermis; *chl.* = Chlorenchym; *kol.* = Kollenchym; *par* = Parenchym; *end* = Endodermis; *x* = Xylem; *c.kol* = zentrales Kollenchym.

kann man dies wohl sagen, dass er nicht eher auftritt als nach der Verzweigung. Das Sklerenchym wird dann offenbar in den untern Stengeln infolge anderer mechanischer Forderungen notwendig.

Weil aber das Kollenchym, obwohl es einer Drehung einen geringern Widerstand entgegensetzen wird als Sklerenchym, dennoch hier dieselbe oben beschriebene Funktion haben kann, formuliert sich die Frage also jetzt folgendermaßen: tritt dieses Kollenchym zu derselben Zeit auf, als das konjugierte Parenchym sich zu entwickeln anfängt?

Bei näherem Studium der Serienschnitte zeigte sich, dass dies tatsächlich der Fall war, wenn die Entwicklung zuerst auch, wie übrigens zu erwarten, sehr gering ist (Fig. 53). Etwa bei Schnitt 150 (jeder Schnitt 10 M) trat Protoxylem auf, also wieder etwa 1,5 m.m. unterhalb des Vegetations-

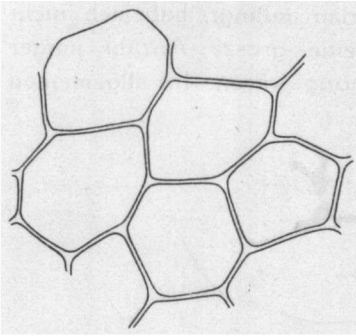


Fig. 53. Psil. Bernh. ; junger, untordierter, dicker Stengel; Vegetationskegel; Querschnitt; sich entwickelndes Kollenchym in der Rinde.

punktes, zudem hatte die Entwicklung des konjugierten Parenchyms da schon eingesetzt und war auch ein Kollenchym, wie in Fig. 53 dargestellt, zu erkennen.

Da also hieraus mit Sicherheit folgt, dass die Entwicklung des peripheren Kollenchyms und die tordierende Kraft etwa zu derselben Zeit eintreten, ist es sehr wahrscheinlich, dass in der Tat dieses Kollenchym hemmend auf die Torsion wirkt. Wenn aber bei der weitem Ver-

zweigung der Pflanze sich dieses Gewebe in immer geringerem Quantum entwickelt, infolge der immer zunehmenden Verkleinerung des Vegetationskegels (in den dünnen, obern Stengeln ist das Kollenchym nur 2 bis 4 Zellschichten dick vorhanden), so ist diese Hemmung sozusagen aufgehoben und die Torsion kann in stärkerem Masse auftreten.

Angesichts dieser Erscheinungen, liegt es nahe einen Vergleich zwischen den Torsionen von *Ps. Bernhardi* und *Ps. triquetrum* zu ziehen, Schon in der Einleitung ist darauf hingewiesen, dass letztere in viel geringerem Masse tordiert als erstere. Dies kann nun möglicherweise verursacht werden durch ein anderes Verhältnis zwischen der Kraft, welche Torsion bewirkt und der, welche hier hemmend wirkt, m.a.W. zwischen der Entwicklung des konjugierten Parenchyms und der Entwicklung des Kollenchyms. Um eine bessere Einsicht in diese Erscheinungen zu gewinnen, wurden mehrere Querschnitte an dünnen Stengelteilen der beiden Arten an entsprechenden Stellen gemacht und mit

einander verglichen. Von den gewonnenen Resultaten gibt nachstehende Tabelle eine Übersicht.

Art.	konjugiertes Parenchym.	Kollenchym.
Ps. Bernhardi.	4—8 Zellschichten (namentlich an den Ecken viel).	2—4 Zellschichten (an den Ecken 4; schwach verholzt).
Ps. triquetrum.	2—5 Zellschichten.	4—5 Zellschichten (größtenteil verholzt).

Hieraus geht also in der Tat hervor, dass bei *Psilotum Bernhardi* die Entwicklung des konjugierten Parenchyms größer ist, als bei *Ps. triquetrum*, während dagegen das Kollenchym viel geringer entwickelt ist, m. a. W. die tordierende Kraft größer, die hemmende Kraft kleiner ist als bei *Ps. triquetrum*, also die Bedingungen für das Auftreten einer Torsion günstiger. Bei *Ps. triquetrum* wies das Kollenchym sogar sehr deutlich die Holzreaktionen auf, so dass man hier wohl von Sklerenchym sprechen könnte; dadurch wird die hemmende Kraft natürlich bedeutend vergrößert.

Infolge des Vorhergehenden schliesze ich also, dass die Ursachen des Nichttordierens der untern, dicken Stengelteile im normalen Zustand zweierlei sind:

- 1°. Die tordierende Kraft ist verhältnismässig gering, weil das konjugierte Parenchym relativ schwach entwickelt ist.
- 2°. Der dicke Stengel setzt dieser Kraft einen grossen Widerstand entgegen, welcher Widerstand noch verstärkt wird durch die Entwicklung des peripheren Kollenchyms, das später teilweise in Sklerenchym übergeht.

KAPITEL VII.

Zusammenfassung.

Zum Schlusze möchte ich jetzt in diesem Kapitel eine kurze Zusammenfassung der bei dieser Untersuchung gewonnenen Resultate geben, indem ich zugleichzeit die Ergebnisse in ihrem gegenseitigen Zusammenhang betrachte.

Nachdem am Anfang eine Übersicht gegeben wurde der verschiedenen Weisen, wie eine Torsion zustande kommen kann, fand ich, indem nach und nach eine Möglichkeit nach der andern ausgeschlossen wurde, dass die Torsion der lebenden Pflanze eine autonome Bewegung und zwar, wie Plasmolyseproben bewiesen, eine autonome Nutation sein musste. Zugleichzeit zeigte sich aber schon bald, dass die Pflanze auch noch eine andere Torsion als die normale Torsion der lebenden Stengel aufweisen konnte. Bei Austrocknung der Stengel nämlich erhielten diese eine sehr starke Torsion nach rechts. Diese sogenannte hygroskopische Torsion war also homodrom mit der normalen Torsion der lebenden Stengel. Während sich aber letztere Torsion nur in den dünnern und mittlern Stengeln findet, und in den dickern, untern Stengeln ganz fehlt, tritt die hygroskopische Torsion in allen Stengeln auf, wenn sie auf irgend eine Weise getrocknet werden. Es musste also ganz bestimmt zwischen diesen Torsionsarten ein Unterschied gemacht werden; deshalb fällt es gewissermaßen umso mehr auf, dass sich während der weitem Untersuchungen zeigte, dass schliesslich die Ursachen, auf denen beide Torsionen beruhen, im Grunde genommen, grössten-

teils einander ähnlich sind. Beide kamen nämlich dadurch zustande, dass eine wirkliche oder relative Verlängerung der peripheren Gewebe im Vergleich zu den zentralen auftrat. Die normale Torsion der lebenden Stengel beruht nämlich auf einer grösseren Streckung der Peripherie in casu des konjugierten Parenchyms im Vergleich zu dem sich schon früh differenzierenden Zentralzylinder, während die hygroskopische Torsion u.a. infolge bei Austrocknung eintretender grösserer Verkürzung des Zentralzylinders im Vergleich zu dem peripheren Stengelteil auftrat. Die normale Torsion war denn auch durch Plasmolyse zum Teil aufzuheben, während für die hygroskopische Torsion durch Messungen die grössere Verkürzung des Zentralzylinders nachgewiesen wurde. Dennoch soll hier nochmals betont werden, dass, obgleich dieses grössere Kontraktionsbestreben des Zentralzylinders zweifellos eine der Ursachen der hygroskopischen Torsion ist, doch auch die eigene Torsion des peripheren Sklerenchyms bei Austrocknung eine grosse Rolle spielt beim Zustandekommen dieser Torsion des ganzen Stengels, wie z. B. schon hervorgeht aus der Tatsache, dass Stengel, welche in die Länge, bis an den Zentralzylinder angeschnitten sind, nicht mehr tordieren.

Ergab sich also bei genauerer Untersuchung, dass die Ursachen beider Torsionen nur teilweise von einem Gesichtspunkt aus zu betrachten sind, für die richtungsbestimmenden Elemente der Torsionen lässt sich dies besser durchführen. Die Richtung der normalen Torsion wurde bedingt durch die Protoxylelemente, die der hygroskopischen Torsion durch die eigene Torsion des peripheren Sklerenchyms. Sowohl das Protoxylem, wie die äusseren Schichten des peripheren Sklerenchyms nämlich, sind unter den gegebenen Umständen einer Ausziehung unterworfen. Weil beide denselben Mizellarbau haben, reagieren sie hierauf auf dieselbe Weise, d. h. die Fasern der äusseren

Schichten des peripheren Sklerenchyms, deren Tüpfel in linkswindenden Spiralen verlaufen, bekommen dadurch eine Torsion nach rechts, welche sich dem ganzen Sklerenchymzylinder mitteilt und dadurch die Richtung der hygroskopischen Torsion des ganzen Stengels bestimmt, während das Protoxylem, das aus Schraubentracheiden, welche linkswindende Spiralen enthalten, besteht, infolgedessen eine Entwindung der Spiralen, also eine Drehung nach rechts bekommen wird, welche sich gleichfalls dem benachbarten Gewebe mitteilt und dadurch die Richtung der normalen Torsion des lebenden Stengels bestimmt. Weil also schließlich die Richtung beider Torsionen durch den Mizellarbau gewisser Elemente bedingt wird, und diese ihrerseits wieder auf innere Ursachen zurückzuführen sind, so ist auch die konstante Richtung dieser beiden Torsionen als eine autonome Erscheinung aufzufassen.

Dasz weiter alle Stengel mehr oder weniger die hygroskopische Torsion aufweisen, ist ganz klar, weil alle Stengel nämlich ein mehr oder weniger stark entwickeltes peripheres Sklerenchym besitzen, während die normale Torsion der lebenden Stengel in den dicken, untern Stengelteilen durch dieses periphere Sklerenchym, das als Kollenchym entsteht, gehemmt wird; auch in Betracht ziehend die verhältnismässig geringe Kraft, als Folge der relativ schwächern Entwicklung des konjugierten Sklerenchyms in diesen Stengelteilen.

Literaturverzeichnis.

1. De Vries, H. — Opera 5; 159 und 232.
2. Darwin. — Transact. Lin. Soc. 2 Ser. 1; 149. 1876.
3. Kniep. — Jahrb. wiss. Bot. 48; 1. 1910.
4. Frank. — Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen.
Leipzig 1870.
5. Schwendener und Krabbe. — Abhandl. Berl. Akad. 1892.
6. Noll. — Arb. Würzburg 3; 315. 1887.
7. Vöchting. — Bot. Ztg. 46; 501. 1888.
8. Hildebrand. — Ber. Bot. Ges. 24; 559. 1906.
9. Jost, L. — Pflanzenphysiologie 3^e Auflage S. 710. Jena 1913.
10. Hofmeister. — Jahrb. f. wiss. Bot. 3; 259; 1863 und Bot. Zt.
28; 441; 1870.
11. Lorentz. — Moosstudien S. 21.
12. Goebel. — Organographie 1; 206 und 2, 794.
13. Correns. — Ueber Scheitelwachsthum, Blattstellung und Astanlage
des Laubmoosstämmchen. Festschrift f. Schwendener. Berlin 1899.
14. Seckt. — Beiträge zur mech. Theorie der Blattstellungen bei Zellen-
pflanzen. Bot. Centr. Beih. bd. 10; 1901.
15. De Bary. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der
Phaneorgamen und Farne. S. 81. Leipzig 1877.
16. Stiles, W. — Annals of Botany 1910, 24; 373.
17. Bower. — The origin of a landflora. London 1908; 418—420.
18. Nägeli. — Beiträge zur wissensch. Bot. 1; 52.
19. Boodle, L. A. — Annals of Botany 1904, 18; 505.
20. Miss Ford, S. O. — Annals of Botany 1904, 18; 589.
21. Russow, Ed. — Vergleichende Untersuchungen. Mém. de l'Acad.
Impér. des Sc. de St. Petersbourg. 7^e Serie, T. 19, 1873.
22. Bertrand, C. E. — Recherches sur les Tmésipteridées (Lille 1883).
Archives bot. du Nord de la France (1882—83).
23. Zimmerman. — Jahrb. für wiss. Bot. 12; 542.
24. Steinbrinck. — Biol. Centralblatt 1906, 26; 657.
25. Darwin. — Transact. Lin. Soc. 2 Ser. 1, 1876; 149.
26. Dischendorfer, O. — Ueber das Zelluloseagens Kupferoxydam-
moniak. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie 1922, 39; 97.
27. Eichholz, G. — Jahrb. für wiss. Bot. 1886, 17; 543.
28. De Bary. — Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877; 140.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
Einleitung	1
Kapitel I. Eingehendere Besprechung der Torsion.	4
„ II. Die Anatomie von Psilotum im allgemeinen und die von Ps. Bernhardi insbesondere; Beziehungen zwischen Anatomie und Torsion	17
„ III. Beeinflussung der Torsion	34
„ IV. Nähere Besprechung der Ursachen, welche eine stärkere Torsion bei Wasserentziehung herbeiführen	62
„ V. Die Elemente, welche die Richtung der Drehung bestimmen	72
„ VI. Das Nichtttordieren der untern, dicken Stengelteile in normalem Zustande; Vergleich mit der geringern Torsion von Psilotum triquetrum	97
„ VII. Zusammenfassung	106
Literaturverzeichnis	109

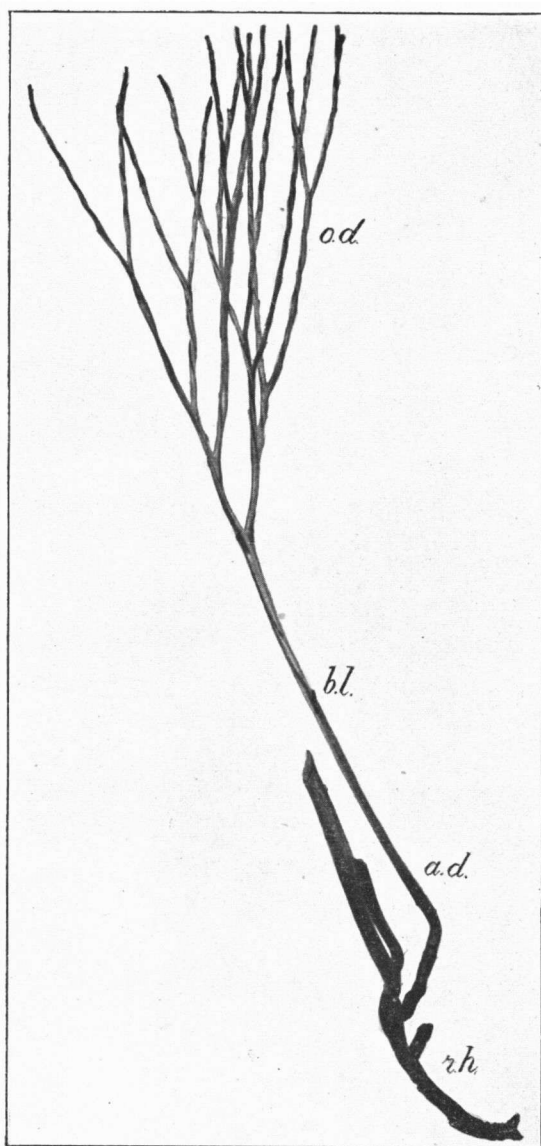


Fig. 1. *Psilotum Bernhardi*. *o.d.* = oberer, dünnerer Stengelteil;
u.d. = unterer, dickerer Stengelteil; *rh* = Rhizom.