Studien über den Bau der Fruchtwand der Papilionaceen und die hygroskopische Bewegung der Hülsenklappen.

Von **Dr. Michael Fucskó.**

(Mit 24 Abbildungen im Text.)

Das Perikarp der Papilionaceen ist nach zwei Typen aufgebaut, welche dem höchsten und niedrigsten Grade der Differenzierung der Gewebe entsprechen. Dem niedrigsten entspricht die Balgfrucht, dem höchsten die Hülse. Zwischen beiden kann man stufenweise Übergänge finden, und die Beurteilung, zu welchem Typus man die Frucht zählen soll, ist oft schwer. Außer den Übergangsformen gibt es auch solche, die durch Modifikationsprozesse, die von der Hauptdifferenzierungsrichtung abzweigen, entstanden sind und deren Einteilung und Zugehörigkeit leicht festzustellen ist.

Die zwei Endpunkte der Differenzierung sind auch durch die Art des Öffnens bezeichnet. Das Öffnen der Balgfrucht verläuft langsamer und findet nur in einer Längslinie statt, während das Öffnen der Hülse explosionsartig vor sich geht und sie in zwei Klappen aufspringt. Um letzteres durchführen zu können, sind die verschiedenartigsten Besonderheiten zustande gekommen. —

Die Balgfrucht bildet in ihrem einfacheren Bau den Grundtypus für den komplizierteren der Hülse. In der Entwicklung ist die ältere Form die Balgfrucht, die Hülse ist nur später durch Modifikation aus der Balgfrucht entstanden.

Den Ursprung des längs der Rückennaht laufenden Gefäßbündelstranges betrachtend, finden wir, daß er sich immer nur aus einer unpaaren Zahl von kleineren Bündeln zusammensetzt, welche aus dem Gefäßbündelkreise des Fruchtstieles strahlenartig sich verzweigten [Kraus[3]) (pag. 122)]. Die Gefäßbündel laufen eine Strecke ganz selbständig und zwar in der Weise, daß das mittlere Bündel immer in der Medianebene liegt und die übrigen es an beiden Seiten in gleicher Anzahl begleiten. Nach kurzem Verlauf sind sie auch an der Basis des Perikarps dicht aneinander gedrängt, außen bilden auch die bis

dahin zerstreuten Stereomen einen zusammenhängenden einheitlichen Kreis.

Die bisher beschriebenen Vorgänge gelten sowohl für die Balgfrucht als auch die Hülse und sind für beide in gleicher Weise bezeichnend. Von der Basis hinaus zu zeigen sich aber schon Verschiedenheiten. Bei der Balgfrucht verlaufen die vereinigten Rückenbündel auch weiter oben unverändert, während bei der Hülse das unpaarige, mediane Bündel sich in der Mitte in zwei Teile spaltet, und dazwischen entsteht das Trennungsgewebe (Fig. 14 *T*), welches nach Steinbrinck's[6]) (pag. 12) Auffassung einem Markstrahle entsprechen würde.

Die Zweiteilung des medianen Bündels ist scheinbar auch beim Baststereom durchgeführt, denn beim Querschnitte erstreckt sich das zwischen den zwei Gefäßbündelästen befindliche Trennungsgewebe auch auf die Stereome. Ein tangentialer Längsschnitt derselben beweist aber deutlich, daß diese Teilung nur durch Ausbleiben der Verholzung und Verdickung der Fasern, nicht aber durch die Spaltung des Stereoms zustande gekommen ist.

Die weichen, dünnwandigen faserartigen Zellen des Stereoms zerstückeln sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung durch Querteilung in Tochterzellen, deren Wände weisen kollenchymatische Verdickungen auf.

Die Rückennaht der Hülse ist daher eine Modifikation der der Balgfrucht, an welcher aber die ursprünglichen Eigentümlichkeiten noch immer nachweisbar sind.

Innerhalb einiger Gattungen (Phaseolus) durchbricht das Trennungsgewebe nicht ganz das Baststereom der Rückennaht, sondern man sieht eigentlich nur eine hochgradige Verdünnung des Baststereoms in der Medianebene (Fig. 16 *SM*).

Die Schließfrüchte unterscheiden sich von der Balgfrucht hauptsächlich dadurch, daß sich Trennungsgewebe nicht nur auf der Rückennaht nicht bildet, sondern auch auf der Bauchnaht nicht; der Unterschied beruht daher in dem Bau der Bauchnaht. Die in gerader Zahl vorhandenen Gefäßbündel der Bauchnaht nähern sich einander und verdrängen das Trennungsgewebe, und die zwei Bogen des Baststereoms vereinigten sich zu einem einheitlichen.

Die Vereinigung der Baststereome findet schon an der Basis der Frucht statt, ein wenig früher als die Vereinigung der beiden Gefäßbündel. All dies beweist, daß das Gefäßbündel der Bauchnaht auch bei Schließfrüchten paarweise entspringt.

Aus den bisherigen Betrachtungen ist es unzweifelhaft erwiesen, daß der Aufbau des Perikarps der Papilionaceen in jedem Falle zurückzuführen ist auf die Balgfrucht. Die Differenzierung aus der Balgfrucht ist namentlich in der Richtung dem Typus der Hülse zu augenfällig.

Bevor ich aber auf die eingehende Beschreibung dieses Typus übergehe, halte ich es für notwendig, mich mit der Charakteristik der in der Fruchtwand befindlichen Gewebe zu befassen, und zwar werde ich mich hierbei ganz besonders mit den Momenten befassen, welche bei den bisherigen Untersuchungen weniger Beachtung gefunden haben.

Zwischen der äußeren und inneren Epidermis des Perikarps kann man mehrere der verschiedenen Gewebearten unterscheiden. Unmittelbar unter der äußeren Epidermis befindet sich oft dickwandiges Hypoderm oder wenn dies fehlt, mehrschichtiges Parenchym. Unter dem Parenchym befindet sich die Hartschicht, an welche sich immer die innere Epidermis anschließt, oder manchmal zuerst ein aus dünnwandigen, saftreichen Zellen bestehendes Gewebe, das sogenannte Samenpolster, und dann erst die innere Epidermis.

Unter diesen Geweben sind nur die beiden letzteren, das Samenpolster und die innere Epidermis, von dem Öffnungsmechanismus vollständig unabhängig und kommen deshalb bei der Beurteilung der Differenzierung nicht in Betracht. Dagegen drücken sämtliche übrigen Gewebe den Grad der Differenzierung aus, dem sie sich zur Vollbringung der mechanischen Arbeit beim Aufspringen verschieden modifiziert haben.

Das Samenpolster ist innerhalb der Tribus der Hedysareae, Loteae und Phaseoleae sehr verbreitet. Lestiboudois[1]) (Pl. 17, Fig. 16) erwähnt ihn schon bei Lotus, Kraus[3]) (pag. 123) bei Phaseolus, aber in die Beschreibung der Strukturverhältnisse läßt er sich nicht ein. Dieses Gewebe bilden sehr dünnwandige und gegen das Innere der Frucht gedehnte parenchymatische Zellen. Seine Dicke ist in der transversalen Ebene am größten, gegen die Nähte zu wird es stufenweise dünner. Die Samen umschließt es von jeder Seite dicht, aber zur Zeit der Reife schrumpft es zusammen, trocknet aus und bildet flockenartige Fetzen. Seine Zellen sind in gut wahrnehmbaren Reihen geordnet, welche zu der Oberfläche der Samen senkrecht stehen, und so sehen wir immer parabolische Reihen, gleichviel ob wir sie an einem Querschnitt oder an einem Längsschnitt gemäß der transversalen Ebene betrachten.

Im transversalen Längsschnitt müssen wir die Zellreihen ergänzen, damit sie vollständig seien. An jedem Samen kann man je ein parabolisches System beobachten, in dem die offenen Teile der Kurve gegen

die beiden Seiten gerichtet sind (Fig. 1). Vollständige Kurvensysteme erhalten wir nur bei einem Querschnitte durch den Teil zwischen den beiden Samen. Das Samenpolster bildet bei den in Glieder zerfallenden Früchten das Trennungsdiaphragma (Fig. 10—11 *D*).

Die Konstruktion der übrigen Gewebe des Perikarps zeigt dort, wo es mechanischer Arbeit dient, ganz oder nur teilweise mechanischen Charakter. So ist z. B. die äußere Epidermis sehr häufig sehr stark verdickt, zusammen mit der unter ihr befindlichen Hypoderma. Das Parenchym zeigt in geringstem Maße mechanischen Charakter Die Hartschicht dient nur diesem Zwecke und ihr Bau steht im engsten Zusammenhang mit der Art und Weise des Öffnens. Auf der Balgfrucht (Trifolium) kann sie auch fehlen oder ist nur in geringerem Maße ausgebildet und die Fasern sind gleichartig. Sämtliche Fasern sind ziemlich stark in Längsrichtung gedehnt, schmal und zeigen meistens isodiametrischen Querschnitt. Die Wände sind, abgesehen von den Tüpfeln, ziemlich gleichmäßig dick. Die Hartschicht der Hülse besteht, wie wir es durch die Untersuchungen von Zimmermann[10]) (pag. 566), Steinbrinck[9]) (pag. 274) und Leclerc du Sablon[13]) (pag. 56) wissen, aus nicht gleichmäßigen Fasern. Die innersten sind dünnwandig und weitlumig, mit schrägen Spalttüpfeln, deren Zahl nach außen hin zunimmt. Sie sind sehr biegsam und nicht so steif wie die äußeren, welche vielmal kürzer sind als die inneren. Von innen nach außen fortschreitend bemerken wir nicht nur eine stufenweise Verkürzung, sondern eine ebensolche Verdickung, was natürlich eine Verengerung des Zellumens zur Folge hat. Während der Querschnitt der inneren isodiametrisch ist, ist der der äußeren von der Seite stark zusammengepreßt, so daß infolgedessen die tangentialen Wände sehr dick, die radialen dagegen dünn sind. Die Anzahl der Tüpfel nimmt von innen nach außen zu. In den äußeren Reihen ist die Richtung der Tüpfeln quer.

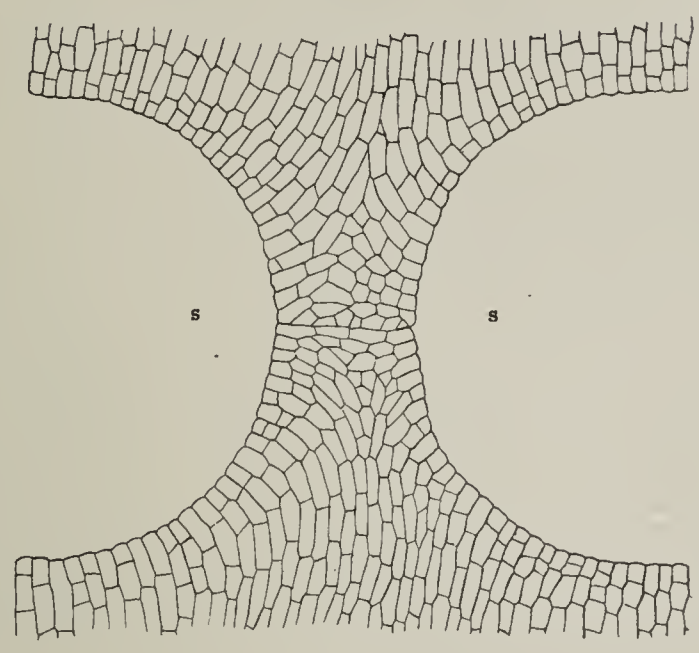

Fig. 1. Lotus siliquosus L. Transversaler Längsschnitt vom Samenpolster des Perikarps. *S* von den Samen eingenommene Stellen.

Die Hartschicht kann doppelt und einfach sein, sowohl im ersten als auch im zweiten Falle kann sie sich nach dem Typus der Balgfrucht oder Hülse ausbilden.

Den Ort des Aufspringens des Perikarps bestimmt das auf den Nähten befindliche Trennungsgewebe. Dieses kommt durch die lokalisierte Differenzierung der bisher behandelten Gewebe zustande; Teil daran nimmt also die äußere Epidermis, das Parenchym, das Bststereom des Gefäßbündels, das Parenchym des Gefäßbündels. Die Ausbildung der Hartschicht unterbleibt in der Ebene des Trennungsgewebes und aus dem Bau des letzteren kann man in jedem Falle im schon vorhinein auf die Art und Weise des Aufspringens schließen. In ihrer einfachsten Form kommt sie bei der Balgfrucht vor, wo wir bemerken, daß sie überall aus weichen, dünnwandigen, höchstens kollenchymatisch verdickten, englumigen Zellen besteht (Fig. 6—7 *T—T*). Bei der Hülse dagegen finden wir einen komplizierteren Bau, was mit den Modifikationen im Zusammenhange steht, die in der Periode vor der Reife vor sich gehen. Diese Modifikationen bestehen darin, daß die Wände gewisser Zellen in großem Maße dick werden und in ihrer ganzen Dicke kutinisieren; neben letzterer Erscheinung kann man auch Verholzung konstatieren, nur ist dies in den meisten Fällen schwer nachweisbar. — Leclerc du Sablon[13]), (pag. 54) betrachtet bei Spartium junceum eine derartige Modifikation als eine reine Lignifikation; es hat sich aber herausgestellt, daß die Kutinisierung auch hier gut wahrnehmbar ist. Der Ort und die Ausdehnung der Kutinisierung schwankt sehr, aber innerhalb eines Tribus ist sie oft beständig genug. An der Kutinisierung beteiligen sich beim Tribus Vicieae und hauptsächlich bei der Gattung Lotus vom Tribus Loteae, die an der Rückennaht befindliche ganze, äußere Eipidermis, ferner der Teil des Gewebes, der sich unter der äußeren Epidermis befindet und bis zur inneren Grenze der Stereomkreise reicht (Fig. 13—14 *C*). Außerdem existieren auch andere Fälle.

Die durch Kutinisierung erhärteten Zellen können infolge ihrer Elastizität nur durch hohe Spannung auseinandergerissen werden, aus welchem Grunde daher das Aufspringen der Früchte, die ein kutinisiertes Trennungsgewebe besitzen, explosionsartig verläuft. Anders verhält sich die Sache in den Fällen, in welchen das Trennungsgewebe in seinem ganzen Umfange aus weichwandigen Zellen besteht. Das Aufspringen solchen Perikarps geht langsam vor sich, denn das Zerreißen wird schon bei einer niedrigeren Spannung stattfinden und kann daher das Aufspringen eo ipso nicht explosionsartig, sondern nur langsam und stufenweise stattfinden.

Die Zellen der oben charakterisierten Gewebe des Perikarps, wie die der äußeren Epidermis, des Hypodermas, des Parenchyms, der Hartschicht und

der inneren Epidermis sind meistens in einer Richtung gestreckt, und diese Streckung kommt in den verschiedenen Geweben mehr oder weniger in gekreuzter Richtung zum Ausdruck. So kommen die sogenannten „gewebeartigen Pflanzenhäute“ zu stande [Majewszky[5]), (pag. 24)]. Die Richtung der Reihen bei der Hülse ist schon endgültig ausgebildet, denn abgesehen von wenigen Ausnahmen, finden wir überall, daß die Zellen des Epikarps in schräger Richtung nach vorn und unten gestreckt sind. Hierauf beinahe senkrecht sind die Zellen des Endokarps gedehnt und schließlich sind die Zellen des Mesokarps in Querrichtung gedehnt [Kraus[3]) (pag. 123)] (Fig. 2 *D—E*).

Diese drei Richtungen sind für die Hülse charakteristisch. Bei der Balgfrucht finden wir eine solche Regelmäßigkeit nicht; da sind die Richtungen der drei Grundschichten des Perikarps auch innerhalb der Gattungen verschieden. Als charakteristische Eigenschaft können wir hervorheben, daß die Richtung der Zellen des Meso- und Epikarps immer die gleiche ist. Das Endokarp weicht hiervon meistens ab, doch kommt es auch vor, daß die sämtlichen Zellagen in gleicher Richtung sich befinden (Fig. 2 *A*, *B*, *C* und *F*, *G*).

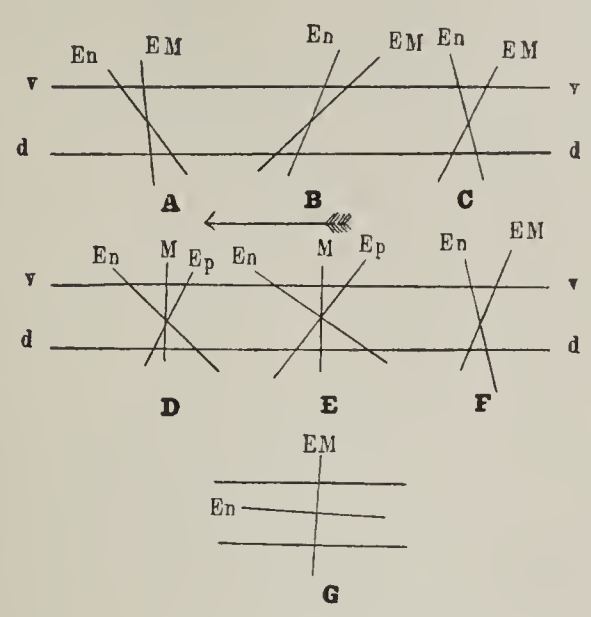

Fig. 2. Die Richtungen der Zellreihen, die sich in der Fruchtwand der Papilionaceen befinden. Der Pfeil deutet die Richtung der Fruchtspitze an. Die parallelen Linien entsprechen dem Bauch (*v—v*) und den Rückennähten (*d—d*). *A* Robinia neomexicana A. Gray; *B* Rob. Pseudacacia f. cleistogama Tuzs.; *C* Rob. Pseudacacia L.; *D* Cytisus; *E* Lathyrus; *F* Colutea arborescens L.; *G* Astragalus glycyphyllos L. *En* Endokarp, *EM* Epi-Mesokarp, *M* Mesokarp, *Ep* Epikarp.

Die Reihen, im allgemeinen genommen, können mit der Achse der Frucht parallel oder senkrecht sein. Solche Reihen nennt man geradwinkelige, wenn sie dagegen mit der Längsachse weder parallel, noch auch mit derselben senkrecht stehen, so nennt man sie schiefwinkelige.

Entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen.

Diese Beobachtungen beziehen sich auf die Entwicklung des Samenpolsters und der Hartschicht, auf die Ausbildung der Richtung der Zellreihen und schließlich auf das Verhältnis des Wachstums des Samens und des Perikarps.

Die Entwicklung der Hartschicht betreffend hat Cave[4]) (pag. 169) bei Phaseolus multiflorus Untersuchungen vollführt. Er hat nachgewiesen, daß die Hartschicht aus der inneren Epidermis des Frucht-

knotens sich zu entwickeln anfängt. Dasselbe kann man auch bei zahlreichen anderen Gattungen beobachten.

Es wären jetzt noch diejenigen Gattungen, bei denen, wie ich erwähnt habe, sich eine doppelte Hartschicht befindet, übrig. Solche sind: Astragalus, Colutea, Spartium, Genista, Cytisus usw. Der innere und äußere Teil der Hartschicht unterscheidet sich auch darin voneinander, daß die Fasern gekreuzte Richtung haben. Die Fasern des äußeren Teiles haben mit den Zellen des Parenchyms die gleiche Richtung. Schon aus der bloßen Tatsache kann man folgern, daß die beiden Teile nicht gleichen Ursprunges sind. Der innere Teil entsteht aus der inneren Epidermis des Fruchtknotens, der äußere aus der innersten Zellschicht des Parenchyms, weshalb man auch letzteren zum Mesokarp rechnet. Beim ersteren ist der Entwicklungsgang der Fasern zentripetal, beim letzteren zentrifugal. Der Vorgang der Lignifikation ist genau derselbe.

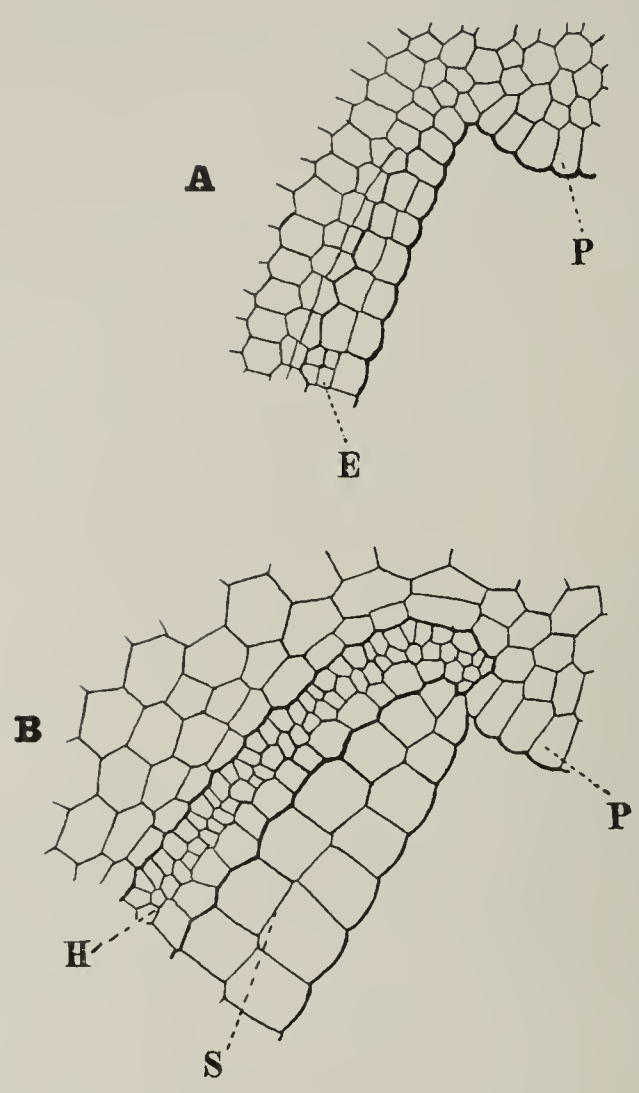

Fig. 3. Coronilla Emerus L. Entwicklung der Hartschicht und des Samenpolsters. *A* Querschnitt der Wand des Fruchtknotens: *E* in der Teilung sich begriffene innere Epidermiszellen, *P* Plazente. *B* Querschnitt des jungen Perikarps: *H* Hartschicht, *S* Samenpolster, *P* Plazente.

Zur genaueren Beschreibung der Entwicklung habe ich Coronilla Emerus gewählt, bei welcher zusammen mit der Hartschicht auch die Entwicklung des Samenpolsters in sehr demonstrativer Weise veranschaulicht werden kann (Fig. 3 *A B*).

In der Wand des Fruchtknotens kann man zur Zeit der Blüte weder die Hartschicht noch das Samenpolster finden, aber die innere Epidermis zeigt in dieser Zeit schon eine Teilung, deren Anfänge zurückgreifen können auf den Zustand der Blüten vor demAufblühen. Die Teilung fängt in der Mitte zur rechten und linken Seite des Carpells an und verbreitet sich von hier aus stufenweise in die Gegend der Nähte, nur auf der Oberfläche der Plazenta bleiben die inneren Epidermiszellen ungeteilt.

Jede Epidermiszelle teilt sich zuerst durch eine tangentiale Wand in zwei Teile. Die äußeren Tochterzellen werden zu Mutterzellen der

Fasern dadurch, daß neuerdings Teilungen in tangentialer und radialer Richtung stattfinden und so viele englumige Zellen entstehen, welche von außen nach innen zu sich bilden. Demnach sind die ältesten Fasern die äußersten, während wir die jüngsten am inneren Rande treffen. Auch die Verholzung der Fasern ist zentripetal.

Die innere Tochterzelle der geteilten Epidermiszelle wird die Mutterzelle der Samenpolsterzellen; durch schnelles Wachstum und tangentiale Teilung wird das Samenpolster schnell dick (Fig. 3 *B*); es dringt bis zu den sich entwickelnden Samen vor und in die Zwischenräume von beiden Seiten ein, wächst in der Mitte zusammen und hüllt die Samen ganz ein (Fig. 1 *S*).

Bei den Früchten ohne Samenpolster wird aus der inneren Tochterzelle der Epidermiszelle ohne tangentiale Teilung die innere Epidermis der Fruchtwand. Im Verlaufe des Wachstums des Perikarps wird es sich natürlich noch teilen, aber diese Teilung geschieht nur in radialer Richtung.

Die Richtung der Zellreihen des fertigen Perikarps ist, wie Kraus[5]) (pag. 122), die Fasern betreffend, bemerkt, schon in der Wand des Fruchtknotens vorgebildet. Meine diesbezüglichen Untersuchungen beziehen sich nur auf die Hülse. Die Richtung der Fasern ist durch die schräge Stellung der inneren Epidermiszellen des Fruchtknotens angedeutet, welche Richtung indessen, wie meine Messungen beweisen, noch nicht identisch ist mit der der Fasern der reifen Frucht (Fig. 4 *A*). So habe ich z. B. bei Vicia striata gefunden, daß diese schräge Richtung einen viel kleineren Winkel zeigt, als wir bei den Fasern beobachten. Wenn wir ein noch früheres Stadium untersuchen, wird die Abweichung noch größer sein. Dieselbe gleichartige Abweichung kann man bei der schrägen Richtung der äußeren Epidermiszellen beobachten (Fig. 4 *C*).

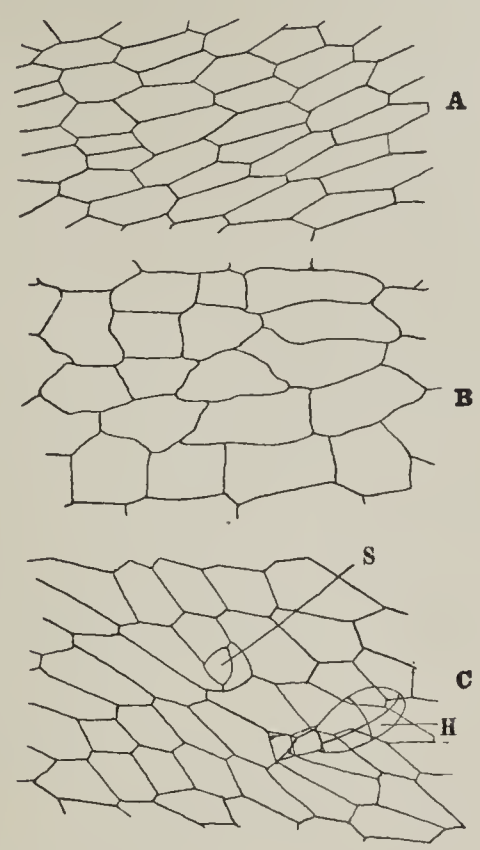

Fig. 4. Vicia striata M. B. *A* Innere Epidermis, *B* das Parenchym, *C* äußere Epidermis des Fruchtknotens; letztere mit einem Drüsenhaare (*H*) und einer Spaltöffnungsmutterzelle (*S*). — Flächenansicht. (Fruchtknotenspitze nach rechts.)

Die Schräge erleidet daher im Verlaufe der Entwicklung eine Veränderung. Das Wesen derselben beruht darauf, daß in Verbindung mit dem Wachstum des Perikarps in sagittaler Richtung die Fasern und die äußeren Epidermiszellen stufenweise eine immer steilere Stellung

einnehmen. Das Parenchym der Fruchtwand besteht aus quergedehnten Zellen, während dies Gewebe in der Wand des Fruchtknotens noch aus längsgedehnten Zellen bestand (Fig. 4 *B*). Die in Querrichtung entstandene Dehnung tritt nur durch eine spätere Teilung ein.

Die Entwicklung der Samen hält nicht Schritt mit dem schnellen Wachstum des Perikarps, so daß in der der Befruchtung folgenden Periode die Entwicklung des Perikarps dominiert. Das schnelle Wachsen der Samen beginnt nur, wenn die Ausbildung und das Wachstum des Perikarps aufhört oder wenigstens abnimmt und wenn der Verholzungsprozeß der Fasern beginnt. Die wachsenden Samen quellen das im Anfang stark geflachte Perikarp stufenweise auf. Zur Charakterisierung dieses Vorganges finden wir sehr geeignete Beispiele bei den Hülsenfrüchten. Die Hülse von Vicia und Lathyrus beendet kurze Zeit nach der Befruchtung das Wachsen in Längs- und Sagittalrichtung, währenddessen die kaum sichtbar sich entwickelnden Samen infolge des stufenweisen Wachtums des Funiculus sich von der Bauchnaht in einemfort entfernen und so ständig ungefähr der Mittelachse der Hülse entlang zu finden sind, so daß sie sich von den beiden Nähten in gleicher Entfernung befinden. Bei Abnehmen des Wachsens der Fruchtwand und auch während das Verholzen der Fasern beginnt, ist die Hülse so stark zusammengedrückt, daß die beiden Seiten sich, ausgenommen die von den Samen eingenommenen Stellen, der Medianebene entlang enge berühren (Fig. 5 *A*).

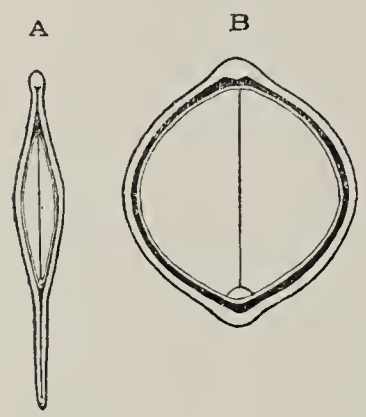

Fig. 5. Querschnitt der Fruchtwand einer Vicie. *A* die junge und *B* die reife Hülse.

Im Verlaufe der Wachstumsperiode der Samen wird die Berührung der beiden Seiten stufenweise immer kleiner und schließlich hört sie ganz auf, aber noch während des Wachstums des Samens.

Das Resultat des bisherigen, besonders aber des weiteren Wachstums ist, daß die im Anfange stark flache Frucht an den Seiten immer mehr und mehr sich herauswölbt und zur Zeit der Reife beinahe isodiametrischen Querschnitt zeigt. Eine derartige Änderung der Frucht kann auch so bezeichnet werden, daß während des Wachsens der Samen die sagittale Achse der Hülse fortwährend kürzer wird, die transversale dagegen immer stufenweise wächst (Fig. 5 *B*). Die longitudinale Achse bleibt sozusagen unverändert.

Die Hülse von Cytisus, Spartium und zahlreichen Genista-Arten bleibt immer flach, denn die Samen sind klein und stark zusammengedrückt.

Spezielle anatomische Untersuchungen.

A. Balgfrucht.

In die Gruppe der Balgfrucht gehören morphologisch sehr verschiedene Fruchtformen. Ihre Zusammengehörigkeit ist durch die Gleichheit der Hauptpunkte der anatomischen Verhältnisse sowie durch den geringen Grad der Gewebedifferenzierungen begründet.

Die äußere Epidermis besteht größtenteils aus dünnwandigen, gestreckten, hier und da isodiametrischen flachen Zellen. Auch die Parenchymzellen sind größtenteils gestreckt. Die Hartschicht fehlt (Trifolium) oder ist im allgemeinen nur schwach entwickelt; ihre Fasern zeigen meistens isodiametrischen Querschnitt, dünn, langgestreckt und meistens mit wenigen Tüpfeln, in jeder Richtung gleichmäßig dickwandig, so daß die Gestalt ihrer Zellumen dieselbe ist wie die der Fasern. Die Hartschicht besteht aus ein bis zwei, selten aus mehr Zellreihen, und die Fasern der aufeinander befindlichen Lagen unterscheiden sich nicht voneinander. Die Richtung der Gewebselementereihen zeigt große Mannigfaltigkeit; diese Reihen können geradwinkelig oder in verschiedenster Weise und Größe schrägwinkelig sein. Im einfachsten Falle (Trifolium, Adesmia) haben die Zellreihen sämtlicher Fruchtgewebe die gleiche Richtung, aber am meisten tritt der Fall ein, daß sich die Zellreihen in zwei Richtungen anordnen. Beim letzteren ist die Regel ohne Ausnahme, daß die Richtung der Zellreihen des Epi- und Mesokarps übereinstimmt. Trennungsgewebe kommt nur an der Bauchnaht vor und es ist dafür charakteristisch, daß es in seinem ganzen Umfange weich und dünnwandig ist, höchstens kollenchymatisch verdickt (Fig. 6—7 *T—T*). Auf der Übergangsstufe zur Hülse besitzt auch die Rückennaht Trennungsgewebe (Robinia, einige Arten von Astragalus). Aber von den übrigen Eigenschaften kann man auch auf dieser Übergangsstufe eine für die Balgfrucht bezeichnende Gewebedifferenzierung erkennen. Zu dem Balgfruchttypus sind auch die Schließfrüchte zu zählen, bei welchen die Gewebedifferenzierung nur insoweit von der normalen Balgfrucht abweicht, als das Trennungsgewebe sich bei der Bauchnaht nicht bildet.

Das Prinzip, nach welchem die Einteilung geschieht, bietet sich einem von selbst dar, wenn man das Aufspringen der Frucht in Betracht zieht. Auf dieser Grundlage kann man zwei Untergruppen unterscheiden: 1. die aufspringende Balgfrucht (dies ist die wirkliche) und 2. die geschlossene Balgfrucht.

I. Aufspringende Balgfrucht.

a) Aufspringende Balgfrucht mit geradwinkeligen Zellreihen.

Die hierher gehörigen Gattungen charakterisieren die einfachsten Verhältnisse, und zwar fehlt bei Trifolium die Hartschicht noch vollständig. Bei Melilotus unterbleibt die Lignifikation der Fasern der Hartschicht, bei Trigonella ist sie nur stellenweise durchgeführt.

Die Fasern der Hartschicht sind in der Längsachse gestreckt, das Parenchym und die äußere Epidermis bildet quergerichtete Zellreihen. Bei einigen Arten der Trigonella bilden sich die Zellreihen einigermaßen schiefwinkelig aus, aber die rechtwinkelige Lage zueinander bleibt deswegen bestehen.

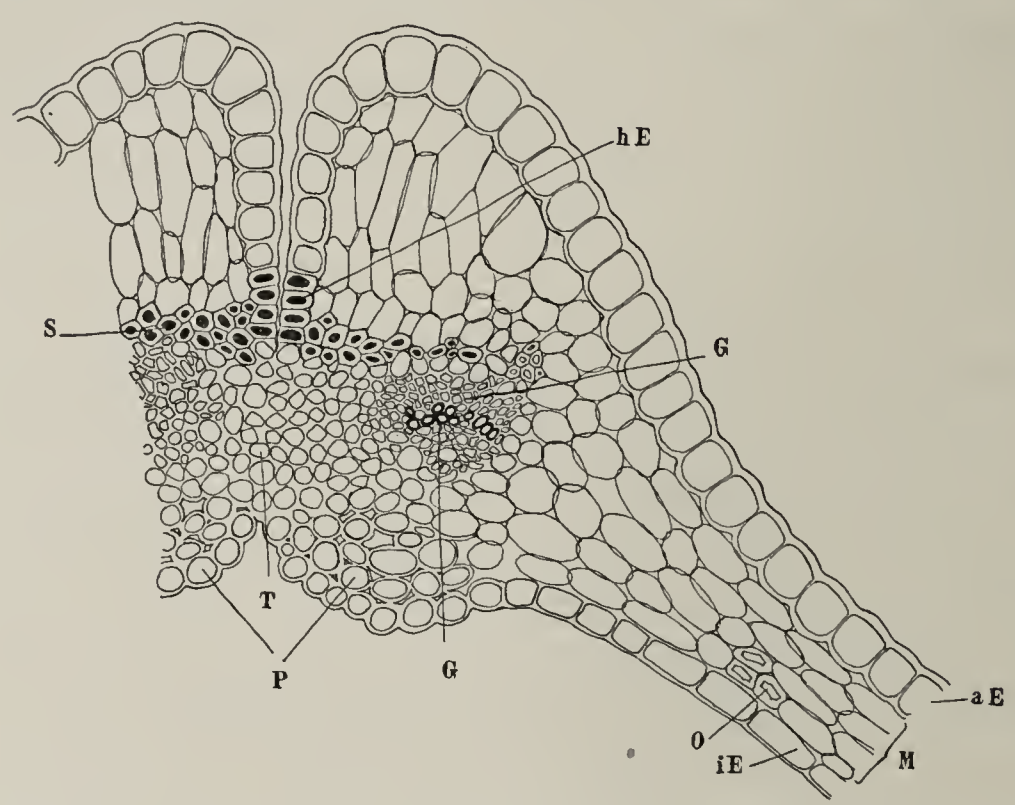

Fig. 6. Trifolium fragiferum L. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe, *aE* äußere, *iE* innere Epidermis, *M* Mesokarp, *O* dickwandige Zellen mit Kalkoxalat-Kristallen; *G* Gefäßbündel der Bauchnaht, *S* Stereom der Gefäßbündel, *hE* verholzte äußere Epidermiszellen, *P* Plazente.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören in den Tribus der Trifolieae (Trifolium, Melilotus, Medicago, Trigonella).

Das Perikarp von Trifolium ist das einfachste. Eine Hartschicht bildet sich nicht. Bei einigen ist auch das Parenchym so stark reduziert, daß den dominierenden Teil der Fruchtwand die äußere und innere Epidermis bildet. Es ist zwar wahr, daß in der Wand des Fruchtknotens das Mesokarp immer aus drei bis vier gut wahrnehmbaren Lagen besteht, aber im Verlaufe des Wachstums hält die Teilung und das Wachstum dieser Zellen bei Trifolium pratense, Tr. alpestre, Tr. rubens nicht Schritt mit dem Wachstum der Fruchtwand. Dadurch isolieren sich die Zellen voneinander und die ursprünglich übereinander befindlichen Zellen gelangen nebeneinander. Sämtliche Zellschichten bestehen aus Zellen, die in Querrichtung gedehnt sind, aber in vielen Fällen verändert die wellenförmige Grenzlinie der Zellen die Richtung der größten Ausdehnung. Besonders finden wir dies bei den Zellen

des Mesokarps, welche sich oft zu einem „Sternparenchym“ entwickeln. Bei den Zellen der inneren Epidermis kann man in den meisten Fällen die größte Ausdehnung in Querrichtung erkennen.

Die eingehende Beschreibung der interessanten anatomischen Verhältnisse, die bei einzelnen Arten vorkommen, werde ich übergehen, denn in einer früheren Abhandlung habe ich dies an 11 in Ungarn einheimischen Arten getan, und ich will nur diejenigen Eigentümlichkeiten hervorheben, die infolge ihres allgemeineren Wertes für das Grundprinzip der Einteilung von Bedeutung sind.

So hebe ich besonders hervor, daß das Nichtbestreben der Fruchtwand, an dem Aufspringen aktiv teilzunehmen, im Fehlen der mechanischen Elemente seinen Grund hat. Das Aufspringen kann jedoch an der Bauchnaht passiv vor sich gehen, denn das Trennungsgewebe ist gut ausgebildet und besteht in seinem ganzen Umfang aus weichwandigem Kollenchym (Fig. 6).

Die Verhärtung der Fruchtwand kann nur hier und da beobachtet werden infolge der Verholzung der Epidermiszellen an der Spitze. Einen solchen Fall erwähnt auch Nobbe[15]) (pag. 55) bei Trifolium pratense.

Melilotus betreffend können wir nichts Neues sagen, wir können nur soviel bemerken, daß die Fasern der Hartschicht sich zwar gebildet haben, aber noch nicht verholzt sind. Die Richtung der Fasern ist parallel mit der Längsachse. Die äußeren Epidermiszellen des Parenchyms sind indessen in Querrichtung gestreckt. Die Konstruktion des Trennungsgewebes ist von gleichem Typus wie bei Trifolium.

Diese Daten beziehen sich auf Melilotus albus Desr. und auf M. officinalis L.

Die Gattung Trigonella weicht, soweit die Erfahrungen reichen, die man bei den untersuchten Arten erworben hat, von den allgemeinen Typus wesentlich nicht ab. Bei Trigonella coerulea (L.) Sér. und Tr. foenum graecum L. ist die Verholzung der Hartschicht unter den Adern ausgeblieben [Leclerc du Sablon[15]) (pag. 59)]. Die Richtung der Zellreihen ist übereinstimmend mit der von Melilotus. Die Bauchnaht ist auch hier, wie bei den vorhergehenden, durch eine starke Einschnürung bezeichnet. Das Trennungsgewebe umgibt von zwei Seiten bis zur Epidermis die zwei Baststereomen, welche sich dort von zwei Seiten an die verholzten Epidermiszellen anschließen. Die Trigonella radiata (L.) Boiss. und Tr. corniculata L. weichen insofern von den bisherigen ab, als die Hartschicht in ihrem ganzen Umfang verholzt ist und die Richtung der Zellreihen eine schiefwinkelige ist.

Medicago. Die Untersuchungen von Leclerc du Sablon[13]) (pag. 58) und Majewszky[5]) (pag. 26) zeigen, daß die Hartschicht aus längsgerichteten Zellreihen, das Parenchym und die äußere Epidermis aus quergerichteten besteht. Zum Typus der aufspringenden Balgfrucht kann indessen doch nur Medicago falcata gezählt werden, denn das Aufspringen an der Bauchnaht geschieht nur bei dieser regelmäßig. Bei den übrigen erleidet die Bauchnaht eine Modifikation und das Aufspringen geschieht entweder überhaupt nicht oder nur auf der Rückennaht.

b) Aufspringende Balgfrucht mit schiefwinkeligen Zellreihen.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören dem Galageae-Tribus an, bilden indessen ziemlich voneinander abgesonderte Gruppen, deren Zusammenfassung auf Grund von Übereinstimmung mehrerer, für die Balgfrucht charakteristischer anatomischer Eigentümlichkeiten geschehen ist. Sie zeigen auch solche Eigenschaften, die auf einen Übergang zur Hülse weisen, so (bei Robinia und Astragalus) das Auftreten des Trennungsgewebes auf der Rückennaht, welches aber immer nur aus weichwandigen Zellen besteht, was aber für den Balgfruchtypus charakteristisch ist. Die größten Schwankungen zeigen sich in der Richtung der Zellreihen, welche nicht nur bei Gattungen, sondern auch, wie wir bei Robinia sehen werden, auch bei Arten sehr schwankend ist.

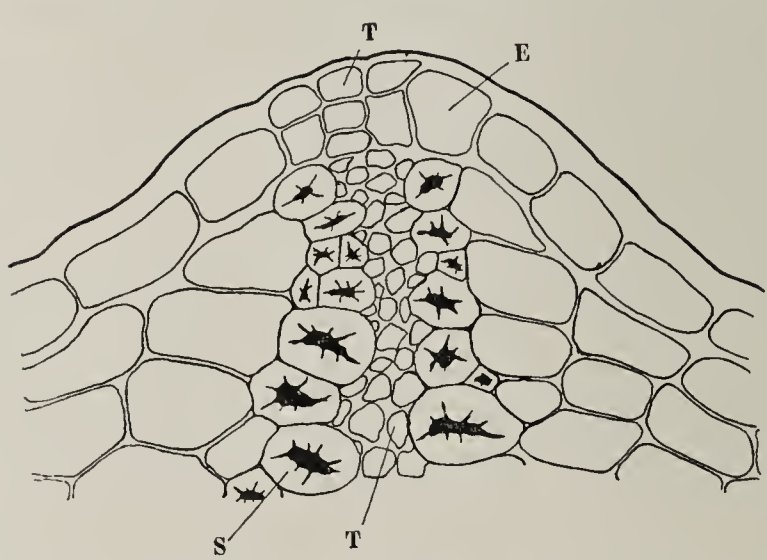

Fig. 7. Astragalus Asper Wulf. Querschnitt durch die Bauchnaht. *E* äußere Epidermis, *T—T* Trennungsgewebe, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Die hierher gehörigen Gattungen sind: Galega, Glycyrrhiza, Robinia, Colutea, Astragalus (Fig. 7).

Die Hartschicht ist entweder einfach oder doppelt und so können wir zwei kleinere Gruppen unterscheiden:

1. Balgfrucht mit einfacher Hartschicht.

Unter dieser ist eine Art von Galega, und zwar Galega officinalis L. nach dem Typus der Trigonella ausgebildet, eine andere Art indessen (Galega orientalis) ist schon insofern typisch schiefwinkelig, als die Lage der Reihen zueinander rechtwinkelig ist, daneben aber die Fasern von der Längsrichtung ein wenig vorwärts und nach unten,

das Parenchym und die äußeren Epidermiszellen aber schwach vorwärts nach oben gerichtet sind. Die Richtung der Zellreihen der Glycyrrhiza ist auf Fig. 2 zu sehen.

Eingehender müssen wir uns mit dem Perikarp der Robinia befassen. Die Richtung der Zellreihen der Gewebe war bisher wenigstens innerhalb einer Gattung ständig, hier aber wechseln sie nicht nur innerhalb derselben, sondern innerhalb einer Art zeigen sich Abweichungen.

Die Robinia Pseudacacia L., Robinia Pseudacacia f. cleistogama Tuzson und Robinia neomexicana Gray zeigen alle ebenso viele abweichende Verhältnisse in bezug auf Richtung, und es ist charakteristisch, daß auch die Lage der Reihen zueinander schiefwinkelig geworden ist. Anatomische Charakteristik ist die folgende: Die äußere Epidermis besteht aus gestreckten, abgeflachten, mit dicker Kutikula bedeckten dickwandigen Zellen von unbestimmter Gestalt. Die Kutikula bildet an der Grenze der Zellen, namentlich in der Nähe der Nähte, Einschnürungen, wodurch die Oberfläche faltig wird. Die Parenchymzellen sind stark gestreckt, wellenförmig gekrümmt und nach innen zu werden sie kürzer. Die Nachbarzellen der Hartschicht verholzen teilweise oder in ihrem ganzen Umfange. Von den verholzten Zellen nach außen befinden sich in Längsrichtung gestreckte typische Sekretbehälter, ferner häuft sich auf der inneren Seite der Baststereombogen und im Gefäßbündelparenchym in langgestreckten Zellen und oft auch in der Fruchthöhle viel Sekret an.

Die Hartschicht besteht aus flachen Fasern, die in mehreren übereinander befindlichen Schichten angeordnet sind und isodiametrischen Querschnitt zeigen. Auf der Hartschicht befinden sich die mehr oder weniger isodiametrischen dünnwandigen Zellen der inneren Epidermis.

Die Gefäßbündel sind, namentlich an der Rückennaht, sehr stark entwickelt, auch ihr Stereom ist überaus stark. Der äußere Rand der proximalen Enden der Bauchnahtstereomen ragt auch in den breiten Rand an der Naht hinein und geht dicht unter der Epidermis in teilweise verholztes, teilweise kutinisiertes Kollenchym über. Dieser vorragende Teil des Stereoms besteht teilweise aus Fasern, aber größtenteils aus „Makrosklereiden“. Das Rückennahtstereom ist halbkreisförmig und in der Mitte teilt es ein ziemlich schmales Trennungsgewebe in zwei Teile, welches aus engen, kollenchymatisch verdickten Zellen besteht. Dieses ersetzt sozusagen das infolge Kutinisierung nur spät zerreißende Trennungsgewebe der Bauchnaht.

Das Auftreten des Trennungsgewebes an der Rückennaht weist auf den Übergang zur Hülse hin. Das Trennungsgewebe an der

Rückennaht besteht nur aus weichwandigen Elementen, weshalb auch das Aufspringen der Frucht in jedem Falle auf der Rückenseite anfängt; die Bauchnaht halten die erwähnten harten Gewebe lange geschlossen.

Robinia Pseudacacia L. Die Zellreihen des Epi- und Mesokarps neigen sich von der Bauchnaht oberwärts steil nach vorne, die Fasern ebenfalls steil, aber nach rückwärts (Fig. 2 *C.*). Der Rand der Bauchnaht ist 1,5—1,7 mm breit. Die Fasern werden nach innen stufenweise weiter.

Robinia Pseudacacia f. cleistogama Tuzson. Von dem Grundtypus unterscheidet sie sich nicht nur morphologisch, sondern auch anatomisch. Von der Seite gesehen wird das apikale Ende breiter und die Basis plötzlich schmäler, was dadurch bedingt wird, daß nur die in der Nähe der Spitze befindlichen 1—2 Samenknospen des Fruchtknotens befruchtet werden [Tuzson[20]) (pag. 6)] und sich zum Samen entwickeln. Der äußere Rand der Bauchnaht ist 2,5 mm breit. Auch in der Richtung der Zellreihen besteht ein großer Unterschied, was namentlich bei der Hartschicht leicht festgestellt werden kann, wenn wir die Klappen mit freier Hand zu spalten versuchen. Die Spaltung wird in der Richtung der Fasern stattfinden. Dieses Verfahren ist nicht nur in diesem Falle, sondern auch in anderen Fällen sehr geeignet, die Richtung der Fasern festzustellen. Die Zellreihen des Epi- und Mesokarps neigen sich von der Bauchnaht aus vorwärts nach unten zu, die Fasern auch in derselben Weise, aber nur steiler (Fig. 2 *B.*).

Die Abweichung von dem Grundtypus zeigt sich in augenfälligster Weise in der Richtung der Fasern.

Es ist der Gedanke aufgetaucht, ob wohl nicht die eigentümliche Gestalt der Frucht diese Veränderung der Richtung der Fasern bedingt habe. Zu diesem Zwecke habe ich vergleichende Untersuchungen an ein- bis zweisamigen Früchten des Grundtypus angestellt, welche genau dieselbe Gestalt besitzen wie die Früchte dieser kleistogamen Form und deren Gestalt auch durch ebendenselben Grund bedingt ist. Aus diesen Vergleichen hat es sich herausgestellt, daß die äußere Gestalt von gar keinem Einfluß auf die Gestaltung der Strukturverhältnisse ist und daher die von dem Grundtypus abweichende Richtung der Anordnung der Gewebselemente eine ursprüngliche Eigenschaft der R. Pseudacacia f. cleistogama ist.

Auch andere Abweichungen finden wir. So führen die Seitenwände der äußeren Epidermis und die Wände der Parenchymzellen

Tüpfel als Verdickung. Außerdem besitzen die Fasern ein nach innen zu stufenweise sich verengerndes Lumen und dickere Wand; ferner bilden die sich von außen an sie schließenden Sklereiden eine, ja an einigen Punkten sogar zwei vollständige Schichten und sind, wie die Parenchymzellen, hin und her gekrümmt. Die Abweichung von dem Grundtypus ist so auffallend groß, daß man R. Pseudacacia f. cleistogama Tuzson nur vom karpologischen Standpunkt aus als eine selbständige Art betrachten könnte.

Die Zellreihen des Perikarps der Robinia neomexicana A. Gray neigen sich in der äußeren Epidermis und im Parenchym, von der Rückennaht aufwärts, steil nach vorne, in der Hartschicht dagegen, ebenfalls von hier aus gerechnet, gleichfalls nach vorne, aber nicht so steil (Fig. 2 *A*).

2. Balgfrucht mit doppelter Hartschicht.

Die Hartschicht ist doppelt. Ihr innerer Teil gehört zum Endokarp, ihr äußerer zum Mesokarp. Hierher gehören Colutea und Astragalus.

Die Richtung der Streckung der Zellen kann auf Fig. 2 (*F, G*) beobachtet werden. Bei Astragalus muß noch besonders bemerkt werden, daß sich das Trennungsgewebe manchmal auf der Rückennaht bildet. Die Daten Majewszky's[5]) (pag. 25), die sich auf die Richtung der Fasern beziehen, sind nicht richtig, das Aufspringen bewirkt bei einigen Arten, Astragalus Cicer L., eine vollständige Zweiteilung des Perikarps, aber es gibt auch Arten, deren Perikarp nicht aufspringt [Ginsbourg[23])].

II. Geschlossene Balgfrucht.

Das Trennungsgewebe fehlt an beiden Nähten. Die Gewebe der Fruchtwände der untersuchten Gattungen bestehen alle aus geradwinkeligen Zellreihen. Zwei kleinere Unterordnungen kann man unterscheiden, und zwar: einsamige und in Glieder zerfallende geschlossene Balgfrucht.

a) Einsamige geschlossene Balgfrucht.

Bei Amorpha zu finden.

b) In Glieder zerfallende geschlossene Balgfrucht.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören größtenteils zum Tribus der Hedysareae. Das Zerfallen in Glieder beruht entweder auf einer struktiven Modifikation in Verbindung mit der Entwicklung des Samenpolsters oder auf anderen Ausbildungsverhältnissen des Perikarps.

Das letztere ist der Fall bei Patagonium muricatum Jaq. Das Exo- und Mesokarpium besteht aus unregelmäßigen isodiametrischen Zellen und so kann die Richtung der Zellreihen nicht festgestellt werden. Die Elemente des Endokarps, und zwar sowohl die Fasern als auch die inneren Epidermiszellen, sind in Querrichtung gestreckt. Die Einschnürung zwischen den Samen erstreckt sich nicht auf die Gegend der Bauchnaht, und so müssen sich die abtrennenden Glieder nicht nur voneinander, sondern auch von der Bauchnaht, jedes für sich, abgliedern. Die Gliederung an der Bauchnaht ist möglich durch die Struktur des Bauchnahtstereoms (Fig. 9 *S*). Letzteres ist mächtig

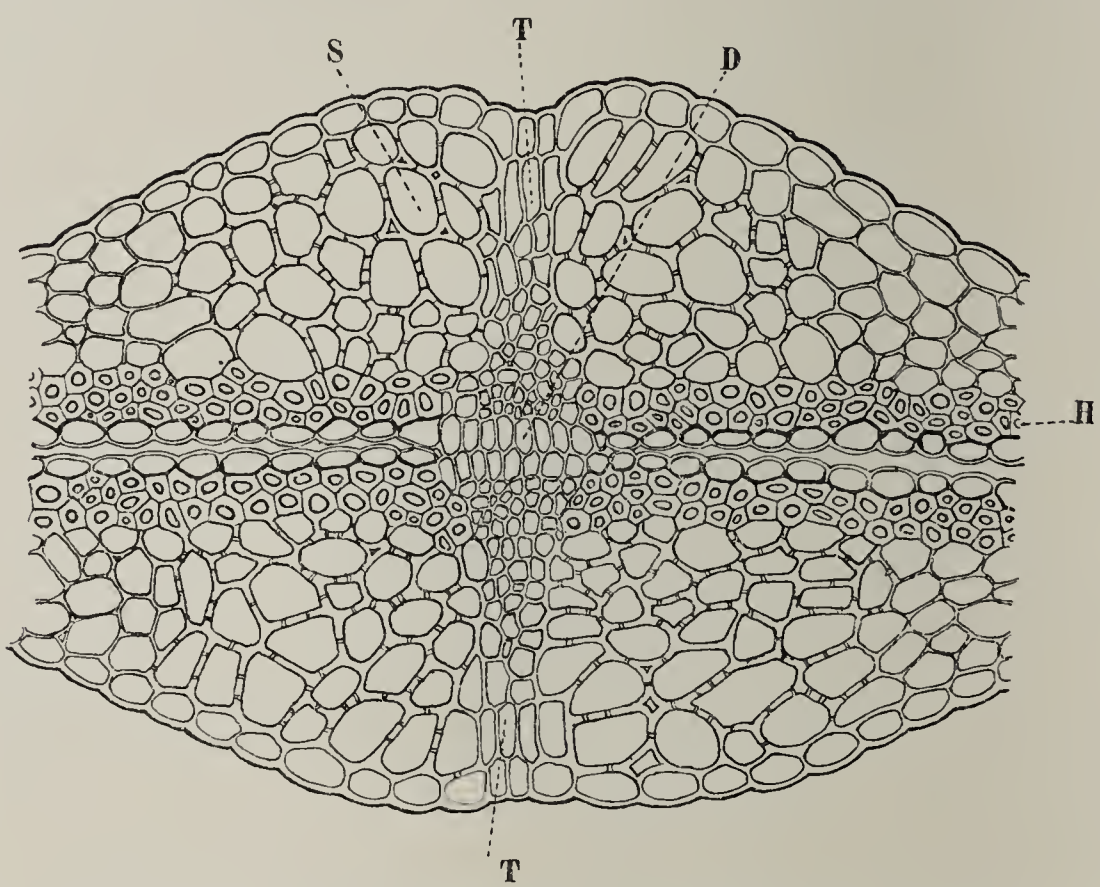

Fig. 8. Patagonium muricatum Jacq. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *T—T* Trennungsgewebe, *D* Diaphragma, *H* Hartschicht, *S* Sklereiden.

entwickelt und geschlossen, seine Dicke ist am größten längs der Medianebene, von hier wird es nach der Seite stufenweise immer dünner; sowie es aber auf eine Zellage verschmälert ist, krümmen sich ihre beiden Ränder plötzlich nach innen zu und verdicken sich ganz gehörig.

Über der Verdünnung des Stereoms von zwei Seiten kann man auf der äußeren Epidermis eine kleine Einschnürung beobachten, und die durch diese Einschnürung gelegte Ebene gibt die Stelle der längs der Bauchnaht stattfindenden Abtrennungsebene (Fig. 9 *T—T*).

An der Quergliederung nimmt die Rückennaht teil, die Bauchnaht nicht. In der Gliederungsebene sind nur weiche Elemente (Fig. 8 *T—T*),

und zwar das Diafragma (*D*), das durch Zusammenwachsen der einander gegenüberliegenden inneren Epidermiszellen entstanden ist, in der Zone der Fasern die weich gebliebenen Fasern, ferner in der Parenchymzone die in transversaler Richtung gestreckten, dünnwandigen Parenchymzellen und ganz außen einige verengerte, äußere Epidermiszellen. Dieses weiche Trennungsgewebe ist umgeben von beiden Seiten verholzter Gewebe, und zwar der Hartschicht (Fig. 8 *H*) und den Sklereiden (Fig. 8 *S*), welche aus den stark angewachsenen Zellen des Parenchyms entstanden sind und sich unmittelbar längs der Gliederungsebene bis an die äußere Epidermis erstrecken.

Der Prozeß des Zerfallens in Glieder ist folgender:

Infolge Austrocknens krümmt sich das Bauchnahtstereom ein wenig nach außen, worauf sich die Glieder in Querrichtung voneinander zerreißen und bald, nach noch einer weiteren Krümmung, die voneinander getrennten Glieder vom Bauchnahtstereom in der Ebene „*T*—*T*“ abscheiden (Fig. 9).

Die Glieder bleiben nicht geschlossen, denn das die Ränder zusammenhaltende und zwischen den Bauchnahtgefäßbündeln befindliche weiche Gewebe zerreißt leicht, nur längs der Rückennahtlinie befindet sich verholztes, zusammenhaltendes Gewebe (Rückennahtstereom). Aber in der mittleren Ebene verdünnt es sich sehr und verhindert so nicht das Zerreißen längs der Rückennaht. Die Samen fallen daher aus den abgegliederten Teilen heraus.

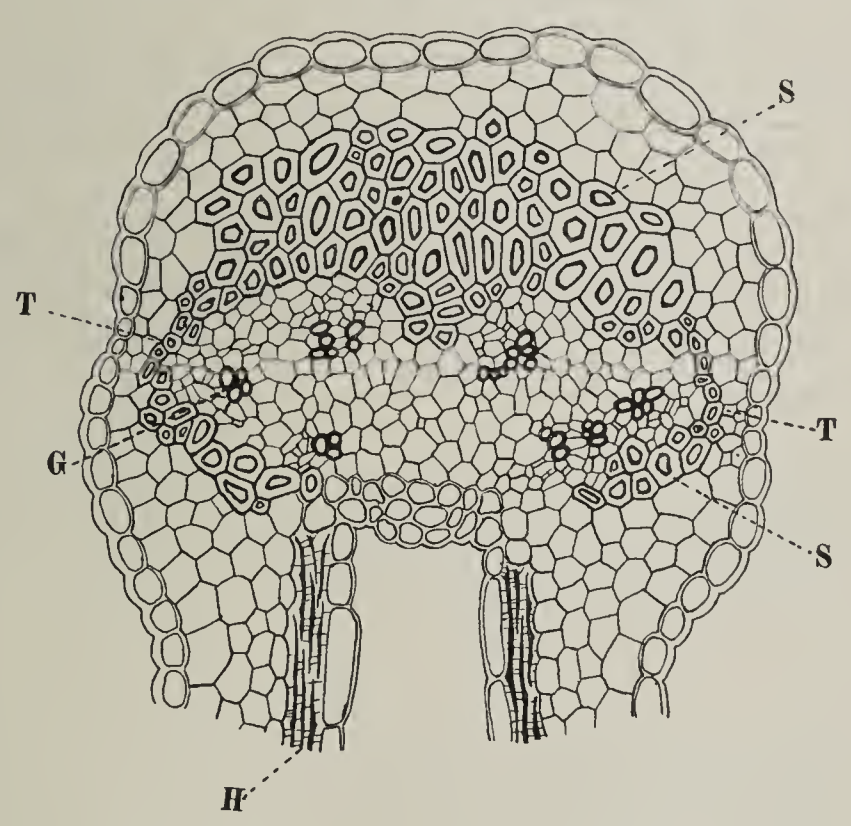

Fig. 9. Patagonium muricatum Jacq. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *S* Stereom der Gefäßbündel, *G* Gefäßbündel, *T*—*T* Längsabtrennungsebene, *H* Hartschicht.

Die Gliederung, die auf der Konstruktionsmodifikation des Samenpolsters beruht, ist bei Coronilla, Hippocrepis und Ornithopus zu finden.

Der Ort der Gliederung ist, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, nicht im voraus bestimmt, sondern dies geschieht nur im Verlaufe der Entwicklung der Samen. Regel ist, daß das Gliederungsdiagphragma

immer in der Ebene eingestellt wird, die die Entfernung zwischen zwei Samen halbiert.

Bei Coronilla habe ich zwei Arten der Ausbildung des Zergliederungsgewebes gefunden. Die eine zeigt sich bei Coronilla Emerus L. (Fig. 10).

Das Samenpolster besteht dort, wo es sich zwischen den Samen gegen die Mitte des Perikarps zu befindet, aus gestreckten Zellen, welche sich in der Medianebene von zwei Seiten her treffen. Das ganze Bild macht den Eindruck, als ob die Fruchthöhle durch ein

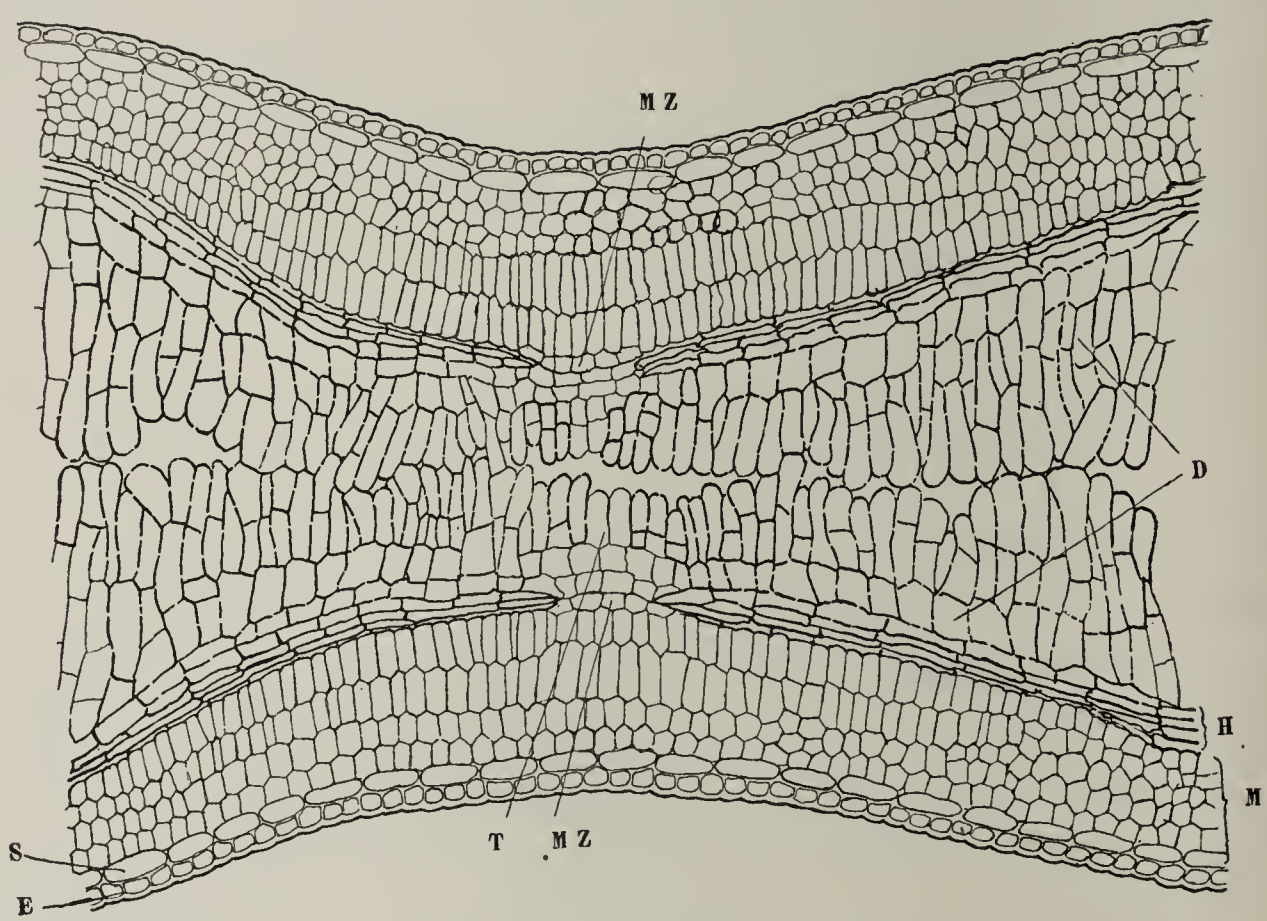

Fig. 10. Coronilla Emerus L. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *E* äußere Epidermis, *S* Sekretzellen, *M* Mesokarp, *H* Hartschicht, *D* Diaphragma mit verholzten Wänden, *T* in der Zergliederungsebene befindliche Zellen des Diaphragmas mit weichen Wänden, *MZ* ungeteilte Mutterzellen der Fasern.

Intumeszenzgebilde verstopft wurde. Unmittelbar neben der Zergliederungsebene werden die Zellreihen kürzer, denn die Fruchthöhle verengt sich infolge der Streckung, die die inneren Zellreihen des Parenchyms in transversaler Richtung zeigen, gewaltig. Das anfangs weiche Diaphragma verholzt alsbald, ausgenommen einige Zellreihen, die sich in der Ebene der Zergliederung befinden (Fig. 10 *T*). Die Wand der verholzten Zellen ist ziemlich dünn, tüpfelartig verdickt. Der Zerfall der Glieder geht schwer vor sich, welche Eigentümlichkeit sich leicht aus einem durch die Trennungsebene geführten Querschnitt erklären

läßt. Namentlich das Stereom der Gefäßbündel ist auch hier vorhanden, ferner hört die Hartschicht nur nach den Seiten zu auf, in der Nähe der beiden Nähte bleibt sie dagegen bestehen, und diese bestehen aus solchen verholzten Elementen, welche auf der Trennungsebene senkrecht gestreckt sind, aus solchen also, welche den Zerfall in Glieder erschweren. Im Parenchym setzt sich das Trennungsgewebe nicht fort, denn im Parenchym ist keinerlei Differenzierung vorhanden; alles zusammengefaßt sehen wir nur, wie ich schon erwähnt habe, daß die inneren Schichten in der Gegend der Gliederungen in der Richtung der transversalen Achse gestreckt sind.

Die Elemente der Hartschicht verlieren im Gürtel des Diaphragmas ihre prosenchymatische Gestalt (Fig. 10), in der Zone des Trennungsgewebes dagegen teilen sich die Mutterzellen der Fasern nicht und bestehen aus weichen, dünnwandigen und weitlumigen Parenchymzellen (Fig. 10 *M*). Aus diesem Grunde zerreißt die Hartschicht an der schon erwähnten Stelle. Für Coronilla Emerus sind noch die folgenden anatomischen Eigentümlichkeiten charakteristisch.

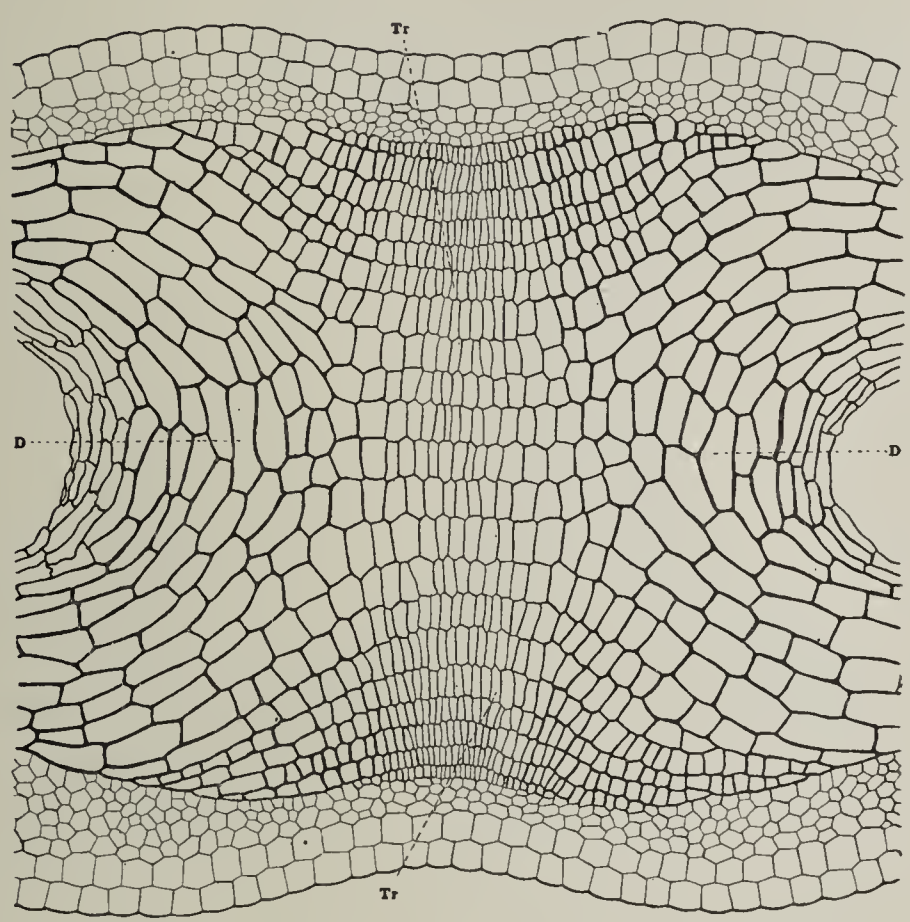

Fig. 11. Coronilla varia L. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *D* Diaphragma, *Tr* Trennungsgewebe.

Die Hartschicht, die aus längsgestreckten Fasern besteht, geht an der Rückennaht ohne Verdünnung von einer Seite auf die andere über, die Adern besitzten ein entwickeltes Stereom, so daß sie schon äußerlich durch Längsrippen bezeichnet ist. Die Zellen des Parenchyms und der äußeren Epidermis sind in Querrichtung gestreckt.

Eine viel kompliziertere Gliederungsgewebedifferenzierung finden wir bei der anderen Gruppe der Coronilla (Fig. 11). Das Zerfallen der Glieder geschieht auch viel leichter als beim vorigen, denn die Gliederungsdifferenzierung ist vollständig, deshalb fehlen auch in der

ganzen Trennungsebene alle diejenigen Elemente, wie das Stereom der Gefäßbündel und der Hartschicht — welche das Zerfallen der Glieder erschweren würden.

Auch in der Konstruktion des Diaphragmas sehen wir eine große Abweichung. Hier ist nicht von der einfachen Verholzung des Samenpolsters die Rede, sondern noch vor der Verholzung findet in der Nähe der Trennungsebene eine solche Zellteilung statt, welche am Längsschnitt, gemäß der transversalen Ebene, nach außen gerichtet, hyperbolische Zellreihen zustande bringt (Fig. 11). Diese Art der Zellteilung erstreckt sich auf die ganze Zone der Hartschicht und auf einen großen Teil des Parenchyms. Die auf diese Art zustande gekommenen Zellen sind parenchymatischer Natur, auf die Richtung der einzelnen Reihen im großen und ganzen in jedem Punkte senkrecht gestreckt, außerdem verlängern sie sich gegen die Trennungsebene stufenweise, werden immer schmäler und auch ihre Wände werden dünner.

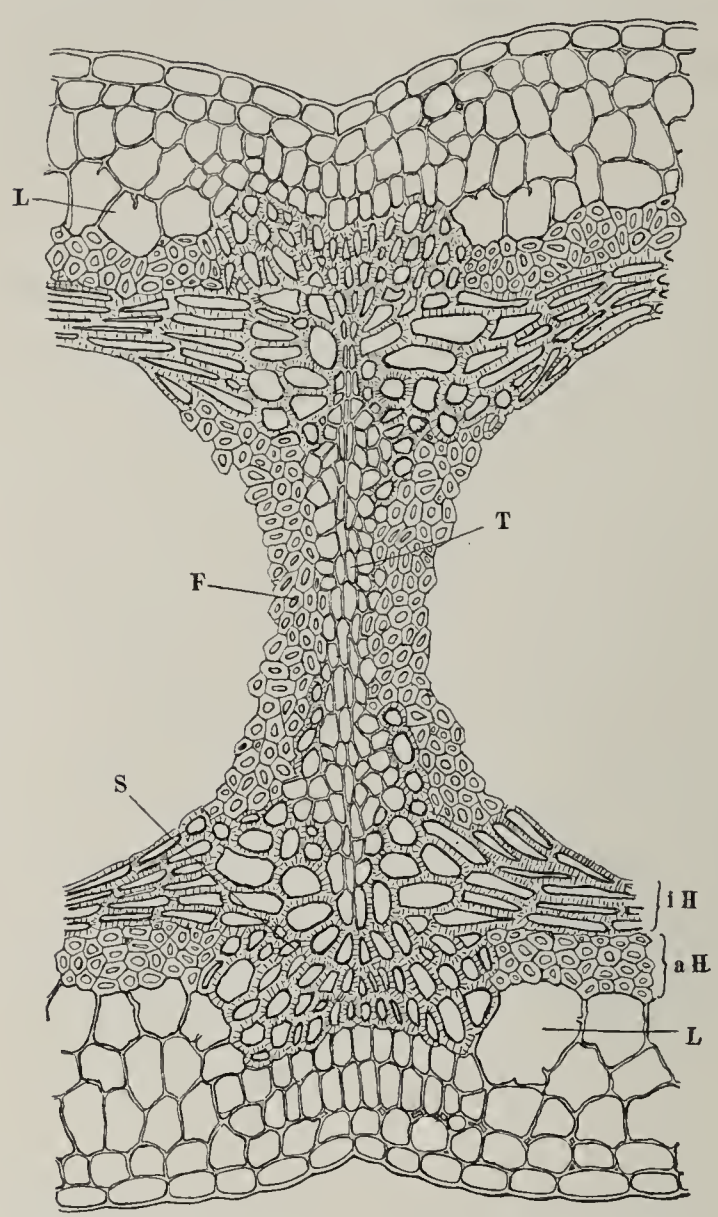

Fig. 12. Ornithopus sativus Brot. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *L* lysigene Sekretbehälter; *aH* äußerer Teil der Hartschicht, *iH* innerer Teil der Hartschicht, *S* Sklereiden, *T* weiches Trennungsgewebe des Diaphragmas, *F* verholzte Fasern des Diaphragmas.

Auf diese Art sind die in der Trennungsebene liegenden Zellen die dünnwandigsten und kleinlumigsten Zellen und gleichzeitig ist auch ihre Richtung mit dieser Ebene parallel. Scharf getrennte weiche Trennungsgewebe suchen wir in diesen Gliederungen umsonst, denn das ganze Gliederungsgewebe ist verholzt, nur der Grad der Verholzung ist verschieden und zwar ist er am kleinsten in der Halbierungsebene der hyperbolischen Reihen, also in der Ebene, in der das Zerfallen in Glieder vor sich geht (Fig. 11, *Tr—Tr*). Daß aber die Trennung trotzdem immer an einem bestimmten Ort eintritt, das stammt daher, daß nur die Trennungsebene allein sämtliche Zellreihen in der Richtung der Zellwände und

Zellachse schneidet. In der Trennungsebene verengern sich die Zellen in hohem Masse. Diesen Typus bilden Coronilla varia L. und Coronilla coronata L.

Nach Untersuchungen von Leclerc du Sablon[13]) (pag. 60) weist Hippocrepis in der Konstruktion der Gliederung ähnliche Verhältnisse auf, wie Coronilla Emerus.

Ornithopus sativus Brot (Fig. 12). Die Zellen der äußeren Epidermis bilden isodiametrisch regelmäßige Vielecke, sind dünnwandig, nur die äußere Wand ist dick. Auf der Oberfläche besitzt sie anschmiegende Haare. Die Parenchymzellen sind nur schwach gestrekt, ihre äußerste Lage sowie die äußeren Epidermiszellen sind mit Sekreten gefüllt. Im inneren Teile sind längsgestreckte lysigene Sekretbehälter. Die Hartschicht ist doppelt, ihre äußere Hälfte besteht aus quergerichteten, dickwandigen, weitlumigen, kurzen Fasern und im Querschnitt zeigt die ganze Schicht auffallende Einbuchtungen, in welchen sich die erwähnten lysigenen Sekretbehälter befinden (Fig. 12 *L*). Diese Einbuchtungen, wie es auch die Entwicklungsgeschichte bestätigt, verursachen den Druck des sich anhäufenden Sekretes, noch vor der Verholzung der Fasern. Diese Einbuchtungen trennen scharfe, die ganze Länge entlang laufende Vorsprünge voneinander, über welche die längsgerichteten Adern des Parenchyms laufen. Kalciumoxalatkristalle begleiten auch diese Vorsprünge. Die innere Hälfte der Hartschicht besteht aus längsgerichteten Fasern [Harz[16]) (pag. 581)].

Bei dem Diaphragma erleiden die erwähnten Gewebe und das Samenpolster eine nennenswerte Änderung. Die Elemente der Hartschicht werden zu dickwandigen Sklereiden, welche in der Nähe der Trennungsebene enger werden und gegen das Innere der Frucht sich strecken (Fig. 12 *S*).

Auch der innere Teil des Parenchyms nimmt teil an der Bildung der Sklereiden des Diaphragmas.

Der mittlere Teil des aus dem Samenpolster entstandenen Diaphragmas besteht aus sehr dünnwandigen, weichen Zellen (Fig. 12 *T*), der übrige Teil ist verholzt und besteht aus dickwandigen Fasern, die durch nachträgliche Teilung des Samenpolsters entstanden und mit der sagittalen Richtung parallel sind (Fig. 12 *F*). Das weiche Trennungsgewebe erstreckt sich selten über das Diaphragma hinaus, der Ausdehnung stehen die Sklereiden im Wege.

Zur Trennung der Glieder ist eine äußere stärkere Einwirkung notwendig, wie z. B. bei Coronilla varia, aber infolge der Spröde der Sklereiden findet die Trennung platzend statt, was eher möglich

sein muß, als das das Stereom der Gefäßbündel in der Zone der Trennungsebene fehlt.

B. Die Hülse.

Mit zwei Klappen aufspringende Fruchtform, bei welcher die Differenzierung der Gewebe den höchsten Grad erreicht hat. Die hierher aufgezählten Gattungen gehören mehreren Tribus an. Aus dem Tribus der Trifolieae: Ononis, aus dem der Galegeae: Caragana, aus Genisteae: Cytisus, Genista, Spartium, Lupinus, Laburnum, aus Loteae: Lotus, Dorycnium, aus Vicieae: Vicia, Lens, Pisum, Lathyrus und schließlich aus dem Tribus Phaseoleae: Phaseolus und Dolichos.

Alle drei Schichten des Perikarps bestehen aus andersgerichteten Zellreihen. Die Zellreihen des Epikarps neigen sich von der Bauchnaht nach vorn unten, die des Endokarps von dieser nach rückwärts, so daß diese beiden Richtungen mit einer Neigung von ungefähr 90° einander kreuzen. Die Zellen des Mesokarps sind in Querrichtung angeordnet (Fig. 2 *D—E.*); eine Ausnahme hiervon bildet nur Caragana.

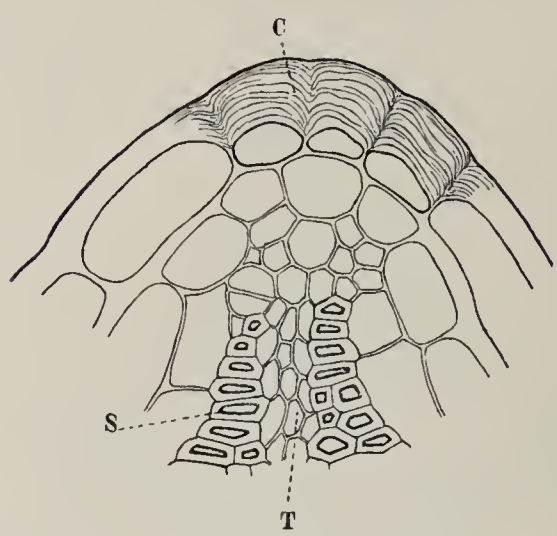

Fig. 13. Lathyrus plathyphyllus Retz. Querschnitt durch die Bauchnaht. *C* kutinisierte Epidermiszellen, *T* Trennungsgewebe der Bauchnaht, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Die Zellen der äußeren Epidermis sind stark gestreckt, an ihren Enden zugespitzt, außerordentlich dickwandig, so daß das Zellumen in den meisten Fällen verschwinden. Nur in seltenen Fällen findet man die äußere Epidermiszelle isodiametrisch und dünnwandig, aber in solchem Falle ist unter ihnen eine stark verdickte Hypoderma, deren längsgestreckte Zellen die gewohnte Richtung der Epidermiszellen besitzen (Caragana und Phaseoleae).

Auch die Konstruktion der Hartschicht ist charakteristisch, deren Differenzierung ich schon im allgemeinen Teil erwähnt habe; ihre Fasern sind seitwärts stark zusammengedrückt, die äußeren sind mit dichten Poren versehen. Die Wände der Fasern werden nach innen stufenweise dünner (besonders die tangentialen Wände) und die Anzahl der Poren wird immer kleiner.

Auch die Konstruktion des Trennungsgewebes habe ich schon im allgemeinen Teil erwähnt. Zur Wiederholung sei nur bemerkt, daß seine Bildung an allen beiden Nähten beobachtet werden kann und daß

bestimmte Teile kutinisiert sind. Diese letztere Eigentümlichkeit des Trennungsgewebes unterbleibt nur dort, wo die Hartschicht schwach entwickelt ist und dementsprechend auch das Aufspringen nur von geringerer Bedeutung ist (Lathyrus tuberosus L., Lens esculenta Mönch).

Auf die Charakterisierung nach Gattungen oder Arten gehe ich nicht ein, denn die Früchte der erwähnten Gattungen weisen einen solch übereinstimmenden Typus auf, daß die im allgemeinen gegebene Charakteristik der Strukturverhältnisse all dem entspricht, was dem Ziel dieser Arbeit genügt. Übrigens enthält der größte Teil der zitierten Werke Daten, die sich sozusagen auf sämtliche aufgezählten Gattungen beziehen. Nur die Charakteristik des Trennungsgewebes, als eines für die Konstruktion wichtigen Bestandteiles, finden wir nicht genügend behandelt; mit diesem Gewebe hat sich nur Leclerc du Sablon[13]) (pag. 54) eingehender bei Spartium befaßt.

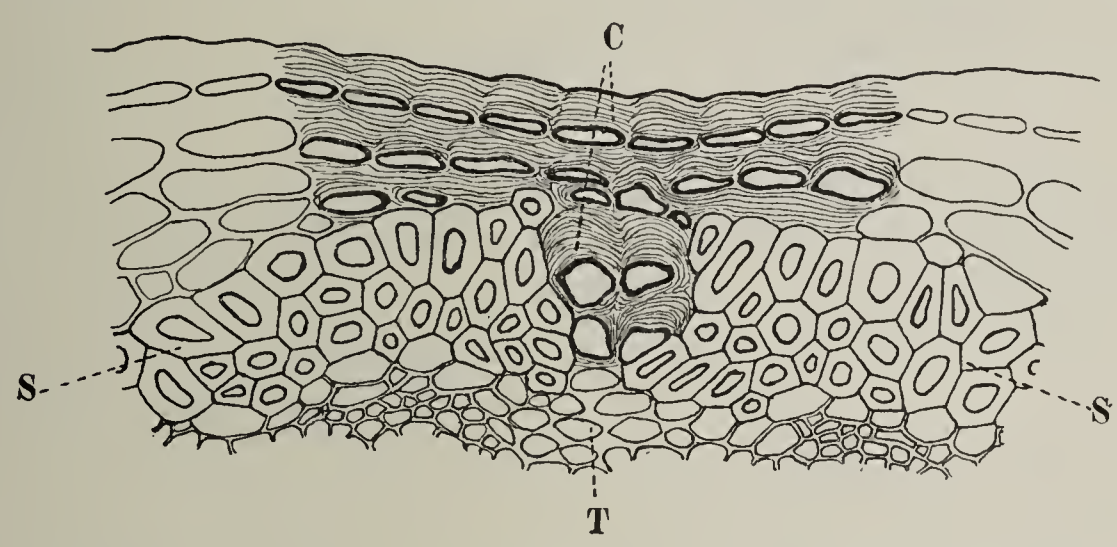

Fig. 14. Lotus corniculatus L. Querschnitt durch die Rückennaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Rückennaht, *S* Stereom der Gefäßbündel, *C* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes.

Im folgenden werde ich deshalb hauptsächlich nur die Ausbildung des Trennungsgewebes berühren.

Im Verlaufe der eingehenderen Behandlung könnte man eine Einteilung von folgenden Gesichtspunkten aus zustande bringen und zwar den Bau der Hartschicht (einfache und doppelte) und die Gegenwart oder das Fehlen des Samenpolsters. Diese Einteilung übergehe ich aber und werde nur einfach eine Charakteristik der einzelnen Gattungen geben.

Caragana. Diese Gattung hat trotz der mächtigen Entwicklung der Hartschicht noch einige Eigentümlichkeiten der Balgfrucht aufzuweisen; namentlich daß auf der Rückennaht kein Trennungsgewebe ist ferner daß die Zellreihen des Mesokarps beinahe mit denen des Epikarps zusammenfallen, d. h. die ersteren sind nicht quergerichtet wie bei der Hülse, sondern schräg, und zwar neigen sie sich von der Bauchnaht nach vorn abwärts. Das an der Bauchnaht sich bildende Tren-

nungsgewebe ist auf der äußeren Epidermis sowie in dem Teil, der sich zwischen dem Stereombogen befindet, kutinisiert.

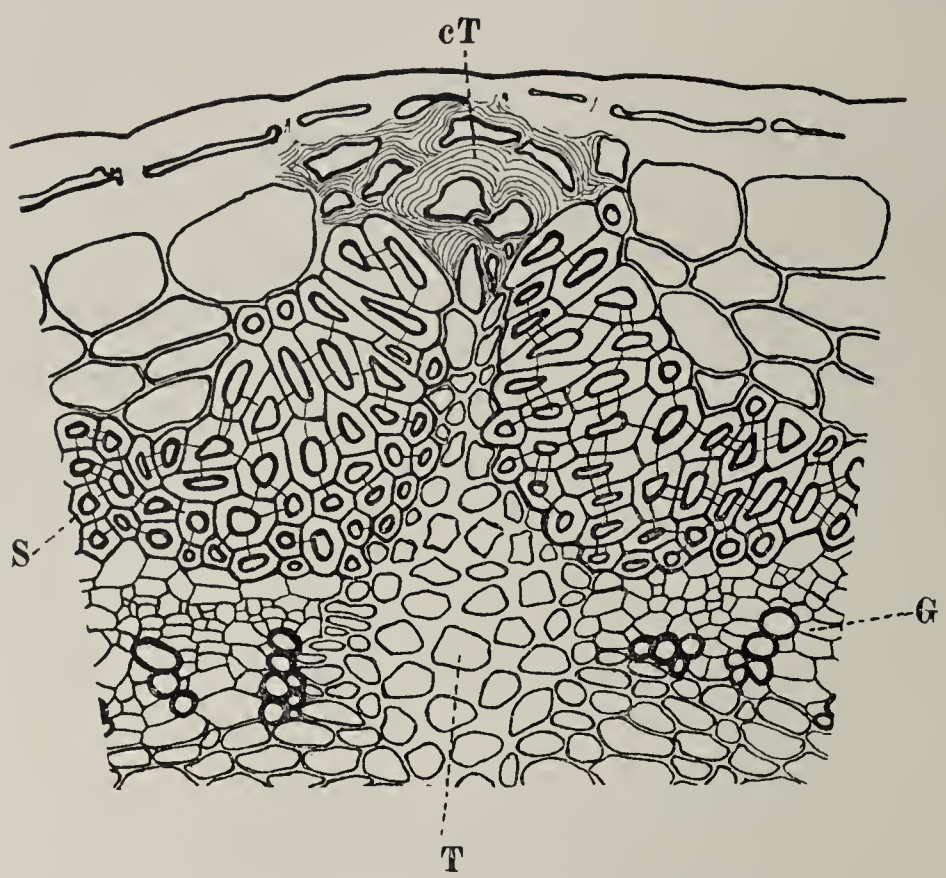

Fig. 15. Lotus corniculatus L. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Bauchnaht. *cT* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes, *G* Gefäßbündel, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Ononis. Das Trennungsgewebe ist beiläufig in demselben Umfang kutinisiert wie beim vorhergehenden.

Vicia und Lathyrus. Hauptsächlichstes Merkmal, daß nur der äußerste Teil des Trennungsgewebes, d. h. nur die äußeren Wände der äußeren Epidermiszellen längs der Naht kutinisiert sind (Fig. 13 *C*).

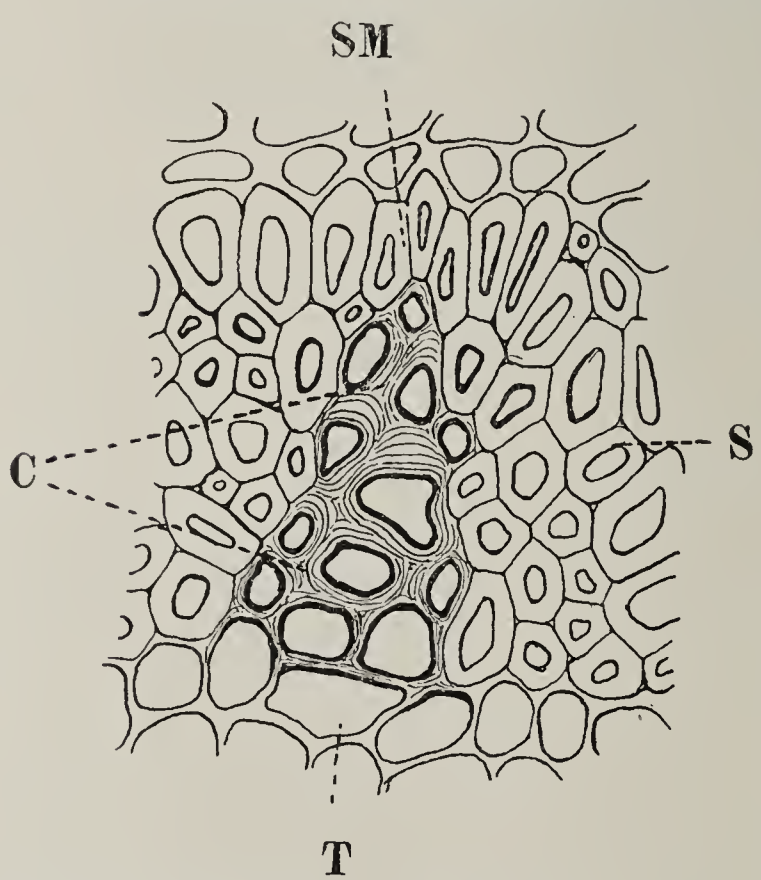

Fig. 16. Phaseolus vulgaris L. Querschnitt durch die Rückennaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Rückennaht, *C* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes, *S* Stereom der Gefäßbündel, *SM* mediane Brücke des Stereoms.

Genista, Spartium, Cytisus, Lupinus, Laburnum. Das Trennungsgewebe ist mit Ausnahme einiger Cytisus-Arten an beiden Nähten vorhanden und die Kutinisierung erstreckt sich bei den drei ersteren auf die äußeren Epidermiszellen längs der Nähte sowie auf eine Zellreihe eines darunter befindlichen Parenchyms, ja sogar bei Spartium noch tiefer, bei Lupinus kutinisierten die inneren Wände der äußeren Epidermiszellen längs der Nähte und von hier angefangen auch der bis zum Stereom sich erstreckende Teil.

Bei Laburnum ist die Kutinisierung in geringem Maße fortgesetzt.

Lotus, Dorycnium. Das Trennungsgewebe kutinisiert von den äußeren Wänden der an der Naht befindlichen Epidermiszellen bis zur inneren Grenze des Stereoms (Fig. 14—15 *C*).

Phaseolus, Dolichos. Immer der Teil des Trennungsgewebes, der sich in der Zone des Stereoms befindet, kutinisiert (Fig. 16 *C*).

Die hygroskopische Bewegung der Hülsenklappen.

Den Gegenstand dieses letzten Abschnittes bildet die Kritik des heutigen Standes unserer Kenntnisse über den Schleudermechanismus, der zur Verbreitung des Samens dient, sowie meine diesbezüglichen Untersuchungen.

Das Aufspringen der Hülse ist das Resultat des Torsionsbestrebens der Klappen von der rechten und linken Seite. Das Aufspringen verläuft meistens momentan, wodurch die Samen oft mehrere Meter weit geschleudert werden. Der Drehungsschwung ist am freien Ende der Klappen am größten und so ist es klar, daß das Schleudern der Samen an der Spitze am intensivsten ist.

Das Torsionsbestreben der Klappen löst die mit Austrocknen verbundene Schrumpfung aus, und weil dies Bestreben in entgegengesetzter Richtung zur Geltung kommt, entsteht zwischen den Klappen eine große Spannung, welche nach Überwindung des Widerstandes des Trennungsgewebes das Aufspringen des Perikarps bewirkt.

Die Intensität des Aufspringens hängt davon ab, in welchem Maße sich die Spannung bis zum Moment des Aufspringens gesteigert hat. Hier spielen zwei Faktoren eine Rolle. Der eine ist das Torsionsbestreben der Klappen, der andere die Widerstandsfähigkeit des Trennungsgewebes. — Das Torsionsbestreben der Hülsenklappen beruht auf dem eigentümlichen Bau der Hartschicht, die Widerstandsfähigkeit des Trennungsgewebes steigert die Kutinisierung, teilweise die Verholzung. Auch aus der Verdickung der Wände der das Trennungsgewebe bildenden Zellen kann man das Bestreben, den Widerstand zu steigern, beobachten. Diejenigen Zellwände, welche in der Zugebene liegen, d. h. senkrecht auf die Medianebene, sind in großem Maße verdickt. Die mit der Mediane parallelen Wände sind dünn geblieben (Fig. 13—17).

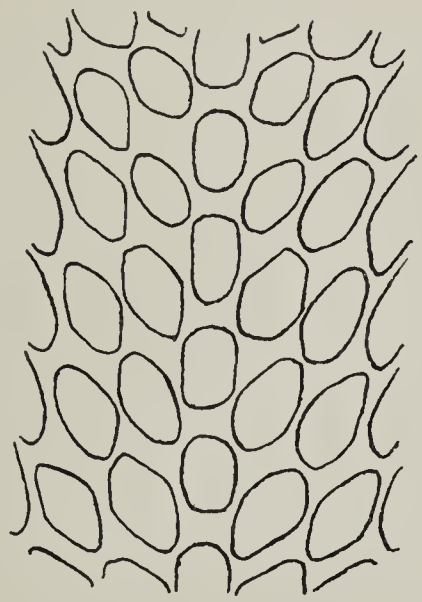

Fig. 17. Lotus corniculatus L. Kutinisierte Zellen an der Gegend der Rückennaht (Flächenansicht).

Diese beiden Faktoren stehen in engem Zusammenhang miteinander, was in bezug auf die Verbreitung der Samen sehr wichtig ist, denn wenn entweder die eine oder die andere abnimmt, so nimmt auch die Intensität des Aufspringens ab.

Die Kritik der das Aufspringen erklärenden Theorien.

Über den Schleudermechanismus der Hülse ist schon sehr viel geschrieben worden, ja die nach dem langen Streit entstandenen Ansichten reproduzieren die meisten Lehrbücher auch heute noch und außerdem kommen bei den Untersuchungen über die hygroskopischen Bewegungen auch in der neuesten Literatur Fälle vor, in denen sich die Verfasser auf diese Ansichten berufen.

Die anatomische Begründung des Schleudermechanismus versuchte zuerst Hildebrand[7]) (pag. 251 und[8]) (pag. 38) und mit ihm zugleich Steinbrinck[6]) (pag. 17).

Hildebrand schreibt auf Grund seiner bei Lupinus luteus L. gemachten Erfahrungen das Aufspringen der hochgradigen Kontraktion den verholzten Fasern zu und die schraubige Krümmung der Klappen führt er auf die schräggerichtete Anordnung der Fasern zurück. Die Spannung, die von der abweichenden Kontraktion der Fasern und der außer ihnen liegenden weichen Gewebe stammt, zwingt die Klappen, dem kleinsten Widerstand entsprechend, zur schraubigen Krümmung, wobei die Fasern in eine Ebene mit der Achse der Schraubenlinie zu liegen kommen.

Während Hildebrand den Fasern eine stärkere, aber in jeder Richtung gleichmäßige Kontraktion zuschreibt, so nimmt die Steinbrinck[6]) (pag. 17) nur Bezug auf die Querrichtung der Fasern und hält es für einen den Mechanismus beeinflussenden Umstand, daß die dickwandigen, gestreckten äußeren Epidermiszellen sich in Reihen angeordnet haben, welche die Zellen der Fasern kreuzen, also mit der Achse der Hülse ebenfalls einen schiefen Winkel bilden. Er stellt fest, daß das Schrumpfungsmaximum der äußeren Epidermiszellen ebenfalls in der Querrichtung am größten ist und so auch die größte und kleinste Kontraktionsrichtung der beiden Gewebe einander kreuzen, also fällt die Richtung, die in der Querrichtung der Fasern zur Geltung kommt und welche zugleich die größte dominierende Kontraktion ist, mit der Richtung der kleinsten Kontraktion der äußeren Epidermis zusammen. Die Spannung, die je nach der Richtung der auf diese Weise zustande gekommenen größten Kontraktionsdifferenz

zur Geltung kommt, zwingt das Perikarp zum Aufspringen und die Klappen zu einer Krümmung, deren Achse parallel mit den Fasern ist.

Diese Erklärungen genügten Zimmermann[10]) nicht und auf Grund seiner Versuche eröffnet er uns ganz neue Gesichtspunkte.

Als Hauptursache der Torsion sieht er die Hartschicht an, der äußeren Epidermis spricht er nur eine untergeordnete, den Mechanismus verstärkende Rolle zu. Zu dieser seiner Überzeugung führte ihn die Erfahrung, daß sich auch die Hartschicht selbst tordiert, und nur darin besteht der Unterschied, daß die Torsion der vollständigen Klappe eine stärkere ist[10]) (pag. 564). Seine Versuche vollführte er mit aus der Hartschicht geschnittenen Platten, aus deren Krümmungen, die beim Befeuchten und Trocknen entstanden, er feststellte, daß in den inneren Lagen der Fasern die Schrumpfungsfähigkeit eine stärkere ist als in den äußeren.

Mit diesem Uuterschied in der Schrumpfung erklärt er dann auch die Torsion der ganzen Hartschicht und auch der vollständigen Klappen. Dieses abweichende Verhalten der Fasern erklärt er mit der anatomischen Differenzierung der Hartschicht[10]) (pag. 566).

Die Auffassung Zimmermann's ist zufriedenstellender als die der bisherigen Forscher, denn Hildebrand und Steinbrinck führen die Torsion auf die krümmende Wirkung der Spannung zurück, die durch die Schrumpfungsdifferenz zwischen den Fasern und der äußeren Epidermis entstanden ist. Auf Grund ihrer Theorien könnte nur eine beschränkte Drehung zustande kommen, weil die Krümmungswirkung der Spannung infolge des Widerstandes, den die inneren Fasern der Hartschicht dem Seitendruck leisten, alsbald aufhören würden. Diese schwache Seite der Theorie Hildebrand's hat schon vor Zimmermann Steinbrinck[9]) (pag. 577) erwähnt, ohne indessen denselben Fehler seiner eigenen Auffassung zu erkennen, ja auch in einer späteren Abhandlung[11]) (pag. 271—272) klammert er sich daran, als er seinen alten Standpunkt gegen Zimmermann's Kritik verteidigt.

Steinbrinck's Abhandlung ist, könnte man sagen, eine Fortsetzung der Untersuchungen Zimmermann's, so daß infolgedessen das Endresultat[11]) (pag. 275) mit dem Inhalt der Abhandlung in Widerspruch steht, denn er hebt hervor, daß die gekreuzte Richtung der äußeren Epidermis und der Fasern die Hauptursache dessen ist, daß der Schleudermechanismus zustande kommt.

Die Untersuchungen Leclerc du Sablon's[13]) fußen auf den bisherigen Untersuchungen. Seiner Ansicht nach bewirkt die Torsion

zwei gut voneinander unterscheidbare Ursachen: „1°) disposition croisèe des fibres ligneuses et des cellules de l'epiderme, 2°) strukture de la partie ligneuse“ [13]) (pag. 57).

Das hygroskopische Verhalten der Hartschicht.

Eine richtige Erklärung der Torsion der Hülsenklappen kann seit Zimmermann's Beobachtungen nur dann gegeben werden, wenn man das hygroskopische Verhalten der Hartschicht genau kennt. Diese Untersuchungen werden auf aus der Hartschicht gemachten Platten in der Weise durchgeführt, daß wir die durch Trocknen und Befeuchten bzw. durch die Schrumpfung und Quellung erfolgenden Gestaltsveränderungen beobachten. Wenn wir nun die auf diese Weise erworbenen Erfahrungen verwerten, so erhalten wir auf die verschiedensten Fragen Antwort.

Die erste und wichtigste Aufgabe ist die Entscheidung dessen, daß wir den Sitz des Maximums der bei der Torsion der Hartschicht vorkommenden Zellwandquellungen bzw. Zellwandschrumpfungen möglichst genau bezeichnen.

Von geringerer Wichtigkeit, vom Standpunkte einer eingehenderen Kenntnis der Details, jedoch ebenfalls wichtig ist die genaue Bestimmung des Sachverhaltes der Torsion.

Diese Fragen wünsche ich in den weiter unten folgenden drei Abschnitten zu lösen.

a) Der Sitz der in der Querrichtung wirkenden maximalen und minimalen Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit der Fasern in der Hartschicht.

Die zu den Versuchen benutzten Platten sind 0,25—1,0 mm breit. Ihre Länge hängt von der Breite der Klappen ab. Die Gesamtbreite dieser letzteren konnte ich nicht ausnützen, weil sich die Richtung der Fasern in der Nähe der Klappenränder krümmt und zwar längs der Bauchnaht nach vorn, längs der Rückennaht jedoch nach hinten. Bei der Zerstückelung der Hartschicht mußte ich daher darauf achten, daß die in die Nähe der Nähte fallenden Partien von den Platten wegbleiben. Die Fasern mußten in den genau ausgeschnittenen Platten mit den beiden kürzeren Plattenseiten parallel laufen. Die solchartigen Platten, nachdem sie mit ihrer längeren Seite die Richtung der Fasern kreuzen, werde ich kurz Querplatten benennen. Alle in den Rahmen dieses Abschnittes gehörenden Beobachtungen beziehen sich auf die Querplatten.

Die Gestaltsveränderung der Platten habe ich zwischen den beiden Grenzen des Quellungszustandes beobachtet. Die eine Grenze bezeichnet das vollständige Austrocknen, die andere das totale Befeuchten im siedenden Wasser.

Diese Versuche sind schon alt und stammen von Zimmermann[10]) und Steinbrinck[6 u. 11]). Zimmermann hat schon mit Hilfe der Querplatten festgestellt, daß die Querschrumpfung der Fasern von außen nach innen zu zunimmt[10]) (pag. 566), d. h. daß die Querschrumpfung der an der inneren Seite der Hartschicht befindlichen Fasern eine größere ist als die der äußeren. Dieser Satz folgt aus der Krümmung, die beim Trocknen der Querplatten vor sich geht und die konkave Seite der Krümmung nimmt die innere, die konvexe Seite die äußere Fläche der Hartschicht ein. Steinbrinck[11]) (pag. 272) hat die Erklärung Zimmermann's so ausgelegt, daß der innere Teil der Hartschicht das aktive schrumpfende, der äußere das passive Widerstand leistende Gewebe ist, und wenn wir diese beiden voneinander trennen, so bleibt die Krümmung aus. Zu diesem Zwecke teilte Steinbrinck die Hartschicht in zwei gleiche Teile, in eine äußere und eine innere[11]) (pag. 274). — Aus diesen Teilen schnitt er die Querplatten aus. Er hat die Halbierung derart vollbracht, daß er die äußere und dann die innere Seite der Hartschicht mit einem scharfen Skalpell abgekratzt hat*).

Die Platten krümmten sich beim Trocknen gerade so wie die dicken Platten Zimmermann's, also nach innen, nur mit dem Unterschied, daß die äußeren stärker, die inneren weniger stark waren[11]) (pag. 274).

Auf Grund derselben führt er nun klarer aus als Zimmermann, daß die Schrumpfung der Fasern der Hartschicht von außen nach innen geradweise sich steigert[11]) (pag. 274).

Die am stärksten zusammenschrupfenden Fasern der Hartschicht sind die innersten Zellagen.

Diese These Steinbrinck's wurde im allgemeinen angenommen. Diese unterwarf niemand einer Kritik, obwohl man aus der Beschreibung seines Versuches den Fehler seiner Folgerungen leicht erkennen kann. Der Fehler liegt darin, daß Steinbrinck bei der Beurteilung des

---

*) Das Skalpell halte ich zur Verdünnung der Hartschicht nicht geeignet, insbesondere in solchen Fällen nicht, wo ich die Dicke der ganzen Hartschicht durch Abkratzen auf $^1/_4$—$^1/_5$ reduzieren mußte. Zu diesem Zwecke eignen sich viel mehr von dünneren Objektträgern abgesprengte Glasstückchen.

hygroskopischen Verhaltens der Querplatten, wenn auch nicht ausdrücklich, so doch auf eine ganz sicher herausfühlbare Weise in Gedanken eine Normalform aufstellt und dann die gesamten Krümmungen auf diese fiktive Form bezieht, welche dem Sinne seines Gedankenganges gemäß nichts anderes als die gerade Linie sein kann, wo man doch leicht einsehen kann, daß diese gerade Linie höchstens nur ein Stadium der Amplitude der Krummungsveränderungen bezeichnen könnte. Nachdem auf seinen Platten die beiden Grenzen der Krümmungsamplituden auf ebendieselbe Seite der angenommenen Normalform fallen, ist nicht einmal die Möglichkeit vorhanden, daß man die erwähnte gerade Linie in die Serie der mit der Krümmung verbundenen Gestaltsveränderungen einreihen könne. Mit anderen Worten: das Normal Steinbrinck's fällt außer die Amplitude der Krümmung und so ist seine These mit den Grundfolgerungen zugleich fehlerhaft.

Die Beurteilung des Maßes der Krümmungen kann nur so zu einer der Wahrheit entsprechenden Folgerung führen, wenn wir in der hygroskopischen Gestaltsänderung der in Frage stehenden Platten vor allem zwei Grenzwerte feststellen. Mit anderen Worten: wir müssen die Amplitude der Krümmung bezeichnen. Den einen Grenzwert gibt das Maß der bei dem vollständigen Austrocknen wahrgenommenen Krümmung, den anderen kann man aber an der Krümmung, welche sich auf die Quellungswirkung im siedenden Wasser einstellt, ablesen.

Die Bezeichnung der beiden Grenzwerte wäre im Versuche Steinbrinck's schon auch darum wünschenswert gewesen, weil dort die Krümungsamplitude der aus der inneren Hälfte der Hartschicht angefertigten Platten sehr gering ist. In den meisten Fällen ist sie beträchtlich größer und die Punkte der beiden Grenzen sind derart voneinander entfernt, daß die Amplitude auch noch das gerade Normal Steinbrinck's in sich einschließt. In solchen Fällen ist es nicht notwendig, daß wir die Grenzwerte der Krümmungen kennen; es ist genügend, wenn wir die Krümmungen auf die Steinbrinck'sche Normalform beziehen und unsere Folgerungen werden auch so noch der Wirklichkeit entsprechen. Die letzteren Fälle sind besonders dazu geeignet, um nachweisen zu können, daß die Erklärung Steinbrinck's auf einem Irrtum beruht.

Im Laufe meiner Untersuchungen habe ich auf das Perikarp folgender Arten Rücksicht genommen:

Lathyrus rotundifolius Willd, L. plathyphyllus Retz, L. silvestris L., L. hirsutus L., L. vernus Bernh. (= Orobus vernus), L. niger Bernh., L. ochroleucus Hook, Vicia sativa L., V. sordida W. et K., V. hirsuta Fisch., V. Cracca L., V.

segetalis Thuil, Caragana arborescens L., Lupinus, Dolichos und einige Phaseolus-Arten.

Jetzt will ich nur das hygroskopische Verhalten der Hartschicht von Vicia segetalis eingehender beschreiben.

Den allerersten Versuch habe ich mit der Hartschicht dieser Pflanze ausgeführt. Aus dieser habe ich nach der Methode Steinbrinck's solche Querplatten geschnitten, welche entweder nur die äußere oder nur die innere Hälfte der Hartschicht enthielten.

Beim Trocknen krümmten sich die aus den äußeren Fasern bestehenden Platten, wie es auch Steinbrinck[11]) (pag. 274) feststellte, stark nach innen. Die anderen Platten, welche aus der inneren Hälfte der Hartschicht gemacht wurden, krümmen sich in entgegengesetzter Richtung zu den vorigen, also nach außen. Auf die konvexe Seite der Krümmung gelangt die innere Seite der Platte, bzw. der Hartschicht (Fig. 18, I, 3). Dieses verschiedene Verhalten der beiden Platten ist wahrscheinlich auch Steinbrinck nicht entgangen. Im weiteren Verlaufe meiner Abhandlung dagegen, wenn ich die gesetzmäßigen Erscheinungen der Krümmungsverhältnisse der Platten behandeln werde, wird es klar, daß der oben erwähnte Gegensatz in jedem Falle, auch in den Versuchen Steinbrinck's nachweisbar ist, nur ist die Krümmungsamplitude nicht immer so groß wie bei Vicia segetalis.

Ähnliche Versuche haben bei zahlreichen Arten der oben erwähnten Gattungen, wie Lathyrus, Orobus, Vicia, Caragana, Lupinus, Phaseolus, Dolichos größtenteils dieselben Resultate ergeben.

Auf Grund meiner zahlreichen Versuche und ihres übereinstimmenden Resultates, die Ansicht Steinbrinck's bei Seite lassend, ist es klar, daß die mit dem Trocknen der Hartschicht verbundene Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern von außen nach innen in einer bestimmten Dicke zunimmt, dann in der Mitte das Maximum erreicht und von neuem abnimmt. Der Sitz der maximalen Schrumpfung ist also nicht in der innersten Zellage der Hartschicht, sondern von hier nach außen zu in irgendeiner der mittleren Reihen.

Vor der weiteren Detaillierung könnte man nebenbei auch noch auf eine Sache bezüglich einige Bemerkungen machen. Namentlich sind zu hygroskopischen Forschungen nur vollständig reife und gut ausgebildete Perikarpe geeignet, weil in den unreifen und in der Entwicklung zurückgebliebenen Perikarpen die Verholzung der Hartschicht nicht vollständig ist. Insbesondere in der Nähe der inneren Seite ist diese Erscheinung häufig, zu deren Erklärung wir wissen

müssen, daß die Verholzung der Hartschichten während dem Verlaufe der Entwicklung des Perikarps in zentripetaler Richtung folgt, was die Bedeutung hat, daß die mizellare Struktur der Zellwand noch nicht endgültig ausgestaltet ist. Alles, was daraus a priori gefolgert werden kann, erhält a posteriori seinen Beweis durch die Versuche.

Um beim Thema zu bleiben, muß ich mich noch eingehend mit der Feststellung der Schrumpfungsskala der Querschrumpfung befassen. So viel kann schon aus den bisherigen Versuchen festgestellt werden, daß diese Skala nicht einfach und ununterbrochen von außen nach innen zu gleichmäßig steigend ist, sondern daß sie nur bis zur Mitte steigt und dann von hier an sich senkt.

Die Steigungs- und Senkungsgrade sind überhaupt nicht gut zu sehen, so daß ich darauf bezüglich aussprechen kann, daß die Spaltung der Hartschicht in zwei gleichmäßige Hälften, in eine äußere und eine innere Hälfte, zur Lösung der Aufgabe noch keine genügende Grundlage bietet. Es ist daher notwendig, die Dicken auch in mehreren Abstufungen herzustellen und zu diesem Zwecke habe ich zwei Reihen von Querplatten zusammengestellt, in welchen Reihen jede Platte an den ihrer Dicke entsprechenden Platz gerät. Auf den ersten Platz der beiden Reihen habe ich die Platten mit vollständiger Dicke gestellt; dann folgen die Dickenabstufungen entsprechend den anderen Gliedern der Reihe (Fig. 18). Die I. Reihe stellt die von außen nach innen zu, die II. Reihe die von innen nach außen zu vor sich gehende sukzessive Verdünung dar. Die relative Dicke der Platten drücken die unter die einzelnen Glieder gesetzten Bruchzahlen aus. — In der I. Reihe beträgt das 2. Glied ungefähr $^2/_3$ der vollständigen Dicke der Hartschicht, das 3. Glied $^1/_2$, das 4. Glied jedoch $^1/_3$. Das 2. Glied der II. Reihe beträgt $^4/_5$ der vollständigen Hartschicht, das 3. Glied $^2/_3$ und das 4. Glied $^1/_4$.

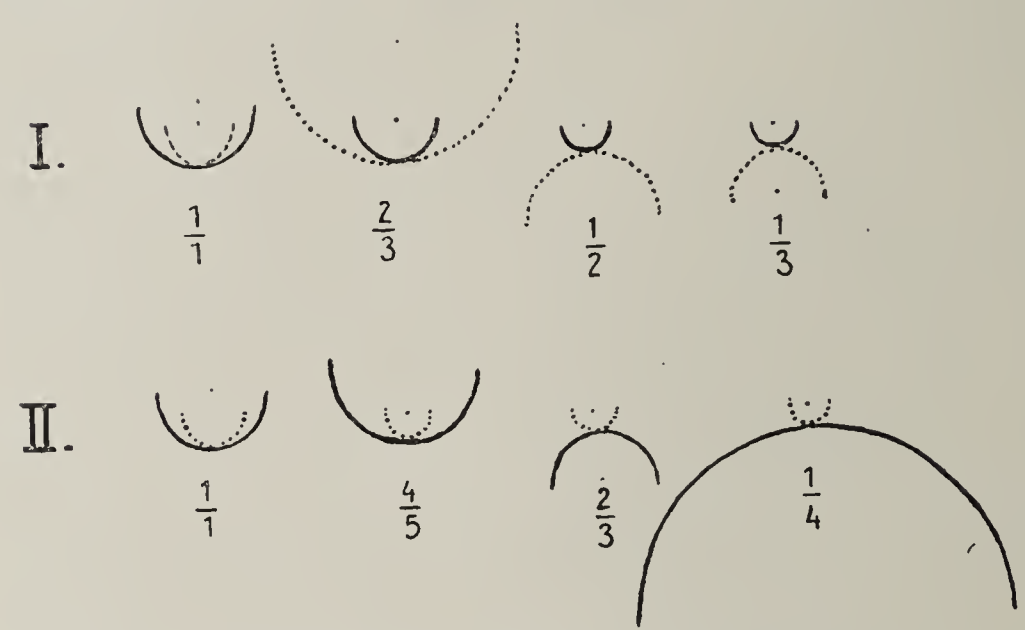

Fig. 18. Die Krümmungsamplituden der Querplatten von der Hartschicht. Die Bruchzahlen drücken die relative Dicke aus. Die Schrumpfungskrümmungen sind mit punktierten Halbkreisen, die Quellungskrümmungen mit Linienhalbkreisen bezeichnet.

Die Schrumpfungs- und Quellungsskala kann auf Grundlage der Kenntnis der Krümmungsamplitude bestimmt werden. Bei der Bestimmung der Amplitude ist die erste Aufgabe die Abzeichnung der Krümmung der im siedenden Wasser befeuchteten Platte. Das darauffolgende Trocknen löst in der Krümmung der Platte eine Abkrümmung in entgegengesetzter Richtung aus. Die auf dem Höhepunkte des Trocknens erscheinende Gestalt ist ebenfalls genau abzuzeichnen. Wenn die so erhaltenen Amplituden nicht genügend groß sind, um daraus eine klare Folgerung über die Natur der Skala zu schließen, so müssen wir die Quellung in Kalilauge steigern, wodurch die im Wasser bemerkbare Formänderung in gesteigertem Maße zum Ausdruck kommt.

Auf der Fig. 18 habe ich in bezug auf die gesamten Glieder der früher beschriebenen zwei Reihen die Grenzwerte der Schrumpfungs- wie auch der Quellungskrümmungen abgezeichnet. Die Krümmungen habe ich mit entsprechende Radien besitzenden Halbkreisen bezeichnet, um den Krümmungsradius leicht abmessen zu können, weil es uns nur auf Grundlage dieser Kenntnis möglich ist, die relative Stärke der Krümmungen zu bestimmen.

Auf Grundlage der Kenntnis des Krümmungsradius kann man die relative Stärke der Krümmungen mit der folgenden Formel: $K = \frac{1}{R}$ leicht ausrechnen.

In der Formel bedeutet „K“ die Krümmungsstärke, „R“ aber den Krümmungsradius.

Wenn wir aber die Sache nicht ganz genau nehmen, so entspricht es unserem Zwecke vollständig, wenn wir mit Übergehung dieser mathematischen Formel nur von der Vergleichung der Zeichnungen ausgehen, weil die im folgenden zu erörternden Gesetzmäßigkeiten auch von den Zeichnungen der Krümmungen abzulesen sind.

Welche sind nun diese Gesetzmäßigkeiten?

In der I. Plattenreihe (Fig. 18) nimmt die Platte mit vollständiger Dicke unter der Wirkung des siedenden Wassers eine mäßig gekrümmte Gestalt an, an welcher die konkave Seite der inneren Fläche der Hartschicht entspricht. Die infolge des Trocknens eintretende Gestaltsveränderung kommt in einer weiteren Krümmung nach innen zu zum Ausdruck oder mit anderen Worten, beim Trocknen wird der Krümmungsradius kleiner, was mit der Verstärkung der Krümmung übereinstimmend ist. Das 2. Glied, welches ungefähr nur $^2/_3$ Dicke besitzt, krümmt sich im durchfeuchteten Zustande mehr wie das obige. Der Hauptunterschied zeigt sich aber darin, daß unter der Wirkung des Trocknens

der Krümmungsradius größer wird. Dieser letztere Umstand ist mit der Schwächung der Krümmung äquivalent.

In der Krümmung der beiden Platten zeigt sich auch bis jetzt jener Gegensatz sehr gut, welcher auf die weitere Verdünnung noch schärfer wird.

Die Platten Nr. 3 und 4 werden sich im Wasser noch mehr als die vorerwähnten nach innen krümmen und im Zusammenhange mit dieser Eigenheit ist während des durch das Trocknen verursachten Krümmens eine ebenfalls sukzessive Vergrößerung des Krümmungsradius sichtbar, welche Vergrößerung derart anwachsen kann, daß die Platte endlich doch ganz gerade wird, schließlich sogar noch infolge seiner weiteren Krümmung auf die entgegengesetzte Seite übergeht.

In der II. Plattenreihe (Fig. 18 II) ist das 1. Glied mit dem 1. Gliede der I. Reihe identisch und auch deren Krümmungen sind identisch, jedoch zeigt sich schon vom 2. Gliede angefangen ein scharfer Gegensatz. Während nämlich die vorigen im Verlaufe des Trocknens ihre Krümmungen mit einer nach auswärts zu strebenden Bewegung verändert haben, nähern sich die letzteren beim Trocknen mit einer nach einwärts zu gerichteten Bewegung der anderen Grenze der Krümmungsamplitude.

Auf Grundlage der Vergleichung der Glieder der beiden Reihen kann noch folgendes festgestellt werden:

Die Krümmungsgrenzen der Platten von verschiedener Art und Dicke fallen nie zusammen; jede Platte besitzt ihren eigenen Bewegungsplatz, welchen die Verteilung der Quellungsfähigkeit der darin befindlichen Fasern bestimmt. Schon dieser Umstand ist ein genügender Beweis dafür, daß die Querschrumpfungsfähigkeit nach innen zu nicht gleichmäßig anwachsen kann, sondern auf irgendeine andere Weise verteilt ist.

Nach Vergleichung des Gesagten mit den auf dem darauf bezüglichen Bilde (Fig. 18) sichtbaren Kurven, kann man zwei Regeln aufstellen:

1. Das Streben nach Krümmung weist im äußeren und inneren Teile der Hartschicht eine entgegengesetzte Richtung auf.

2. Die Amplituden der Krümmungsveränderungen der äußeren Hälfte sind immer größer als die Amplituden der inneren (vgl. Fig. 18 I. *2* und II. *3*).

Die Verschiedenheit der Amplituden drückt die Differenz der Querquellungs- bzw. Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern aus.

Daher ist der Sinn der zweiten Regel folgender:

Die Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern schreitet vom äußeren Teil der Hartschicht durch eine plötzliche Hebung bis zum mittleren Teile, wo sie dann das Maximum erreicht und dann weiter nach innen fortschreitend abzunehmen beginnt. Das Abnehmen geschieht indessen nicht so rasch wie die Steigung, wodurch die Querquellungs- bzw. die Querschrumpfungsfähigkeit der innersten Fasern der Hartschicht nicht die größte, wie Zimmermann und Steinbrinck behaupteten, aber in jedem Falle größer ist als die der äußersten.

Die erste Regel darf man nie außer acht lassen, denn der Ort der maximalen Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit ist nur auf derselben festzustellen. Der Mangel der Versuche Steinbrinck's bzw. die aus diesen Versuchen gemachten fehlerhaften Folgerungen sind nur auf die Außerachtlassung dieser Regel zurückzuführen. Es wird daher nicht überflüssig sein, wenn ich im folgenden den Sinn der ersten Regel ein wenig deute.

Aus den Figuren der Krümmungen ist es ersichtlich, daß die Krümmung der aus dem äußeren $^2/_3$ dicken Teile der Hartschicht stammenden Platten (Fig. 18 II. *3*), die infolge Trocknens nach innen gerichtet ist, im Verlaufe der Quellung eine nach außen gerichtete Krümmung erleidet. Diese kann sich soweit steigern, daß die Platte nach der stufenweisen Geradestreckung ein nach der entgegengesetzten Richtung sich krümmende Gestalt annimmt.

Im Gegensatz hierzu vollziehen die den inneren Teil der Hartschicht enthaltenden Platten (Fig. 18 I. *2*, *3*, *4*) im Verlaufe der Quellung eine nach der ursprünglichen inneren Seite zu gerichtete Krümmung ohne Rücksicht darauf, ob die den Ausgangspunkt bildende Krümmung nach außen oder nach innen gerichtet war; diese letztere Eigentümlichkeit hängt nur davon ab, wie groß der Unterschied der Quellungsfähigkeit zwischen der äußeren und inneren Seite der Platte ist. Wenn dieser Unterschied groß ist, wie z. B. bei Vicia segetalis, so ist auch die Krümmungsamplitude groß und die beim Trocknen eintretende Krümmung wird nach außen, bei der Quellung dagegen sich nach innen neigen. — Wenn dagegen der Quellungsunterschied klein ist, wie bei Steinbrinck's Lathyrus odoratus, und auf Grund meiner Beobachtungen bei mehreren Lathyrus- und Caragana-Arten, so sind auch die Krümmungsamplituden sehr klein, und auch die Richtung der Krümmungen neigt sich derselben Seite zu. Während des Trocknens werden die Krümmungen nur ein wenig leichter. Übrigens kann man einen

analogen Fall auch in der Krümmungsreihe der Vicia segetalis sehen, wenn wir die Hartschicht an der Außenseite auf $^2/_3$ verdünnen (Fig. 18 I. *2*).

Die Krümmungen der vollständigen dicken Platten ergeben sich aus den Krümmungen der inneren und äußeren Hälfte. Infolge der entgegengesetzten Wirkung der beiden Hälften ist es klar, daß die eine die Wirkung der anderen schwächen wird, wodurch die Größe der resultanten Amplituden zwischen dem Wert der beiden komponenten Amplituden liegt. Und weil unter den letzteren im allgemeinen überall die Amplituden der äußeren Hälfte die größeren sind, so ist es verständlich, daß auch die Krümmungen der ganz dicken Platten in jedem Falle derjenigen des äußeren Teiles ähnlich sind und in gleicher Richtung mit ihnen vor sich gehen. Der Unterschied besteht nur in der Stärke der Krümmungen.

Wenn wir die Wirkung der einen oder anderen Komponente dadurch abschwächen, daß wir an der äußeren oder inneren Seite der vollständig dicken Platten auch immer ein wenig abschaben, so wird eine Änderung in der Krümmung eintreten, welche eine Abschwächung der Wirkung der verdünnten Seite bewirkt.

Durch diese einseitige Verdünnung können wir schließlich einen solchen Zustand erreichen, in welchem die Krümmungsamplitude das Maximum erreicht, ein sicheres Zeichen dafür, daß die Wirkung der entgegengesetzten Seite vollständig eliminiert ist.

Aus all diesen Erfahrungen folgt nun, daß die in der Hartschicht stattfindende Querkrümmung eine in zwei entgegengesetzten Richtungen wirkende Spannung auslöst. Die Krümmung neutralisiert indessen die Spannung nicht, sondern bringt sie nur ins Gleichgewicht, denn sowie durch irgendeine Einwirkung dies Gleichgewicht gestört wird, tritt auch in der Art und Weise der Krümmung eine Änderung ein.

Ich muß nun nur noch die Rolle, die Steinbrinck's Theorie in der Literatur spielte, erwähnen.

Dies scheint auf den ersten Blick überflüssig; ein Rückblick ist jedoch in verschiedener Beziehung wichtig, denn er berührt solche Fragen, welche auf Steinbrinck's Theorie aufgebaut sind.

Als Zimmermann den gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen der Quellungsfähigkeit der Zellwand und den optischen Erscheinungen erkannte, wählte er zu seinen Studien solche Objekte, deren hygroskopische Eigenschaften schon nach jeder Richtung hin bekannt waren[12]) (pag. 535), deren Kenntnisse demnach unzweifelhaft richtig waren. Unter seine Objekte nahm er auch die Hülsenfrüchte (Caragana,

Lotus corniculatus) auf, deren Quellungsmechanismus er schon früher selbst studiert hatte[10]) (pag. 567), welchen indessen Steinbrinck teilweise im Gegensatz zu Zimmermann endgültig feststellte.

Die Daten der optischen Untersuchungen erklärt er vollständig auf Grund der Theorie Steinbrinck's.

Es ist nicht notwendig, mich in die Details dieser optischen Eigentümlichkeiten einzulassen, sondern ich will nur bemerken, daß diese bahnbrechenden Arbeiten Zimmermann's wenigstens in bezug auf die Hülsenklappen einer Revision bedürfen, denn er ist von unrichtigen Grundsätzen ausgegangen.

In neuerer Zeit hat sich Steinbrinck[21]) mit solchen Untersuchungen beim Studium des hygroskopischen Verhaltens der Jerichorose befaßt. In jedem einzelnen Falle bemüht er sich, den Zusammenhang zwischen der Richtung der Porenlage und den verschiedenen Interferenzfarben nachzuweisen. In dem Beweise kommt auch bei ihm[21]) (pag. 483) die bei den Hülsen der Papilionaceen beobachtete stufenweise Querschrumpfung vor und damit zusammenhängend auch die stufenweise Änderung der Porenlage; die schon längst festgestellt worden sind[11]) (pag. 274).

Auf diese Erfahrungen gestützt, glaubt er auch die Übergangsstufen zwischen den Additions- und Subtraktionsfarben, die unter dem Polarisationsmikroskop erscheinen, feststellen zu können, was er dann auch bei Carlina acaulis anwenden will.

Vorläufig habe ich an den erwähnten Objekten keine eingehenderen optischen Untersuchungen vollzogen, aber ich bin vollkommen überzeugt, daß die alte falsche Grundtheorie nicht nur dazu beigetragen hat, das optische Verhalten der Hülsenfrüchte zu mißdeuten, sondern auch wahrscheinlich dies Entstehen weitergreifender Ansichten gefördert hat, und ich glaube, daß es der Mühe wert sein würde, mit der Revision dieser optischen Versuche, auf dem neuen Grundprinzip basierend, sich zu befassen.

Nicht von so großer Bedeutung, aber ebenfalls beachtenswert ist die Rolle des Prinzips, der nach innen stufenweise zunehmenden Quellungsfähigkeit der Hartschicht, das wir in einer anderen Arbeit Steinbrinck's[14]) (pag. 402) finden. Hier widerlegt er die Behauptung Leclerc du Sablon's[13]) (pag. 97), daß die Dicke der Zellwand in geradem Verhältnis zur Schrumpfungsfähigkeit steht. Zur Widerlegung dieser Behauptung führt er die Hartschicht der Hülse von Lathyrus odoratus an, bei welcher er in der eben erwähnten Arbeit[11]) (pag. 272) nachgewiesen hat, daß die Fasern nach innen zu stufenweise dünner

werden und damit im Zusammenhang auch die Querschrumpfungsfähigkeit nach innen zu stufenweise wächst.

Der erste Teil der Widerlegung, welcher die auf die Dicke bezüglichen Beobachtungen enthält, entspricht der Wirklichkeit, aber der letztere Teil, wie ich schon oben nachgewiesen habe, ist nicht richtig; so daß es ihm also nicht vollständig gelungen ist, das Gegenteil der Behauptung Leclerc du Sablon's zu beweisen.

b) Der Sitz der maximalen Längsschrumpfungs- und Längsquellungsfähigkeit der Fasern in der Hartschicht.

Die Verteilung der in Längsrichtung wirkenden Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit der Fasern ist ebenso wie die der querliegenden, nicht gleichmäßig. Als Sitz des Maximums bezeichnet Steinbrinck[18])

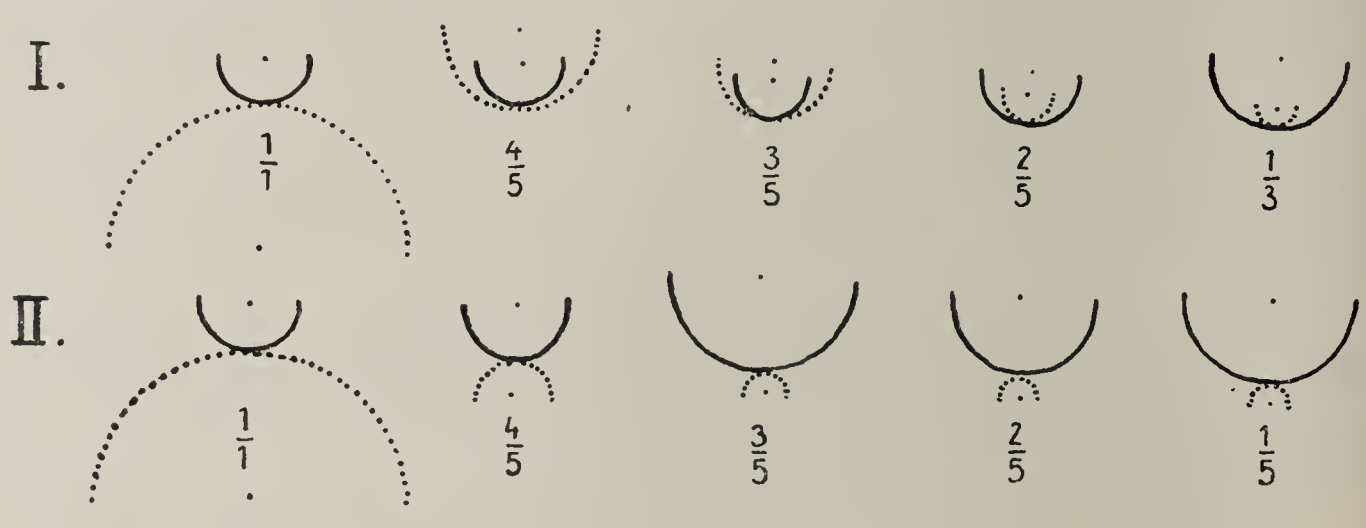

Fig. 19. Die Krümmungsamplituden der Längsplatten von der Hartschicht. Die Bruchzahlen drücken die relative Dicke aus. Die Schrumpfungskrümmungen sind mit punktierten Halbkreisen, die Quellungskrümmungen mit Linienhalbkreisen bezeichnet.

(pag. 389) die an der Außenseite der Hartschicht befindlichen Fasern. Nach einwärts zu wird diese Fähigkeit sukzessive immer geringer.

Zu deren Studium dienen mit den Fasern parallel ausgeschnittene Platten, die sogenannten Längsplatten, welche wir geradeso wie die Querplatten von jeder Seite besonders und in verschiedenen Massen verdünnen.

Die Fig. 19 stellt die Krümmungen der beiden Reihen der auf diese Weise angefertigten Platten dar. Das 1. Glied aller beiden Reihen drückt die Krümmungen der Platte von totaler Dicke aus. Danach folgen die an ihrer Außenseite verdünnten Platten der I. Reihe, in der II. Reihe aber jene, welche an ihrer Innenseite verdünnt wurden. Unter jedem Gliede aller beider Reihen drückt je eine Bruchzahl die relative Dicke aus.

In bezug auf die für den folgenden Abschnitt vorbehaltene Begründung kann ich schon hier erwähnen, daß die beiden Reihen der die Grundlage dieses Studiums bildenden Längsplatten aus den Klappen ein und derselben Seite des Perikarps angefertigt werden müssen, weil, wie ich das im folgenden Abschnitte erörtern werde, sich zwischen den zwei Seiten wesentliche Verschiedenheiten zeigen. So wurden die gesamten Glieder der auf der Fig. 19 dargestellten beiden Reihen aus der Hartschicht der rechtsseitigen Klappen angefertigt.

Die sich auf die Krümmungen beziehenden allgemeinen Bemerkungen habe ich schon bei der Erörterung der Querplatten eingehend ausgesprochen und halte daher deren neuerliche Wiederholung als überflüssig. So übergehe ich auch die detaillierte Beschreibung der Krümmungen, weil wir uns auf der Fig. 19 leicht orientieren können. Es bleibt daher nichts anderes übrig, als daß ich von den Resultaten allein Rechenschaft ablege.

Aus dem im Verlaufe des Trocknens und der Befeuchtung auftretenden Krümmungen kann man klar ersehen, daß die Verteilung der Längsquellungs- bzw. der Längsschrumpfungsfähigkeit keine gleichmäßige ist. Die Platte von totaler Dicke krümmt sich bei der Befeuchtung im Wasser sanft nach innen zu, welche Krümmung im Verlaufe des Trocknens stetig schwächer wird und schließlich durch die gerade auf die entgegengesetzte Seite übergeht. Damit die anderen Fälle vergleichend, werden wir ersehen, daß die Krümmungsamplituden der I. Reihe kleiner, die der II. Reihe größer sind und in allen beiden Reihen überhaupt kleiner als die Krümmungsamplituden der Querplatten sind.

Aus der Vergleichung der letzteren folgt, daß die Differenz zwischen dem maximalen und minimalen Werte der Längsquellungs- bzw. Längschrumpfungsfähigkeit kleiner ist, als welche wir in der Querrichtung gefunden haben.

Auch die Art der Verteilung ist abweichend. Das Minimum gelangt in die Mittelgegend der Hartschicht; das Maximum plaziert sich an der Außenseite der Hartschicht, d. h. der Sitz der maximalen Querschrumpfung fällt zugleich, wenn auch nicht ganz genau, jedoch mit dem Sitz der minimalen Längsschrumpfung zusammen. Die minimale Querschrumpfung gelangt ebenfalls mit der maximalen Längsschrumpfung auf denselben Platz.

Die Skala der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit zeigt daher der Längsrichtung der Fasern gemäß die folgende Form:

Vom an der Außenseite befindlichen Maximum einwärts bis zum Minimum in der Mittelgegend ist ein starker Fall wahrzunehmen. Vom Minimum einwärts zeigt sich eine schwache Steigung.

Das Vorhandensein des Minimums in der Mittelgegend offenbart sich nicht in einer solchen überzeugenden Weise, wie das in der Querrichtung auftretende Maximum; erstens, weil die Platten der innerseitigen Fasern verhältnismäßig sehr geringe Krümmungsamplituden besitzen (Fig. 19 I. *4*, *5*) und zweitens, weil die Krümmungen der aus den linksseitigen Klappen angefertigten Platten sich von diesen unterscheidend, zu einer widersprechenden Voraussetzung führen. In der I. Reihe der rechtsseitigen Platten nehmen das 4. und 5. Glied im befeuchteten Zustande eine sanft nach einwärts zu ziehende Krümmung an (Fig. 19 I. *4*, *5*), welche Krümmung infolge des Trocknens größer wird (Fig. 19 I. *4*, *5*), d. h. ein deutliches Anzeichen weist darauf hin, daß sich das eben erwähnte Minimum in die Mittelgegend hinzieht. An der linken Seite verhält sich die Sache aber nicht so. Dort ist die Befeuchtungskrümmung stärker wie die Trockenkrümmung. Nur die im folgenden Abschnitte zu erörternden Krümmungsverschiebungen bieten erst eine genügende Aufklärung von dem widersprechenden Verhalten der linken Seite.

Die bei den Querkrümmungen festgestellten hygroskopischen Regeln sind auch hier gültig.

1. In den äußeren und inneren Partien der Hartschicht weist die Krümmungsbestrebung eine entgegengesetzte Richtung auf.

2. Die Amplituden der Krümmungsänderungen des äußeren Teiles sind immer größer als die des inneren.

Die Krümmungen der Platten von totaler Dicke setzen sich auch hier aus den Krümmungen der äußeren und inneren Hälfte zusammen. Die Wirkung des einen wird die der anderen schwächen und so gilt auch hier die Regel, daß die resultierenden Krümmungen den stärkeren Komponenten entsprechend, d. h. den Krümmungen des äußeren Teiles entsprechend, vor sich gehen. Und schließlich können wir auch auf die Längskrümmungen anwenden, was wir für die Querkrümmungen schon genügend hervorgehoben haben, daß die Krümmung eine nach zwei Richtungen wirkende Spannung auslöst. Die Krümmung neutralisiert indessen die Spannung nicht, sondern bringt sie nur ins Gleichgewicht. Die Störung derselben bewirkt eine Veränderung der Krümmung.

c) Die Torsion.

Die Beschreibung der Eindrehung der Klappen kann man in den Arbeiten zahlreicher Autoren finden, am besten und in der bestimmtesten Form bei Eicholtz[17]) (pag. 555) und Steinbrinck[18]) (pag. 389), nach denen diese Krümmung nichts anderes ist als eine „reine Querkrümmung". Die Torsion selbst nur scheinbar.

Die Querkrümmung ist auf die Richtung der Fasern bezogen; die Achse ist eine mit den Fasern parallel gedachte Linie.

Wenn wir die vollständig tordierten Klappen beobachten, so werden wir die genannte Charakteristik als richtig erkennen, denn dort ist die Krümmungsachse beinahe parallel mit den Fasern.

Wenn wir indessen nicht nur die Endstadien der Torsion beobachten, sondern auch deren ganzen Verlauf, so müssen wir die obige Charakteristik als verfehlt bezeichnen. Eine gute können wir nur so geben, wenn wir den ganzen Vorgang von Anfang bis zu Ende beschreiben.

Die Klappen besitzen, wie ich schon im entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt erwähnt habe, infolge des Wachstums der Samen schon vor dem Aufspringen der Frucht kleinere oder größere Krümmung, deren Achse mit der Längsachse der Hülse zusammenfällt. Bei einer solchen Gestalt der Klappen ist eine Krümmung, die um eine mit den Fasern parallel fixierte Achse stattfindet, unmöglich, denn die Klappen müßten sich sodann auf einmal zu einer flachen Platte ausbreiten. Dies tritt jedoch nicht ein. Die Eindrehung muß also so stattfinden, daß sie den Widerstand nicht auf einmal, sondern stufenweise, und dadurch leichter überwinden kann. So sehen wir dies bei der künstlichen Torsion der feuchten Klappen, aber gerade derselbe Vorgang spielt sich auch bei der natürlichen Torsion ab, wo man die stufenweise Gradstreckung der Fasern beobachten kann. Dies letztere hat seinen Grund darin, daß ihre Richtung während des Torsionsprozesses einen stufenweise immer kleineren Winkel mit der Krümmungsachse bildet, welcher indessen nie 0^0 erreicht.

Der Verlauf der Torsion ist auch in der isolierten Hartschicht derselbe.

Schon nach dieser flüchtigen Charakteristik der Torsion können wir behaupten, daß die Torsion der Klappen nicht eine „reine Querkrümmung" ist, also nicht nur eine scheinbare, sondern wirkliche Torsion.

Die isolierte Hartschicht selbst vollbringt während der Torsion dieselben Bewegungen wie die vollständige Klappe, so daß wir deshalb die Torsion an der Hartschicht studieren müssen.

In der Torsion der Hartschicht vollführen die Fasern in den früheren Abschnitten beschriebene krümmende Bewegungen; und hier dominiert die Querkrümmung. Die Längskrümmung ist viel schwächer, denn die durch die Querkrümmung entstandene Spannung wirkt auf sie hemmend ein. Aber andererseits wird auch die Querkrümmung nicht vollständig, denn während das Bestreben der Längskrümmung überwunden wird, hat diese ihre Aktivität noch nicht eingebüßt und wirkt infolgedessen als eine ständige, das Gegengewicht haltende Kraft. Die Krümmungen können daher nicht bis zu dem Stadium gelangen, welches wir auf den Platten beobachtet haben (Fig. 18 u. 19).

Eben dasselbe sehen wir auch in den Krümmungsverschiebungen, welche den Charakter der Torsion ausmachen. Unter Krümmungsverschiebungen müssen wir jene Eigenheit verstehen, laut welcher die gesamten Krümmungen nicht in einer konstanten Ebene, sondern in einer sich fortwährend verändernden Ebene vor sich gehen. Die weiter unten folgenden Forschungen überzeugen uns davon, daß die Krümmungsverschiebungen in den Platten bedeutend besser zum Ausdruck gelangen als in der Gesamthartschicht oder in der vollständigen Klappe, d. h. die Gesamtwirkung zwingt auch die Krümmungsverschiebungen in engere Grenzen.

Die Feststellung der Krümmungsverschiebungen bei den Platten steht im Wiederspruch mit den Untersuchungen Zimmermann's [10]) (pag. 567) und Steinbrinck's [6]) (pag. 16 u. 17) [18]) (pag. 389), die sich mit dieser Frage besonders befaßten. Aber weil sie diese Tatsache mit ihrem schon erwähnten Grundprinzip nicht in Einklang hätten bringen können, erwähnten sie bei der Beschreibung ihrer Versuche immer nur die in einer konstanten Ebene stattfindenden Krümmungen. Die Wirklichkeit steht mit den Beobachtungen dieser beiden Forscher im Widerspruch.

Die bei der Torsion der vollständigen Hartschicht erwähnten Krümmungsverschiebungen können nicht durch die hemmenden Wirkungen, die auf dem gemeinsamen Mechanismus der Fasern beruhen, bewirkt werden, denn gerade dieselben Verschiebungen kommen in noch größerem Maße auch auf den verschiedenen plattenförmigen Teilen der Hartschicht zustande, einzig aus dem Grunde, weil auf diesen die zweierlei (Längs- und Quer-)krümmungen, da ja die Breite der Platte nicht mehr in Betracht kommt, voneinander getrennt, ohne jede Gegenwirkung zum Ausdruck gelangen.

Einen Vergleich der Krümmungsverschiebungen der Platten können wir nur bei solchen anstellen, welche aus der Hartschicht der Klappe

von ein und derselben Seite hergestellt worden sind. Zu ihrem Studium diene Lathyrus plathyphyllus, dessen lange und breite Klappen sehr geeignet sind, um lange Platten genau herauszuschneiden. Die größtmögliche Vergrößerung der Länge der Platten ist beim Beobachten der Krümmungsverschiebungen wichtig, denn bei einer größeren Länge treten auch die Torsionserscheinungen in verstärktem Maße hervor. Auch wenn man den Rand der Klappen entfernt, so bleiben die Platten demnach noch 1 cm lang.

Der Winkel der Krümmungsverschiebung ergibt sich aus der Bestimmung der Krümmungsachse des feuchten und trockenen Zustandes. Die Lage der Achse können wir durch das Projizieren der stärksten Krümmungsebene bestimmen, dann zeichnen wir diese in das Schema der Klappen ein, in welchem nur die Rücken und Bauchnahtlinie, ferner die Richtung der Fasern bezeichnet ist. Das Schema stellt die Klappen derartig dar, daß ihre innere konkave Seite nach aufwärts und die äußere konvexe Seite nach abwärts gerichtet ist (Fig. 21).

Fig. 20. Lathyrus plathyphyllus Retz. Torsion der Hülsenklappen. Rechts die Klappe von der rechten Seite und links die der linken Seite.

Vor allen Dingen betrachten wir die Krümmungen der vollständig dicken Platten. Die verschiedenen Stufen der Krümmungen habe ich schon im früheren speziellen Teile eingehend behandelt, nur die Verschiebungen habe ich nicht in Betracht gezogen.

Die Längsplatten sind in mit Wasser durchfeuchtetem Zustande beinahe von gleicher Gestalt, wie bei dem noch nicht aufgesprungenen Perikarp; ein Unterschied besteht nur darin, daß die Krümmungsachse mit der Längsachse der Klappen nicht paralell ist, sondern sich nach vorwärts beugt gegen die Rückennahtlinie. Beim Trocknen bewegt sich die Krümmungsachse auf der rechten Seite übereinstimmend, auf der linken Seite entgegengesetzt mit dem Zeiger der Uhr, welcher Umstand auf der rechten Seite der sich rechtsdrehenden, auf der linken Seite der sich linksdrehenden Torsion entspricht. Die Lage der Krümmungsachsen auf der rechten und linken Seite und ihre Verschiebungen sind symmetrisch; daß das wirklich so ist, davon können wir leicht überzeugt sein durch die die Torsion der Klappen abbildende Fig. 20, auf welcher klar ersichtlich ist, daß die Klappe von der rechten Seite sich nach rechts und die der linken Seite sich nach links dreht.

In der Klappe kann man den folgenden Grad dieser Verschiebungen beobachten.

Die Krümmungsachse ist vor dem Aufspringen mit der Längsachse der Hülse parallel. Im Verlaufe der Torsion bildet sie mit der Richtung der Fasern einen stufenweise immer kleiner werdenden Winkel und schließlich bleibt sie ungefähr auf der Stufe stehen, wie man das auf den Querplatten beobachten kann. Infolge des Stillstandes stockt die Längskrümmung und so hat auch die weitere Verschiebung keine Fortsetzung.

Aus diesen kurz skizzierten Vorgängen ist es ersichtlich, daß die Krümmung der Platten nicht in einer bleibenden Ebene, sondern in einer fortwährend sich ändernden Ebene vor sich geht. Auf Grund dessen können wir also eigentlich nicht einmal von einer reinen Querkrümmung oder Längskrümmung reden, höchstens nur in einem solchen Sinne, daß die Krümmungsverschiebungen in der Nähe der Quer-

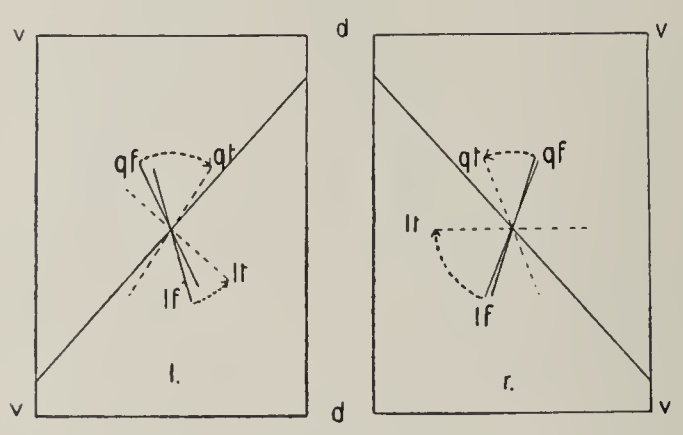

Fig. 21. Die Krümmungsverschiebungen der krümmenden Hartschichtplatten. *l* ein Stück der linksseitigen, *r* der rechtsseitigen Klappe; *v—v* die Bauchnahtränder, *d—d* die Rückennahtränder der Klappen; *lf* die Lage der Krümmungsachse bei der feuchten Krümmung der Längsplatten, *qf* die der Querplatten; *lt* die Lage der Krümmungsachse bei der Trockenkrümmung der Längsplatten, *qt* die der Querplatten. Die längste schräge Linie zwischen den Klappenrändern bezeichnet die Richtung der Fasern.

bzw. Längsrichtung vor sich gehen. Mitunter ist die Abweichung der Krümmungsebene von den genannten Richtungen so groß, daß es richtiger ist, wenn wir von Krümmungen, welche auf Längs- und Querplatten erscheinen, sprechen, als wenn wir Quer- und Längskrümmungen erwähnen. Um so mehr behauptet sich dies dann, wenn wir auf der Fig. 21 beobachten, daß die Krümmungsebenen der beiden Platten weder bei der Befeuchtung noch beim Trocknen aufeinander vertikal stehen, aber noch besser können wir dies bei der Erörterung der Krümmungsverschiebungen von verdünnten Platten sehen.

Darnach können wir es wirklich sicher wissen, ob die die Krümmungen verurssachenden Quellungsdifferenzen eine genaue Quer- oder Längsrichtung besitzen oder ob sich vielleicht auch deren Ebene in dem Sinne verändert, wie sich die Krümmungsebenen verändern.

Die Antwort können wir auf diese Frage nur dann geben, wenn es entschieden wird, ob das Torsionsstreben in den Fasern selbst vorhanden ist oder ob diese ganze Erscheinung ihre Ursache in der schon erörterten Verteilung der in den Faserwänden befindlichen Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit besitzt. Aus diesem Grunde müssen wir nachforschen, ob die Fasern ein aktives Torsionsstreben besitzen.

Die Torsion könnten wir auch ohne diese Annahme erklären, weil die Verteilung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit der Fasern den Anforderungen der Torsion entspricht. Die Abweichung zeigt sich nur darin, daß, während sich in tordierenden zylindrischen Körpern das Maximum der Schrumpfungsfähigkeit um die Mittelachse in der Mitte plaziert und dieses von allen Seiten weniger zusammenschrumpfende Partien umgeben [Zimmermann[10])], in der Hartschicht der Hülse hingegen dieses Maximum eine ganze breite Fläche einnimmt, auf deren beiden Seiten das Minimum lagert, welches an der Innenseite nicht so klein als an der Außenseite ist. Dieser Unterschied ist jedoch nicht so tiefgehend, daß er eine Möglichkeit der Torsion nicht erlauben würde.

Es versteht sich von selbst, daß die Torsion derartiger Körper, wie es auch die der Hartschichten sind, sich von der allgemein als Torsion angenommenen Bewegung unterscheiden, weil hier den Hauptcharakter der Bewegung die starke Krümmung bietet, die die Torsion charakterisierende Eigenschaft aber nur als Krümmungsverschiebung zum Ausdruck bringt.

Aus der Verteilung der Längsschrumpfungsfähigkeit kann man aber die Torsion schon nicht mehr so leicht ableiten, weil das Maximum nicht in die Mitte, sondern auf die Außenseiten fällt; in der Mitte sitzt das Minimum. Auf dieser Grundlage könnte infolge des Trocknens nur eine negative Torsion zustande kommmen. Die positive Torsion würde die Quellung im Wasser auslösen. Damit im Gegensatz ist die Torsion der Querschrumpfungs- und Quellungsfähigkeit beim Trocknen positiv und auf die Befeuchtungswirkung negativ.

Ist es aber notwendig, daß wir den Grund der Gesamttorsion der Hartschicht unbedingt in der Verteilungsweise der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit, welche der Quer- und Längsrichtung der Fasern gemäß ist, suchen? Schließlich könnte sich doch jemand finden, der sagen könnte: ja, auch auf diese Weise kann man die Torsion ableiten, jedoch betrifft diese Torsion nur die Quer- und Längsplatten, nicht

aber die Gesamthartschicht. Wir müssen daher untersuchen, ob mit der Längsachse der Hülse in paralleler Richtung die soeben hervorgehobene, in der Mitte liegende maximale Schrumpfungsfähigkeit zur Geltung gelangt.

Nachdem wir aus der in schon bekannter Weise hergestellten äußeren und inneren Hälfte der Hartschicht parallel mit der Längsachse der Hülse gestreckte schmale rechtwinklige Parallelogramme angefertigt haben, können wir auch diese Frage entscheiden, nur müssen wir darauf achten, daß wir die Krümmungsamplituden und die Richtung ihrer Veränderung im trockenen und befeuchteten Zustande mit Aufmerksamkeit verfolgen.

Von der detaillierten Beschreibung dieser Versuche kann ich vielleicht absehen, weil ich vieles wiederholen müßte, was ich in den vorhergehenden Abschnitten mit großer Ausführlichkeit bekannt gemacht habe. Unserem Zwecke entspricht die Kundgebung der Resultate vollständig.

Alle Plattenkrümmungen sprechen dafür, daß in der Richtung der Längsachse der Hülse jene Verteilungsweise der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit zur Geltung gelangt, welche ich der Faserquerrichtung gemäß festgestellt habe; die andere, d. h. die Wirkung der in der Längsrichtung der Fasern nachgewiesenen Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit fällt nicht auf. Die Krümmungen sind daher derartig, daß beim Trocknen sich die innere Hälfte der Hartschicht nach auswärts und die äußere Hälfte nach einwärts zu krümmen bestrebt. Auf der Befeuchtung bewegen sich beide Hälften in entgegengesetzter Richtung. Ein erwähnenswerter Umstand ist auch noch, daß die Plazierung der Krümmungsachsen in entschiedener Beziehung zu der auf den Querplatten zeigenden Plazierung steht, worüber noch hauptsächlich in der folgenden Erörterung die Rede sein wird.

Auf diese Weise kann man die Gesamttorsion der ganzen Hartschicht als die Folge der Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit auffassen, ohne daß wir auch an das aktive Torsionsstreben der Fasern denken müßten, und so scheint es auf den ersten Blick als nicht wahrscheinlich, daß die in dieser Richtung bewerkstelligten Forschungen zu einem positiven Resultate führen könnten.

Zimmermann[10]) (pag. 567) hat schon lange behauptet, daß die Fasern kein aktives Torsionsbestreben besitzen, aber seine Beobachtungen sind, wie ich oben schon erwähnt habe, erstens nicht genau und zweitens

hat er schon auch auf Grund seiner früheren Versuche, die Torsion betreffend, nur negative Erfolge erreichen können.

Um die Frage endgültig entscheiden zu können, bietet das Verhalten der vollständig dicken Platten eine nicht genügend bestimmte Grundlage, denn wir haben schon gesehen, daß die auf ihnen beobachteten Krümmungsverschiebungen auch aus der Verteilung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit genügend zufriedenstellend erklärt werden können. Es ist daher notwendig, daß wir die Platten auch in ihrem verdünnten Zustand untersuchen. Die Verdünnung vollziehen wir nicht nur an der äußeren, sondern auch an der inneren Seite.

Die nur mit einem $^1/_4$—$^1/_5$ ihrer ganzen Dicke verdünnten Platten zeigen dieselben Krümmungsverschiebungen, wie die ganz dicken Platten. Wenn wir dagegen die Verdünnung so auf der inneren wie auf der

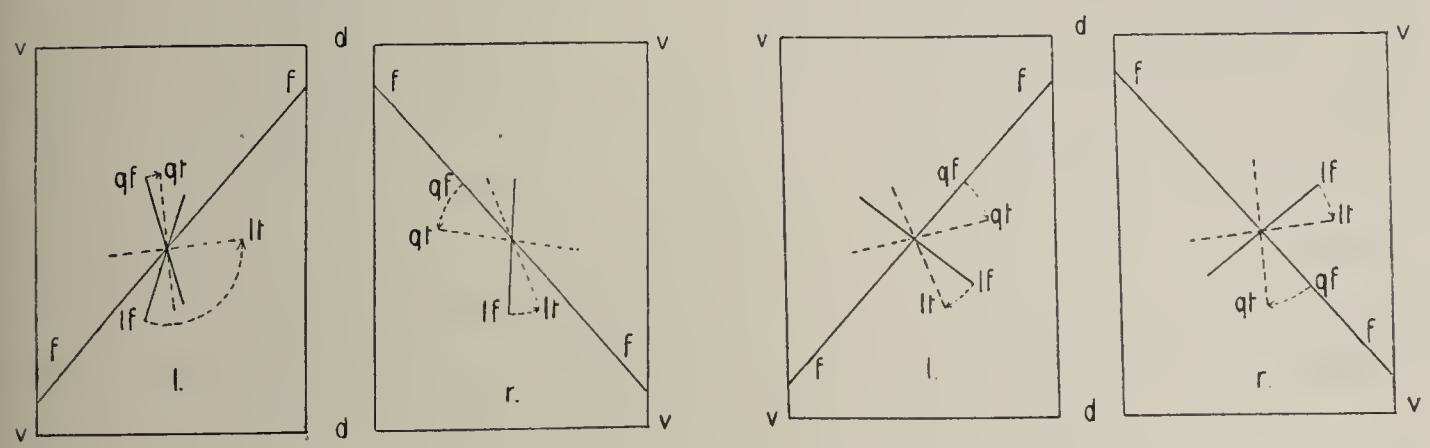

Fig. 22 u. 23. Die Krümmungsverschiebungen der krümmenden Hartschichtplatten. *l* ein Stück der linksseitigen, *r* der rechtsseitigen Klappe; *v—v* die Bauchnahtränder, *d—d* die Rückennahtränder der Klappen; *f—f* die Richtung der Fasern; *lf* die Lage der Krümmungsachse bei der feuchten Krümmung der Längsplatten, *qf* die der Querplatten; *lt* die Lage der Krümmungsachse bei der Trockenkrümmung der Längsplatten, *qt* die der Querplatten.

äußeren Seite weiter fortsetzen, so finden wir wesentlichen Unterschied. Dieser Unterschied ist desto schärfer, umso dünner die Platte ist. Diejenigen Längsplatten, welche aus dem inneren Teile der Hartschicht entnommen sind und der ganzen Dicke nur $^1/_4$—$^1/_3$ Teil aufzeigen, ja sogar weniger auch diejenigen, die $^1/_2$ Dicke haben, erleiden folgende Krümmungsverschiebungen:

Die Verschiebung der Krümmungsachse beim Trocknen geschieht an beiden Seiten in entgegengesetzter Richtung mit dem Uhrzeiger, also die zwei Verschiebungen sind nicht symmetrisch. Mit Worten ist es schwer, genau die Richtung der Krümmungsachsen abzuschreiben, und deshalb verweise ich auf die Fig. 22, wo auch noch das auffallend ist, daß die Verschiebung der Längsplatten von der linken Seite dreimal so groß ist wie die von der rechten Seite.

Hier muß ich ein wenig verweilen, um im Sinne der im vorhergehenden Abschnitte gegebene Berufung in bezug auf die Verteilung der Längsquellungs- und Schrumpfungsfähigkeit ergänzende Erklärungen bieten zu können.

Die Verschiebung der Krümmungsachsen entspricht auf beiden Seiten der sich nach links drehenden Torsion, und in dem die Platte von der rechten Seite schon im befeuchteten Zustande so eine Form hat, wie wenn die nach linksdrehende Torsion gelitten hätte, ist selbstverständlich, daß diese Platte beim Trocknen sich noch weiter, auch noch nach links drehend, ihre Krümmung verstärkt. Ganz anders ist die Sache mit der linksseitigen Platte. Bei dieser hat die Krümmung infolge der Befeuchtung so eine Richtung, welche der Rechtsdrehung entspricht. Beim Trocknen macht die Krümmungsachse infolge der sich linksdrehenden Torsion die vorher erwähnte große Verschiebung; zwischen derselben ist ein Stadium, wo die Krümmungsachse parallel mit der Querrichtung der Fasern ist. Die Stärke der Krümmung ist bis zu diesem Punkt abnehmend, wenn aber beim Trocknen die sich linksdrehende Torsion weitergeht, stärkt sie sich wieder so weit, bis die Krümmungsachse auf der Fig. 22 *lt* bei der bezeichneten Grenze nicht stehen bleibt; endlich wird sie doch kleiner wie die Befeuchtungskrümmung, d. h. dieser Umstand möchte das beweisen, daß die minimale Längsschrumpfungsfähigkeit der Fasern in der linksseitigen Klappe bei den innersten Zellreihen ist, während sie sich auf der rechten Seite in die mittleren Zellagen der Hartschicht stellt.

Meiner Ansicht nach ist diese Abweichung nur eine scheinbare und dem Umstande zuzuschreiben, daß die Torsion der Platte nicht jene Symmetrie verfolgt, welche in anderer Hinsicht zwischen der rechts- und linksseitigen Hälfte des Perikarps besteht. Nach dieser kurzen Abweichung nehme ich wieder den Faden meiner Erörterung auf.

Unabhängig von den Längsplatten spielt sich die Krümmungsverschiebung der Querplatten ab. Die Verschiebungen sind die Folge auf der linken Seite der sich rechtsdrehenden, und auf der rechten Seite der sich linksdrehenden Torsion (Fig. 22 *qf—qt*).

Den anderen Teil des Versuches machen wir mit solchen Platten, welche man durch Abkratzen der inneren Seite der Hartschicht abschmälert.

Diejenigen Längsplatten, welche beiläufig nur halb so dick sind oder noch dünner sind als die vollständig dicken, zeigen der sich rechtsdrehenden Torsion entsprechende Krümmungsverschiebungen, und zwar

auf der rechten wie auf der linken Seite. Die Amplituden der Krümmungen sind viel größer, die Krümmungsverschiebungen dagegen viel kleiner wie die vorher erwähnten Längsplatten. Diese letztere Eigentümlichkeit können wir besonders gut sehen bei den $^1/_2$—$^1/_3$ dicken Längsplatten, welche, könnte man sagen, sich in der Querrichtung der Fasern fixierter Achsen ohne Verschiebungen krümmen, aber die Längs- und Querplatten von $^1/_4$ Dicke erleiden Verschiebungen, welche auf beiden Seiten der sich rechtsdrehenden Torsion entsprechen (Fig. 23).

Diese nur kurz beschriebenen Versuche beweisen unzweifelhaft das aktive Torsionsbestreben der Fasern. Aus diesen Versuchen ist es unzweifelhaft ersichtlich geworden, daß die Gesamttorsion der Hartschicht nicht übereinstimmt mit der Torsion der Teile. Die Krümmungsverschiebungen der aus dem äußeren Teile genommenen Längsplatten entsprechen auf beiden Seiten der sich rechtsdrehenden, die aus dem inneren Teile aber der sich linksdrehenden Torsion, während die Gesamttorsion auf der rechten Seite rechtsdrehend, auf der linken Seite linksdrehend ist.

Daraus folgt, daß die aktive Torsion der Fasern in der Gesamttorsion überhaupt keine Rolle spielt, wenn eine andere Erfahrung diese Annahme nicht schon von vorn herein ausschlösse.

Es muß das Verhalten der Krümmungsverschiebungen in der Richtung der Hülsenlängsachse untersucht werden, so wie ich das auch bezüglich der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit getan habe; aus der Hartschicht habe ich mit der Längsachse der Hülse parallel gestreckte schmale Platten angefertigt, in welchen die Hartschicht entweder in ihrer totalen Dicke oder nur in der ungefähren Hälfte ihrer Dicke vertreten war. Abgesehen nun von der Richtung der Krümmungen, bin ich bezüglich der Krümmungsverschiebungen zu folgenden Resultaten gelangt:

Die Platte von totaler Dicke bewerkstelligt im großen und ganzen ihre Torsion in einer eben solchen Weise, wie wir das an der Klappe wahrnehmen können. Die äußere Partie der Hartschicht krümmt sich sozusagen ohne Krümmungsverschiebung in jenem Sinne, wie das der Torsion der Klappe entspricht, die innere Partie hingegen krümmt sich mit einer gut wahrnehmbaren Krümmungsverschiebung auf die der äußeren Partie entgegengesetzten Seite. Die Verschiebungen der inneren Partie verraten beim Trocknen auf der linken Seite eine rechtsdrehende Torsion. An der rechten Seite aber zeigen sich die Anzeichen einer

linksdrehenden Torsion. Die aktive Torsion ist daher an beiden Seiten ein Gegensatz der Gesamttorsion, d. h. das aktive Torsionsbestreben der Fasern des inneren Teiles der Hartschicht spielt in der Gesamttorsion der Hartschicht als hemmende Kraft eine Rolle. Der äußere Teil der Hartschicht bringt hauptsächlich seine krümmende Wirkung zur Geltung, welches Bestreben so groß ist, daß diesem gegenüber die in entgegengesetzter Richtung krümmende Wirkung des inneren Teiles mit seiner aktiven Torsion zugleich zu verschwinden scheint. Die aktive Torsion des äußeren Teiles ist dort, wo sie in maßgebender Größe nachweisbar ist, mit der Richtung der Gesamttorsion übereinstimmend drehend.

Nachdem ich die Hauptvorgänge, die sich im Torsionsmechanismus der Hartschicht abspielen, dargestellt habe, kann ich es nicht unterlassen, auch einige Bemerkungen, die Torsion der vollständigen Klappen betreffend, zu machen; ihre Beschreibung kann mit wenig Worten erledigt werden, da sie sich sozusagen in gar nichts anderem von der Hartschicht unterscheidet, als darin, daß die Krümmungen stärker sind. Steinbrinck's[6]) (pag. 17) bekannte Auffassung von der äußeren Epidermis beruht auf einer Verkennung des Mechanismus der Torsion, denn wenn die Konstruktion der Hartschicht sämtliche Bedingungen zur Torsion in sich trägt, so kann der äußeren Epidermis nur eine akzidentale Funktion zugeschrieben werden, welche bei der Verstärkung der Krümmungen zur Geltung kommt. In bezug auf das Endresultat stimme ich also in dieser Frage mit Zimmermann überein[10]) (pag. 565).

Das hygroskopische Verhalten anderer Gattungen.

Die Konstruktion der Hartschicht von Cytisus, Genista und Spartium unterscheidet sich insofern von den bisher behandelten Gattungen als zu den schräg gerichteten Fasern sich auf der äußeren Seite einige Zellagen von Sklereiden, die in der auf die Längsachse der Klappe senkrechten Richtung gestreckt sind, anschließen. Ihre hygroskopischen Eigenschaften stimmen mit den Eigenschaften der im vorhergehenden erwähnten Gattungen überein.

Die Konstruktionsabweichung ist außer Acht zu lassen, denn die Richtung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsdifferenz, ja teilweise auch in den äußeren Sklereiden, ordnen sich entsprechend der Quer- bzw. Längsrichtung der Fasern an.

Die Verteilung der Quer- und Längsschrumpfungsfähigkeit ist auch hier eine solche, daß die Krümmungen mit der Torsion verbunden sind, aber bei diesen ist schon die Torsion der ganzen Klappen nicht

sehr auffallend, denn die Eindrehung vollzieht sich bis zum Ende immer in Begleitung schwacher Krümmungen. Dieser Umstand erschwert es sehr, die Richtung der Krümmungsachse in jedem Moment genau festzustellen.

Die Ausgleitung der Samen.

An einer anderen Stelle meiner Arbeit habe ich auf das Ausstreuen von reifen Samenkörnern schon hingewiesen. Das Ausstreuen erfolgt dadurch, daß sich das Perikarp explosivartig in zwei Klappen spaltet, welche, sich in rechter und linker Richtung drehend (Fig. 20) die Körner in starken Schwung bringen, wodurch diese in geringere oder größere Entfernung fliegen.

Es gibt auch noch eine andere Art des Schleuderns der Samen, welche, meines Wissens nach, bisher noch niemand erwähnt und bekannt gemacht hat. Namentlich bei solchen Arten kann man dies beobachten, deren Hülsen seitwärts sich stark hervorwölben. Dies ist bei Lathyrus, Vicia, Lotus und Caragana der Fall. Aber auch zwischen diesen ist diese Eigentümlichkeit nur für einzelne Arten charakteristisch, was darauf beruht, daß die Samen in der Richtung der transversalen Achse, also nach der Seite hin, sehr stark ausgebildet sind. Ihre Form ist infolgedessen ein Zylinder oder eine Kugel, oder ein in der Richtung der transversalen Achse gestrecktes Ellypsoid.

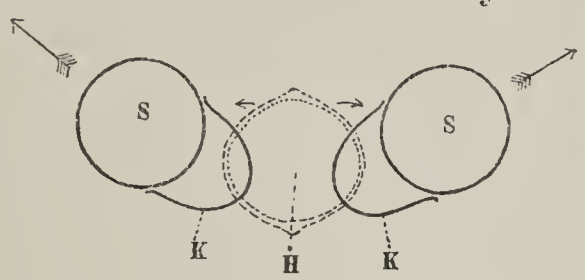

Fig. 24. Die Gleitung der Samen aus ihren Hülsenklappen. *H* Querschnitt der noch nicht aufgesprungenen Hülse einer Vicie; *K* Querschnitt der aufgesprungenen Klappen, die sich im Beginne der Torsion befinden; *S* die aus den Klappen geglittenen Samen.

Ihrer Bildung entsprechend wölbt sich auch das Perikarp nach der Seite stark (Fig. 24 *H*).

Am stärksten ausgebildet tritt diese Erscheinung bei Caragana zutage, wo die transversale Achse der Hülse größer ist wie die sagittale Achse.

Die Reihe der Samen trennt sich beim Aufspringen des Perikarps in zwei Reihen.

Infolge der plötzlich eintretenden Krümmungsverstärkung nähern sich die beiden Ränder der Klappen mit großer Kraft einander, und die Samen gleiten infolge der Wirkung des Druckes von zwei Seiten aus ihrer Stelle heraus (Fig. 24). Diese Art des Schleuderns ist dann wichtig, wenn irgendeine äußere Einwirkung den schnellen Verlauf der Torsion verhindert. Aber auch noch neben der vollkommenen In-

tensität der Torsion hat sie die Bedeutung, daß sie die wegwerfende Kraft des Torsionschwunges wirksamer macht.

Hildebrand[7]) (pag. 248) erwähnt bei Lupinus luteus einen gleichartigen Fall, welcher aber wesentlich von jenem verschieden ist, welchen ich beschrieben habe, weil er nach dem Aufspringen des Perikarps von einer nachträglichen Entfernung der zurückgebliebenen Körner spricht. Diese nachträgliche Entfernung der Körner soll darin bestehen, daß im Endstadium der Torsion die Klappen durch Verengung der Windungen die Körner von ihrem Platze verdrängen. Die Erfahrung zeigt aber, daß die nach dem Aufspringen zurückgebliebenen Körner, zwischen die Windungen der Klappen gezwängt, nicht mehr auszufallen pflegen. Mein Fall ist ebenfalls eine auf die Torsion begründete Erscheinung, jedoch, während der Fall Hildebrand's das Endstadium der Torsion bilden soll, tritt der meinige hingegen beim Beginn der Klappentorsion auf, wo sich die Krümmungsachse von der Längsachse der Klappen erst sehr wenig abgeneigt hat.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Nach zwei Haupttypen sind die Fruchtwände der Papilionaceen aufgebaut. Der eine ist der ältere, der Balgfruchttypus, zu welchem unter den zu den Versuchen verwendeten Gattungen die folgenden gehören: Trifolium, Melilotus, Medicago, Trigonella, Galega, Glycyrrhiza, Robinia, Colutea, Astragalus, Amorpha, Patagonium, Coronilla, Hippocrepis und Ornithopus.

Die Hülsentypen vertreten: Ononis, Caragana, Cytisus, Genista, Spartium, Lupinus, Laburnum, Lotus, Dorycnium, Vicia, Lens, Pisum, Lathyrus, Phaseolus und Dolichos. Die Zusammenfassung der Details siehe bei den entsprechenden Abschnitten.

2. Aus den entwicklungsgeschichtlichen Versuchen ist es ersichtlich, daß der äußere Teil der doppelten Hartschicht zum Mesokarp gehört, denn er entwickelt sich aus der innersten Zellage des Mesophylls des Karpells. — Der innere Teil der doppelten Hartschicht sowie die einfache Hartschicht in ihrem ganzen Umfange nehmen ihren Ursprung von den äußeren Tochterzellen, die durch einmalige tangentiale Teilung der inneren Epidermiszellen des Karpells entstanden sind. Die innere Tochterzellage wird entweder einfach zur inneren Epidermis des Perikarps oder durch wiederholte tangentiale Teilungen stammt von ihr das Samenpolster.

Die Richtung der größten Dehnung der Zellen des Perikarps bildet sich im Verlaufe der Entwicklung stufenweise aus.

Das Wachstum des Perikarps und der Samen geschieht nicht mit gleichmäßiger Schnelligkeit. Das schnellere Wachstum des Perikarps findet im ersten Stadium der Entwicklung der Frucht statt, das der Samen eher im zweiten Stadium.

Die Ausbildung der Elemente der Hartschicht erfolgt in zentripetaler Reihenfolge; bei der doppelten Hartschicht ist indessen im inneren Teile die entwicklungsgeschichtliche Reihenfolge eine zentripetale, im äußeren Teile eine zentrifugale.

3. Die Verteilung der die Torsion der Klappe bewirkenden Quellungsdifferenzen ist in der Hartschicht die folgende:

Die Querquellungsfähigkeit der Fasern wächst nach einer Skala, die von außen nach innen bis zur Mitte der Hartschicht sich plötzlich erhebt. Von hier an nimmt sie in einer nach innen schwach abfallenden Skala ab. Das Maximum ist also in der Mitte der Hartschicht.

Das Minimum der Längsquellungsfähigkeit der Fasern ist in der Mitte der Hartschicht und von hier nach außen durch plötzliche Erhebung, nach innen durch langsames Wachstum vergrößert. Das Maximum ist also in den äußeren Fasern der Hartschicht.

Die derartige Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit verursacht, daß eine jede hygroskopische Krümmung der Hartschicht der Resultant der sich entgegengesetzt neigenden Krümmungen des äußeren und inneren Teiles ist. Den Hauptcharakter der Krümmung gibt der äußere Teil der Hartschicht, weil im Sinne der bekannten Gestalt der Quellungsskala sich die größere Spannung im äußeren Teile der Hartschicht befindet.

Neben einer solchen Verteilung der Quellungsfähigkeit ist es verständlich, daß sich die eintretenden Krümmungen nicht in einer ständigen Ebene, sondern mit stufenweisen Verschiebungen vollziehen, welcher Umstand die Existenz der Torsion beweist. Die Gesamttorsion der Hartschicht weist an der rechten und linken Seite des Perikarps eine symmetrische Übereinstimmung auf.

In der Torsion spielt auch die aktive Torsion der Fasern eine Rolle, welche Torsion an der äußeren Partie der Hartschicht von entgegengesetzter Richtung ist, wie in der inneren Partie. Dabei ist auch noch das ein merkwürdiger Umstand, daß in der rechts- und linksseitigen Hälfte des Perikarps die aktive Torsion der Fasern weder hinsichtlich der Richtung noch des Maßes symmetrisch ist. Besonders auffallend können wir das in den der Fasernrichtung gemäß er-

scheinenden Krümmungen sehen, jedoch schon minder an den mit der Längsachse der Hülse perallel gestreckten Hartschichtplatten. Den letzteren gemäß ist die Richtung der Gesamttorsion an beiden Seiten eine eben solche, wie die aktive Torsion der äußeren Fasern, jedoch der Gegensatz der aktiven Torsion der inneren Fasern. Die aktive Torsion der inneren Hälfte der Hartschicht dient daher zur Hemmung der Gesamttorsion.

Das aktive Torsionsbestreben der Fasern ist in der inneren Hälfte der Hartschicht besonders gut ausgebildet, gelangt aber in den Fasern der äußeren Partie nur wenig zum Ausdruck.

Auf Grundlage des Gesagten ist die drehende Bewegung der Hülsenklappen keine (auf die Richtung der Fasern bezügliche) Querkrümmung, sondern eine solche Bewegung, welche durch starke Krümmung und schwache Torsion charakterisiert werden kann.

Die Ursache dieser drehenden Bewegung ist die Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit der Hartschichtfasern und die aktive Torsion der Fasern. Die Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit verursacht die Krümmungen, ferner die Krümmungsverschiebungen, welche den Charakter der Torsion ausmachen. Die aktive Torsion der Fasern fungiert nur in der Hervorbringung der Torsion, entweder als Hemm- oder aber als Hilfskraft.

Literatur.

1) Lestiboudois, M. T., Carpographie anatomique. Annales Sc. Nat., 4. Ser., 1854, Tome II, pag. 223—243.
2) — Carpographie anatomique. Annales Sc. Nat., 4. Ser., 1855, Tome III, pag 47—72 und 223—253.
3) Kraus, Gr., Über den Bau trockener Perikarpien. Jahrb. f. wiss. Bot., 1866—67, Bd. V, pag. 83—126.
4) Cave, M. Ch., Structure et développement du Fruit. Annales Sc. Nat, 5. Ser., 1868, Tome X, pag. 123—190.
5) Majewsky, P., Kurze Notiz über die gewebeartigen Pflanzenhäute. Bot. Ztg., 1873, pag. 24—28.
6) Steinbrinck, C., Unters. über die anatom. Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss., Bonn 1873.
7) Hildebrand, Fr., Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1873—74, Bd. IX, pag. 235—276.
8) — Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
9. Steinbrinck, C., Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockenen Perikarpien. Bot. Ztg. 1878, pag. 561, 577, 593, 609.

10) Zimmermann, A., Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte, mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1879—1881, Bd. XII, pag. 542—575.
11) Steinbrinck, C., Über den Öffnungsmechanismus der Hülsen. Ber. d. d. bot. Ges., 1883, Bd. I, pag. 270—275.
12) Zimmermann, Molecular-physikalische Untersuchungen (I). Ber. d. d. bot. Ges., 1883, Bd. I, pag. 533—540.
13) Leclerc du Sablon, Recherches sur la dehiscence des Fruits etc. Annales Sc. Nat., 6. Ser., 1884, Tome XVIII, pag. 5—104.
14) Steinbrinck, C., Über ein Bauprinzip der aufspringenden Trockenfrüchte. Ber. d. d. Bot. Ges., 1884, Bd. II, pag. 397—405.
15) Nobbe, Samenkunde.
16) Harz, C. D., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885, Bd. I—II.
17) Eichholz, G., Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1886, Bd. XVII, pag. 543—590.
18) Steinbrinck, C., Über die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur. Ber. d. d. bot. Ges., 1888, Bd. VI, pag. 385—398.
19) Steinbrinck, C., Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora, 1891, Bd. LXXIV, pag. 193—219.
20) Tuzson, J., Über einen neuen Fall der Kleistogamie. Sonderabdruck aus: Engler's Bot. Jahrb., Bd. XL, Heft 1. Leipzig 1907.
21) Steinbrinck, C. und Schinz, H., Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen usw. Flora, 1908, Bd. XCVIII, pag. 471—500.
22) Ritter, Beiträge zur Anatomie der Früchte und Samen von choripetalen Alpenpflanzen. Diss. Göttingen 1908.
23) Ginsbourg, B., Rôle de la structure vasculaire de la fausse cloison dans la dehiscence du fruit des Astragalées. Dipl. Études sup. Paris 1908. Ref. Just's Bot. Jahresbericht 1908, Bd. I, pag. 496.

Botanisches Institut der wiss. Universität Budapest.