

24. C. Steinbrinck: Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt.

Eingegangen am 21. Mai 1900.

I.

Untersucht man Schnitte durch verdorrte Blätter, dürre Rinden oder trockene Apfelschnitze unter dem Mikroskop, so findet man die Elemente des parenchymatischen Gewebes grösstentheils in ähnlicher Weise zerknittert und verbogen, wie dies bei den sogenannten Cohäsionsmechanismen, z. B. aufgesprungenen Antheren, beim Träger des Compositenpappus und bei Schachtelhalm- und Lebermooskapseln zu beobachten ist. Aber nicht nur wasserleere Gewebe zeigen diese charakteristische Deformation ihrer Zellen. Auch in lebenden Blättern und Stengelorganen tritt sie beim Welken regelmässig und selbst in der Luftleere unverändert auf¹⁾.

Ebenso sind in getrocknetem, aber noch saftigem Obst, z. B. in den käuflichen gedörrten Pflaumen und Birnen und in Feigen die Zellen des gesammten Fleisches zerknittert. Die Volumverminderung der Gewebe beim Wasserverlust beruht in allen erwähnten Fällen vornehmlich auf dieser Deformation ihrer Zellen, und somit nicht auf der Austrocknung der Membranen, sondern wie bei den spezifischen Cohäsionsmechanismen auf dem Zuge des Zellsaftes, der die Zellhaut bei der Wasserabgabe nach innen mit sich zieht.

Wenn die Fältelung unterbleibt, so rührt dies im Allgemeinen entweder von der hohen Festigkeit der Wände her, wie bei den mechanischen Elementen, oder es ist, wie bei manchen Markgeweben, darin begründet, dass ein umgebender fester Mantel die Volumverringering unmöglich gemacht hat. — An Schnitten durch gefältelte Gewebe kann man bei Wasserzusatz die Rückkehr zum ursprünglichen Volumen unter Ausglättung der Falten wahrnehmen. Bleibt die Volumzunahme und Entfaltung hierbei erheblich hinter der

1) Bei der diesbezüglichen Prüfung hat mir keimale ein Organ versagt, gleichgültig, ob ich Schnitte durch ein als Ganzes gewelktes Object machte, oder Partien eines sonst turgescenten Organs wählte, die in der Nähe von frischen Wundstellen lagen und daher contrahirt waren, oder ob ich gröbere Schnitte turgescenter Gewebe ohne Flüssigkeitszusatz unter dem Mikroskop beim Wasserverlust beobachtete. — Auf die Fältelung der epidermalen Seitenwände hat übrigens bekanntlich WESTERMAIER bereits 1883 aufmerksam gemacht.

normalen zurück, so ist die Ursache davon in der mangelnden Elasticität der Membranen zu suchen¹⁾.

Bisher hat man wohl keinen Anstand genommen, die Contraction der Gewebe in allen diesen Fällen als „Schrumpfung“ zu bezeichnen. Da aber „Quellung“ und „Schrumpfung“ allgemein als einander ausgleichende Vorgänge, wie der Hin- und Rückweg eines Kreisprocesses, anerkannt werden, so müsste man demgemäss die Wiederherstellung des ursprünglichen Volumens durch Wasserzufuhr consequenter Weise auch als „Quellung“ kennzeichnen. Entspricht aber eine solche Einordnung jener Volumänderungen unter die Begriffe Quellung und Schrumpfung dem bisherigen wissenschaftlichen Sprachgebrauch? Wohl schwerlich.

Fragen wir zunächst einen Forscher, dessen Quellungsuntersuchungen vorzugsweise an thierischen Geweben angestellt sind. FR. HOFMEISTER unterscheidet in seinen „Untersuchungen über den Quellungs Vorgang“²⁾ bei organischen Geweben und Substanzen mit FICK drei Arten der Wasseraufnahme: die capillare Imbibition, die Imbibition durch Osmose und die moleculare Imbibition, und fügt hinzu: „Wenn ich im folgenden von Quellung schlechtweg spreche, so habe ich stets die echte Quellung, die moleculare Imbibition FICK's im Auge“ (l. c. 1890, S. 396). NÄGELI und SCHWENDENER, denen sich PFEFFER in der „Pflanzenphysiologie“ anschliesst, fassen die Quellung bekanntlich als intermicellare Imbibition auf. STRASBURGER³⁾ bezeichnet sie als intermoleculare Capillarität, Capillarität in intermolecularen Maschen. SACHS und nach ihm ZIMMERMANN⁴⁾ betrachten die Quellung als einen der Lösung analogen Process. ROTHERT⁵⁾ fasst die Quellung direct als Specialfall der Lösung auf: „Die Quellung ist die Lösung einer Flüssigkeit in einem festen Körper.“

Alle diese Begriffsbestimmungen kommen also in der Anschauung überein, dass die Quellung auf dem Auseinanderdrängen der kleinsten Theilchen des festen Körpers durch die dazwischen tretenden kleinsten Theilchen der Flüssigkeit beruhe. Dem entsprechend haben RODEWALD⁶⁾ und F. W. KÜSTER⁷⁾, veranlasst durch die glänzen-

1) Andererseits ist das Collenchym durch seine typische Verdickungsweise in hohem Masse befähigt, als aufnehmendes wie als abgebendes Wasserreservoir der Rinde zu dienen.

2) Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie XXVII, 1890, S. 396 und XXVIII, 1891, S. 235.

3) Zellhäute S. 225.

4) Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle 1887; S. 168.

5) Berichte der deutschen Botan. Gesellsch. 1897, S. 235.

6) Thermodynamik der Quellung etc., Zeitschr. für physikal. Chemie 1897, XXIV, S. 193. —

7) Beiträge zur Moleculargewichtsbestimmung an festen Lösungen. Zeitschr. für physikal. Chemie 1894, XIII, S. 445.

den Erfolge, die die neueren Untersuchungen über Lösungen u. a. auf dem Gebiete der Moleculargewichtsbestimmung zu verzeichnen haben, sogar den Versuch gewagt, die Quellungserscheinungen zur Ableitung der „Moleculargrösse“ des quellenden Körpers, bezw. der Quellflüssigkeit zu benutzen; RODEWALD an dem Complex Stärke-Wasser, KÜSTER an dem Paare Kautschuk-Aether, das er als feste Lösung anspricht.

Einen erheblich abweichenden Standpunkt nehmen allerdings A. MEYER und BÜTSCHLI ein. Die echte Quellung wird von dem ersteren bekanntlich als Porenquellung, von dem letzteren als vornehmlich osmotische Wabenquellung aufgefasst. Sie supponiren also vorgebildete Hohlräume, die das Quellungswasser aufnehmen sollen; jedoch nur solche, die nahe der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmung oder unterhalb derselben liegen; keiner der beiden Forscher hat daran gedacht, die Lumina von Pflanzenzellen als solche Hohlräume anzusprechen. Also wird auch nach ihren Anschauungen die in Rede stehende Volumzunahme ganzer Pflanzengewebe nicht mit dem Ausdruck „Quellung“ zu belegen sein. Statt seiner bietet sich zudem ungesucht ein anderer, nämlich die Bezeichnung „Schwellung“, die je nach den Umständen leicht als osmotische oder elastische zu charakterisiren ist.

Giebt man diese Begriffsabgrenzung zu, so wird man consequenter Weise auch für den der Schwellung vorausgegangenen Process, nämlich für die Volumabnahme, die sich unter Faltung der Membranen vollzogen hat, den Ausdruck Schrumpfung durch einen anderen zu ersetzen haben. Soviel mir bekannt ist, verfügt die englische Sprache für die Austrocknungscontractionen über zwei Synonyma, nämlich die Wörter to shrink und to shrivel. Während shrink eine glatte Contraction, ein „Krimpen“, „Einlaufen“ (bei Zeugen z. B.) bedeutet, also dem eigentlichen „Schrumpfen“ entspricht, steht shrivel der „volkstümlichen Bezeichnung „Schrumpeln“ näher (man denke an einen „schrumpeligen“ Apfel); es gilt für die Contraction mit Runzelbildung. Ich möchte vorschlagen, dieses Wort in der Form „Schrumpeln“ in's Schriftdeutsche aufzunehmen und demgemäss hiermit diejenige Volumverminderung der Gewebe oder Zellen zu belegen, die beim Wasserverlust durch den Cohäsionszug unter Faltenbildung der Membran vor sich geht¹⁾.

Auf Grund dieser Bestimmungen würde sich die Beschreibung der Volumänderungen eines turgescen ten Pflanzenorgans, wenn dasselbe welkt und schliesslich verdorrt, kurz folgendermassen gestalten:

1. Stufe: Der Turgor sinkt, die durch ihn gedehnten Zellhäute

1) Nicht zutreffend ist jedenfalls der Ausdruck: „Collabiren“. Einen Beleg hierfür bietet u. a. der kräftige Zug des schrumpelnden Markes von *Sambucus* auf das Aussengewebe, der sich bei quer- und längsdurchschnittenen jugendlichen Zweigen an den Schnittflächen in Krümmungen äussert.

werden entspannt; die Volumabnahme beruht auf der Erschlaffung der Membranen.

2. Stufe: Die Cohäsion des abnehmenden Zellsaftes zieht die Zellhaut in Falten nach innen; die Volumabnahme wird durch das Schrumpfen der Membranen bewirkt.

3. Stufe: Nach dem völligen Verdunsten des Wassers innerhalb der Zelle trocknen auch ihre Wände aus; die Volumverminderung rührt von dem Schrumpfen der Membranen her.

Wird in den entsprechenden Stadien rechtzeitig Wasser zugeführt, so wird die Volumzunahme auf Stufe 1 durch osmotische Schwellung bewirkt, auf Stufe 2 kommt hinzu die elastische Schwellung, auf Stufe 3 ausserdem die Quellung der Wände.

Im Anschluss hieran möchte ich auch hinsichtlich der verschiedenen Grade der Quellung der Kürze halber und zur Vermeidung von Missverständnissen für die Einführung fester Termini eintreten. Selbst die einfachste Art der Quellung, die durch nachträgliche Entziehung des Imbibitionswassers wieder vollständig aufgehoben und an demselben Körper beliebig oft wiederholt werden kann, entbehrt einer feststehenden Charakteristik. Von DIPPEL z. B. ist sie gelegentlich als „vorübergehende“, von PFEFFER als „normale“, von SCHIMPER als „regelmässige“ gekennzeichnet worden, ich habe sie „hygroskopische“ genannt; A. MEYER charakterisirt sie für die Stärke als Porenquellung; CORRENS will für sie nur das Kennwort „Imbibition“, nicht aber „Quellung“ angewandt wissen. Die Grenze dieser Quellungsstufe wird von Pflanzenschleimen, falls Wasser genug zur Verfügung steht, bekanntlich schon bei gewöhnlicher Temperatur, von der Stärke bei höherer Hitze, von den meisten Körpern bei der Einwirkung starker chemischer Agentien (Säuren, Basen, Salzen) überschritten. In solchen Fällen spricht DIPPEL von „bleibender“, A. MEYER von „Lösungsquellung“; NÄGELI und SCHWENDENER kennzeichnen sie als „Quellung unter Structuränderung“. Ich möchte für diese beiden Stufen je die kurzen feststehenden Termini „Aufquellung“, bzw. „Ueberquellung“ und für den äussersten Grad der letzteren, das Zerfliessen der Substanz bis zur Unkenntlichkeit, den ergänzenden Ausdruck „Verquellung“ vorschlagen.

II.

Wie die Volumzunahme ganzer Gewebe bei steigendem Wassergehalt auf ganz verschiedenen Ursachen beruhen kann, so scheint es mir durchaus nicht unmöglich, dass für einzelne organische Substanzen dasselbe gilt. Hinsichtlich einiger unter diesen, z. B. des Kautschuks, des thierischen Leims, der Pflanzengallerten hat sich der Sprachgebrauch noch nicht gefestigt. Man sagt von Kautschuk, der in

Berührung mit Aether oder Benzin kommt, sowohl, dass er darin schwillt, als dass er darin quillt; ebenso von Gelatine in Wasser. Welchen Ausdruck sollen wir vorziehen? Allerdings hat sich die wissenschaftliche Forschung bisher der Auffassung dieser Vorgänge als echter Quellungserscheinungen zugeneigt, und BÜTSCHLI hat seine Vorstellungen über solche besonders auch an Gallerten gebildet. Aber gerade die Resultate seiner eindringlichen und unermüdlichen Forschungen lassen es mir gerathen erscheinen, für die Volumzunahme der Gallerten in Wasser, wie ausserdem z. B. für die des Kautschuks in Aether und anderen Flüssigkeiten wenigstens vorläufig bei der neutraleren Bezeichnung derselben als „Schwellung“ zu bleiben, so lange es nicht entschieden ist, ob überhaupt, z. B. auch an gewöhnlichen pflanzlichen Zellmembranen, die physikalischen Vorgänge, die die Botaniker unter „Quellung“ zu verstehen pflegen, mit jenen an Gallerten in jeder Hinsicht zu identificiren sind.

Zu dieser zweifelnden Stellung werde ich veranlasst durch den Vergleich einiger Beobachtungen, die ich an Antheren gemacht habe, mit solchen, die BÜTSCHLI an Gelatine unter vermindertem Luftdruck angestellt hat.

Bekanntlich hat BÜTSCHLI noch 1896 in seiner zusammenfassenden Abhandlung: „Ueber den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung“¹⁾ die Ansicht verfochten, die Schrumpfung der organischen Substanzen beruhe darauf, dass die „Waben“ derselben durch den Luftdruck zusammengepresst würden. In seiner späteren grösseren Publication²⁾ vom Jahre 1898 ist dieser Standpunkt aber aufgegeben und die Zerknitterung der Waben dem „Capillardruck“ ihres flüssigen Inhaltes zugeschrieben, worunter BÜTSCHLI dasselbe zu verstehen scheint, was ich als Cohäsionszug bezeichnet habe.

Für BÜTSCHLI's ursprüngliche Ansicht war seine Erfahrung massgebend gewesen, dass Gelatine beim Trocknen im luftverdünnten Raum ihr Volum unter Umständen kaum verringerte. In solchen Fällen war übrigens auch ihr Aussehen verändert. An den nicht contrahirten Stellen wurde sie nach seinem Bericht kreideweiss; aus diesen Partien perlten nach dem Eintragen in warmes Wasser beträchtliche Luftmengen hervor. BÜTSCHLI schloss aus diesen Ergebnissen, dass die Wabenwände in diesen Fällen nicht zerknittert worden wären und die ausgedehnt gebliebenen Wabenräume sich nun mit Luft gefüllt hätten. Anfänglich (1896) schrieb er das Unterbleiben der Compression in erster Linie der Verminderung des Luftdrucks zu. Später hat er diese Erklärung dahin corrigirt, dass die Wabenwände, die in diesen Fällen durch vorheriges Einlegen der Substanz in absoluten Alkohol gehärtet waren, dem einwärts ziehenden

1) Verhandlg. der Königl. Ges. der Wissensch zu Göttingen 1896, XI.

2) Untersuchungen über Structuren etc., mit Atlas, Leipzig, 1898.

Capillardruck in Folge ihrer erhöhten Festigkeit einen zu grossen Widerstand entgegengesetzt hätten.

An der Richtigkeit der mitgetheilten Beobachtungen BÜTSCHLI's ist nicht zu zweifeln. Es sei mir nun gestattet, zunächst über ähnliche Erfahrungen zu berichten, die ich an Antheren, namentlich an solchen von *Fritillaria imperialis* gemacht habe.

Legte ich vollreife Antheren offener Blüthen, die eben vor dem Aufspringen standen¹⁾, in absoluten Alkohol und liess sie dann²⁾ in der Luftleere austrocknen, so öffneten sie sich nicht; auch ihre Längs- und Quercontraction blieb ganz geringfügig; zudem wurden sie ebenfalls kreideweiss. Dieselben Erscheinungen traten, zum Theil in wenig abgeschwächtem Masse, manchmal auch ein, wenn die dem Alcohol absolutus entnommenen Antheren in freier Luft der Austrocknung überlassen wurden; meist öffneten sich dann aber ihre Fächer ziemlich weit, nur blieb die Gesamtcontraction erheblich geringer als gewöhnlich. Andere Male kam es aber auch vor, dass Antheren, die denselben Blüthen entstammten, wie die ersterwähnten, und nicht minder lange in durchaus wasserfreiem Alkohol, der mehrmals gewechselt worden war, verweilt hatten, an der Luft ebenso stark (bis auf $\frac{1}{3}$ der ursprünglichen Länge) schrumpften wie die Staubbeutel innerhalb der Blüthe in der freien Natur. Am häufigsten waren bei den mit Alkohol behandelten Antheren Zwischenzustände innerhalb der beiden geschilderten Extreme zu beobachten.

Nach alledem trägt die Härtung der Membranen in Alcohol absolutus jedenfalls nicht in erster Linie die Schuld daran, wenn das Schrumpfen gehemmt wird. Das Mass desselben wird vielmehr meines Erachtens vornehmlich davon bedingt, ob die Verdunstung der Flüssigkeit in den Zellräumen rascher oder langsamer vor sich geht. Ist diese nämlich zu rapide, so tritt der Riss in der Flüssigkeit bereits bei Beginn der Austrocknung ein, so dass das Zellwandgerüst in seiner ursprünglichen Gestalt verharrt. Für diese Auffassung sprechen besonders noch Ergebnisse an *Fritillaria*-Antheren, die nicht mit Alkohol in Berührung gekommen und mit Wasser völlig gesättigt waren, also die natürliche Geschmeidigkeit ihrer Membranen sicherlich unverändert bewahrt hatten, bei denen aber für eine sehr beschleunigte Verdunstung des Wassers Sorge getragen war. Wie ich schon früher von *Crocus* berichtet habe, lässt sich dies leicht erreichen, wenn man Antherenstücke verwendet und den Hahn, der ihren kleinen Recipienten mit dem mehrtausend-

1) Sie waren nur solchen Blüthen entnommen, deren Antheren grossentheils schon aufgesprungen waren und, der Sicherheit halber, sogar nur solchen Staubfadenkreisen, deren Dreizahl bereits eine oder zwei voll geöffnete Antheren aufwies.

2) In dem Apparat, der S. 48 der diesjährigen Berichte unserer Botanischen Gesellschaft erwähnt ist.

fach grösseren luftleeren Raum verbindet, sofort ganz öffnet. Ist dieser Hahn weit gebohrt, so lassen sich durch Veränderung seiner Stellung, ferner durch passende Wahl der Grösse und Zahl der gleichzeitig zu prüfenden Antherenabschnitte und endlich durch grössere oder geringere Zugabe an äusserem Benetzungswasser die Versuche mannigfach variiren, ohne dass — bei niedriger Temperatur — der Druck im Recipienten erheblich stiege: Die Ergebnisse entsprachen der oben geäusserten Ansicht.¹⁾

Nach diesen Ergebnissen kann ich auch nicht mit der Ansicht PFEFFER's übereinstimmen, die er, offenbar z. Th. in Anlehnung an BÜTSCHLI, in der Pflanzenphysiologie II, Aufl. I, S. 61 folgendermassen ausspricht:

„Beim Härten in Alkohol verlieren Zellhäute und Leimgallerte die Quellungsfähigkeit, verhalten sich also wie ein fein poröser Körper, in welchem der verdunstende Alkohol durch Luft ersetzt wird.“

Bei jahrelangen Untersuchungen an Schrumpfungsmechanismen habe ich nie eine Beeinträchtigung der Quellungsfähigkeit der Membranen durch Alkohol bemerkt. So sind z. B. die Quellbarkeitsmessungen der beiden isolirten Lamellen des Laubmoosperistoms an Längsschnitten der Einzellamellen ausgeführt worden, die nicht allein der Einwirkung von Alcohol absolutus und von Chloroform ausgesetzt, sondern auch stundenlang mit geschmolzenem Paraffin behandelt gewesen waren und endlich in Canadabalsam eingebettet gelegen hatten. Sie entstammten nämlich Mikrotomschnitten von Herrn Dr. DIHM durch Laubmooskapseln und waren aus seinen Schnittserien erst mit Xylol herausgelöst worden. — Dass sich zarte Pflanzengewebe nach dem Einlegen in absoluten Alkohol beim Trocknen vielfach wenig contrahiren, liegt meines Erachtens nicht daran, dass die „Schrumpfung“ der Zellhäute unterbleibt, sondern daran, dass ihre Schrumpfung wegen zu rascher Verdunstung der Flüssigkeit nicht zu Stande kommt.

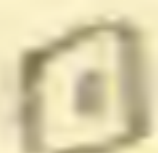
Kehren wir nun zu BÜTSCHLI's Ergebnissen an Gelatine zurück, so ist wohl zuzugeben, dass die analogen Erfahrungen an Antheren für BÜTSCHLI's Annahme eines wabigen Baues jener Substanz eine beachtenswerthe Stütze bieten. Bei den Versuchen des Heidelberger

1) Auch sie wurden in diesem Falle kreideweiss. Interessant war an solchen ziemlich weit aufgesprungenen Objecten, dass sie, in Wasser gebracht, sich sehr rasch wieder verlängerten und schlossen, und zwar lange bevor die Zelllumina mit Wasser wieder erfüllt waren. Dies liefert eine willkommene Bestätigung dafür, dass die Schwellung der Antheren keine osmotische, sondern eine elastische ist. Uebrigens boten diese Objecte ferner auch eine Bestätigung der Luffüllung ihrer trockenen Zellen, denn die völlige Erfüllung ihrer Lumina mit Wasser nahm vielmals längere Zeit in Anspruch als bei den regelmässig geschrumpften Objecten.

Forschern fanden sich die weissen, nichtcontrahirten Partien seiner Gallertwürfel oder -kugeln gewöhnlich im Inneren derselben vor. Vermuthlich war durch die rasche Austrocknung der äusseren Partien ein widerstandsfähiges Gerüst entstanden, das nun die Zusammenziehung der Innenmasse verhinderte, in ähnlicher Weise wie beispielsweise die Schrumpfung des Hollunder- und des Sonnenblumenmarks nachweislich durch den umgebenden Xylemring gehemmt ist.

Wenn demnach die innere Structur der Gallerten gewissermassen mehr Analogie mit dem Aufbau von Zellgeweben als von Zellhäuten zu haben scheint, so dürfte die Möglichkeit einer Structurdifferenz quellbarer Körper vor einer zu weit gehenden Verallgemeinerung specieller Erfahrungen warnen und namentlich auch gegen die allgemeine Deutung solcher Imbibitionsvorgänge als Specialfälle fester Lösungen Bedenken erregen. Jedenfalls wird sich eine sichere und genauere Definition der Quellung erst nach weiteren Untersuchungen ergeben. Will man bis dahin aber an der üblichen molecularen oder micellaren Auffassung festhalten, so empfiehlt es sich nicht, in dieser Hinsicht sehr zweifelhafte Fälle noch fernerhin zur Quellung zu rechnen. Nähere Aufklärung auf diesem Gebiete dürfte wohl zunächst bei einer weiteren Prüfung der Wabentheorie zu erwarten sein.

25. S. Nawaschin: Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledoneen.

(Vorläufige Mittheilung.) 

Mit Tafel IX.

Eingegangen am 22. Mai 1900.

In meiner ersten Mittheilung über die Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella* habe ich mich dahin geäussert, es lassen sich zwar die von mir bei diesen Pflanzen entdeckten That-sachen einstweilen als eine Ausnahme von der allgemeinen Regel betrachten, doch werden vielleicht die künftigen Untersuchungen dasselbe Verhalten, wie bei den Liliaceen, d. h. „die doppelte Befruchtung“ auch bei den übrigen Angiospermen an den Tag bringen¹⁾.

1) S. NAWASCHIN, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Ac. des sc. de St.-Petersbourg, 1898, Novembre.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Steinbrinck Carl

Artikel/Article: [Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt 217-224](#)