Der feinere Bau und die Wirkungsweise des Schwellgewebes bei den Blättern der Polytrichaceen.

Von **Wilhelm Lorch.**

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Firtsch[1]) hat wohl zuerst auf Grund anatomischer Untersuchungen eine Erklärung der höchst eigentümlichen Bewegungserscheinungen zu geben versucht, die zum Schutze gegen übermäßige Transpiration von den Blättern der meisten Polytrichaceen ausgeführt werden. Genannter Forscher studierte eingehend die mechanischen Einrichtungen des Blattes von Polytrichum juniperinum Willd. und erblickte in dem verschiedenartigen Quellungs- und Schrumpfungsvermögen der beiden Sklerenchymplatten die Ursache für die Bewegung des Blattes in die Feucht- und Trockenstellung. Firtsch hatte auch schon beobachtet, daß die Blattbewegungen in keiner Weise beeinträchtigt werden, wenn durch Schaben vermittelst des Skalpells das an der Blattoberseite befindliche Assimilationsgewebe, worunter in erster Linie die Lamellen verstanden werden müssen, beseitigt werden, auch soll sich ein Unterschied materieller Art an den Membranen der beiden Sklerenchymplatten auf Grund chemischer Reaktion (Chlorzinkjod) nachweisen lassen.

Stoltz[2]) hält jenen von Firtsch angestellten Versuch (Beseitigung der Lamellen) nicht für beweiskräftig, indem er darauf hinweist, daß auch nach Beseitigung der Lamellen und des unter ihnen liegenden parenchymatischen Gewebes immer noch die Säume des Blattes übrigbleiben, die bei Wasserverlust sich nach oben einrollen und eine Aufwärtsbewegung des Blattes in die Trockenstellung herbeiführen können, denn sonst nicht verletzte, aber der Lamellen und Säume beraubte Blattnerven verhalten sich nach Stoltz bei Verlust des Wassers wesentlich anders als unverletzte Blätter, „vor allen Dingen werden die Bewegungen viel schneller und intensiver ausgeführt. Bei der Wiederbenetzung des gekrümmten Nerven wird zunächst die Bewegung ziemlich schnell über die gestreckte Lage hinaus fortgesetzt bis zu

---

1) Firtsch in „Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft", Berlin 1883, Bd. I.

2) Friedrich Stoltz, Zur Biologie der Laubmoose. Nach dem Tode des Verfassers veröffentlicht von K. Giesenhagen, München. In „Flora", Bd. XC, Heft 2, pag. 305—315, München 1902.

einer starken Überkrümmung im entgegengesetzten Sinne, welche dann erst allmählich wieder aufgehoben wird". Die Richtigkeit dieses Experiments wird durch die Ergebnisse zahlreicher, von mir angestellter Versuche bestätigt. Daß die isolierten Lamellen bei künstlicher Wasserentziehung sich in demselben Sinne wie unverletzte Blattflächen krümmen — also an den Außenrändern der Lamellen, an deren meist abweichend gestalteten Endzellen — ist auch schon von Stoltz[1]) beobachtet worden (Fig. 1).

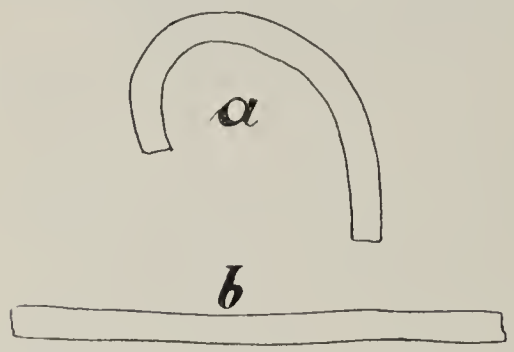

Fig. 1. Lamellenstücke von Polytrichum commune L.
a Nach Verlust des Wassers.
b Im turgeszenten Zustand.

Wie es scheint, war es Firtsch vor allem darum zu tun, die Krümmungserscheinungen am oberen Teil des Blattes, den wir als Spreite bezeichnen können, also mit Ausschluß des scheidenartigen basilaren Teils, ausreichend zu erklären, denn seine Darlegungen genügen durchaus nicht, um die gelenkartige Bewegung der Spreite am oberen Scheidenende dem Verständnis näher zu bringen. Wenn aber Stoltz einwendet, daß das Assimilationsgewebe, worunter er doch in erster Linie die Lamellen begreift, nicht bis zur Gelenkstelle hinabreiche, so beruht diese Angabe, wie ich zeigen werde, auf einem Irrtum.

Außer Firtsch ist Bastit[2]) den Gründen für die Bewegungserscheinungen nachgegangen. Er führt sie auf Turgorschwankungen in den Zellen der ventralen Epidermis und der weitlumigen Elemente der Mittelrippe, also auf ganz bestimmte Gewebekomplexe, zurück. Mit dieser Erklärung ist aber kein Schritt vorwärts getan und es heißt, auf eine ausreichende Erklärung verzichten, sobald man zu dem „beliebten" Turgor seine Zuflucht nimmt. Bastit unterscheidet longitudinale und transversale Bewegungen, diese letzteren sollen in sechs der Mediane des Blattes parallel verlaufende Gelenkachsen vor sich gehen. Bastit berührt hier einen Punkt, auf den ich mehrfach hinwies, der aber von anderer Seite geflissentlich totgeschwiegen wurde, weil er mit einer gewissen Theorie nicht recht in Einklang zu bringen ist. Deshalb bleibt aber die Tatsache, daß bei den Blättern zahlreicher Polytrichaceen in der Mitte der dorsalen Sklerenchymplatte eine Gelenkstelle vorhanden ist, trotzdem bestehen. Nach Bastit sollen, da die sklero-

1) Lorch, Die Polytrichaceen. Abhandlungen der Kgl. Bayer. Akad. der Wissensch., München 1908, pag. 487.

2) Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses. Revue générale de Botanique, Tome III, 1891.

sierten Hypodermschichten an der Unterseite des Blattes häufiger sind als an der Oberseite, an dieser eine ausgiebige Wirkung des Turgors in Gestalt einer größeren Flächenausdehnung zustande kommen, eine ganz willkürliche Annahme, für die aber wieder der Turgor als Retter in der Not in Anspruch genommen wird.

Das Verdienst, den wahren Grund für die gelenkartige Blattbewegung gefunden zu haben, gebührt Stoltz, der die Existenz eines Schwellgewebes an der Übergangsstelle von Scheide zu Spreite nachwies. Was mich von der auf pag. 312 und 313 der Stoltz'schen Abhandlung mitgeteilten Details besonders interessiert, ist die Angabe, daß die Flächenvergrößerung der Schwellgewebezellen nicht als eine Folge von Turgorschwankungen angesehen, sondern auf die Wasseraufnahme durch die Zellwände, also auf deren Quellung zurückgeführt wird.

Unter den Versuchen, die ich, ohne noch einmal den Inhalt der Stoltz'schen Arbeit studiert zu haben, mit Polytrichumblättern anstellte, finden sich nun einige, die Stoltz bereits vor mir ausgeführt hat. Ich brauche also nicht etwas, was Stoltz bereits vor mir veröffentlichte, als das Ergebnis meiner Bemühungen zu publizieren, habe auch nicht nötig, im Gegensatz zu den Gepflogenheiten eines meiner Opponenten, zu behaupten, ich hätte das, was Stoltz vor mir beobachtete und der Drucklegung übergab, schon vor ihm gefunden. Der Vollständigkeit halber werde ich die Versuche von Stoltz kurz aufführen. In einigen Punkten weiche ich von Stoltz ab. Er meint u. a., daß den seitlichen Teilen des Schwellgewebes keine aktive Bedeutung an dem Zustandekommen der Blattbeugung zugeschrieben werden dürfe, weil sich diese auch einstelle, wenn man jene Partien wegschneidet. Beseitigt man nämlich die Mittelrippe bis über das Schwellgewebe, so tritt trotzdem die Beugung der Spreite ein, was darauf hindeutet, daß bei der Bewegung das ganze Schwellgewebe beteiligt ist.

Stoltz schildert auch das Verhalten der Polytrichaceenblätter bei Zuführung wasserentziehender Reagentien. Er legte turgeszente Stämmchen in absoluten Alkohol und fand, daß die Gelenkbewegung so lange ausbleibt, als der Alkohol wirkt, daß auch die transversale Bewegung nicht eintritt, die Zurückkrümmung der Spreite aber dauernd beibehalten wird. Dieser letzte Passus kann zu der irrtümlichen Auffassung führen, als ob die Zurückkrümmung der Blattfläche den natürlichen Zustand darstelle und dieser sich nicht ändere, sobald das Stämmchen in den absoluten Alkohol versenkt wird. Tatsächlich findet beim Eintauchen eine starke Rückwärtskrümmung statt, so daß man eine forma squarrosa vor sich zu haben glaubt. An dem Ergebnis des von Stoltz

ausgeführten Versuches fällt nun vor allem auf, daß der absolute Alkohol als wasserentziehendes Mittel nicht eine Gelenkbewegung verursacht, während Glyzerin diese unter sonst gleichen Umständen doch sogleich hervorruft. Alkohol und Glyzerin werden seit jeher in der botanischen Mikrotechnik als wasserentziehende Mittel benutzt, ersterer dient, besonders in seiner absoluten Konzentration, aber auch zur Vertreibung von Luft und vor allem zur Härtung und Fixierung von Objekten. Wird ein turgeszentes Polytrichumstämmchen, dessen Blätter also die Feuchtstellung einnehmen, in absoluten Alkohol gebracht, so muß dieser, um ins Zellinnere vordringen zu können, erst die Membranen durchwandern. Auf seinem Wege mag er wasserentziehend wirken, in erster Linie härtet er aber das, was er durchdringt, und das sind die Wände. Er versetzt die Membranen, ohne sie zur Kontraktion kommen zu lassen, in einer Art Starrezustand. Die Art und Weise, wie sich die Schwellgewebezellen bei Wasserverlust verhalten, setze ich als bekannt voraus. Wenn aber die zarten Membranpartieen des Schwellgewebes, auf deren Nachgiebigkeit die Annäherung der stärkeren Wände größtenteils beruht, durch den eindringenden Alkohol in einen Starrezustand übergeführt werden, so bleibt die Kontraktion des Schwellgewebes und damit die Gelenkbeugung aus.

Wenn nun, wie Stoltz zeigte, bei Stämmchen, die aus dem absoluten Alkohol in Glyzerin übergeführt wurden, die Blätter in die Trockenstellung übergingen, wenn sich die Ränder einrollten, so möchte ich diesen Vorgang folgendermaßen erklären: Das Glyzerin hebt den durch den absoluten Alkohol geschaffenen Starrezustand auf, es wirkt auf die Membranen wasserentziehend — denn absoluter Alkohol enthält auch Wasser, dazu kommt noch das Wasser der Stämmchen selbst — und führt die Blätter in die Trockenstellung über. Für die richtige Deutung kommen später eintretende Rückwärtskrümmungen, Aufrollungen und Übergang in die Feuchtstellung nicht in Betracht, das wesentliche der Erscheinung besteht in der Wirkung, die sich zuerst zu erkennen gibt.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß der anfängliche Zustand der Rückwärtskrümmung, wie er sich beim Eintauchen in absoluten Alkohol zeigt, nicht erhalten bleibt. Die Unterseite der Spreite verliert allmählich sehr bedeutend an Konkavität, schließlich tritt der Dauerzustand ein, das Blatt gleicht dann einem Haken, denn nur der obere Spreitenteil ist gekrümmt. Verdünnt man den Alkohol, so nimmt auch der Grad der Krümmung ab, und bei starker Zufuhr von Wasser tritt überhaupt keine Krümmung mehr ein.

Beim Eintauchen eines turgeszenten Stämmchens von Polytrichum commune L. z. B. findet eine außerordentlich starke Luftblasenentwicklung statt. Objekte, die ich in verdünnten Alkohol einführte, entwickelten weit weniger Luftblasen, und diese waren überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, sobald ein gewisser Grad der Verdünnung des Alkohols erreicht war. Aus diesen Versuchen ziehe ich den Schluß, daß die Größe der Rückwärtskrümmung von der Stärke des Alkohols abhängig ist.

Bringt man Stämmchen, die in absolutem Alkohol gelegen haben, an die Luft, so führen die Blätter in kürzester Zeit die Bewegung in die Trockenstellung aus (Versuch von Stoltz). Mit der Verflüchtigung des Alkohols hat die Gewebestarre der Schwellzellen zu existieren aufgehört, letztere können sich wieder betätigen, d. h. die Membranen können in eigentümlicher Weise durch Kontraktion und Faltung sich in eine Lage bringen, als deren unmittelbare Folge die Aufrichtung der Spreiten angesehen werden muß. An den Gedanken, daß neben den Wänden auch dem Zellinhalt eine aktive Rolle zufalle, kann ich mich nicht gewöhnen.

Die Frage, wie sich wohl die Blätter turgeszenter Stämmchen verhalten würden, nachdem die Protoplasten getötet worden waren, lag nahe. Ich kochte solche 15 Minuten lang in Wasser und darf wohl annehmen, daß dadurch alle Protoplasten ihres Lebens beraubt wurden. In kochendem Wasser war an den Stämmchen keine Veränderung zu beobachten. An die Luft gebracht, verhielten sich die Blätter genau so wie solche unter natürlichen Umständen. Sogar Stämmchen, die ich in verdünnter Säure längere Zeit kochte, hatten die Fähigkeit, die Aufwärtsbewegung auszuführen, nicht eingebüßt.

Aus diesen Versuchen ergibt sich für mich, daß nur die Membranen für die Deutung der Erscheinung in Betracht kommen. Auch die transversalen Bewegungen vollziehen sich bei gekochten Stämmchen genau so wie bei ungekochten. Wie ganze Stämmchenstücke verhielten sich auch die Blätter, die Verbindung der letzteren mit der Achse übt also keinen Einfluß aus.

Wie schon erwähnt, führt Stoltz „die Flächenvergrößerung“ des Schwellgewebes „hauptsächlich auf Quellung der Zellwände“ zurück. Er schließt dies aus dem Vorhandensein von Luftblasen „in den Zellen des Schwellgewebes im Blattgelenk.“ In der Tat läßt sich bei Anwendung gewisser Reagentien das Erscheinen und Austreten großer Luftblasen sehr gut feststellen. Sie schaffen Platz für die sich bei Wasserverlust nähernden Membranen.

Versuche.

Wollte man beliebige Stücke aus einem lose auf dem Objektträger liegenden Blatt von Polytrichum commune herausschneiden, so stellten sich diesem Vorhaben sehr erhebliche Schwierigkeiten in den Weg. Da Scheide und Spreite des turgeszenten Blattes einen Winkel bilden — mit trockenen Blättern war gar nichts anzufangen — so konnten vermittelst eines Skalpells keine zum Experiment tauglichen Objekte erzielt werden, weil beim Ansatz des Messers das Blatt fast stets aus der gewünschten Lage herausrückte. Ich nahm deshalb zu einer anderen Methode meine Zuflucht, die sich gut bewährte.

Auf einem Objektträger ließ ich ein wenig Paraffin zergehen und verteilte es darauf als dünne Schicht. Zuvor wurde ein Stämmchen von Polytrichum commune quer durchschnitten, es fielen geeignete unbeschädigte Blätter in genügender Anzahl ab. Reißt man dagegen Blätter, indem man sie mit der Pinzette an der Spreite faßt, ab, so erhält man stets lädierte Objekte. Während nun mit der linken Hand das Paraffin über einer Flamme verflüssigt wurde, legte ich sofort ein noch turgeszentes Blatt so auf die flüssige Masse, daß die ventrale Seite nach unten zu liegen kam, und indem ich das Objekt an den Objektträger andrückte und möglichst auszubreiten versuchte, brachte ich durch Anblasen das Paraffin schnell zur Erstarrung. Es mußte, da die losen Blätter rasch durch Verdunstung des Wassers schrumpften, das Auflegen in kürzester Zeit vorgenommen werden, denn angefeuchtete Blätter ließen sich aus naheliegenden Gründen nicht verwenden. Von dem adhärierenden Paraffin wurden die Schnitte durch längeres Verweilen in Xylol befreit. Alsdann gelangten sie in Wasser, worin sie bald ihre Turgeszenz wiedererlangten.

A. Versuche mit Teilen des ganzen Blattes.

I. Versuch. Durch Längsschnitte zu beiden Seiten der Rippe wurden die Laminarpartieen der Spreite und Scheide bis über das Schwellgewebe hinaus aus dem Verbande der Rippe gelöst, so daß der untere Blatteil in drei nebeneinander liegende Abschnitte zerfiel. Das Verhalten dieser drei Teile konnte nun bei Eintrocknung leicht beobachtet werden. Zuerst führten die einschichtigen Scheidenteile, indem sie sich gleichzeitig etwas nach außen bewegten, die Drehung nach oben aus. In diesem Zustand bildeten die Scheidensäume sowohl mit der Rippe, als auch diese mit der Spreite einen Winkel. Später führte auch die Rippe eine entsprechende Bewegung aus. Hiernach scheint es, daß bei der Aufwärtsbewegung des Blattes die Rippe verzögernd wirkt, da

aus ihr als einer größeren Zellmasse das Wasser langsamer entweicht, als aus den beiden einschichtigen Säumen. Jedenfalls steht fest, daß die Flanken sich um eine Achse drehen, die aus Schwellgewebe besteht.

II. Versuch. Nach der angegebenen Methode wurden größere Laminarpartieen, aus Scheide und Spreite bestehend, mit Ausschluß des oberen Drittels der Spreite, seitlich an der Rippe weggeschnitten. Der Austrocknung überlassen, trat die Streckung beider Teile ein, sie drehten sich um das Schwellgewebe als Gelenk. Sie schrumpften als hin- und hergebogene Flächen zusammen. Biegungen von ganz gesetzmäßiger Art, wie sie unverletzte Blätter bei Eintrocknung ausführen, traten also nicht ein. Aus dem Verbande der Rippe gelöst, verhalten sich die Laminarteile demnach ganz abweichend. Die Rippe wirkt demnach gestaltgebend.

III. Versuch. Nach Beseitigung der Scheide wurden aus den breiteren unteren Teile der Spreite durch Kratzen die Lamellen, sowie das tiefer gelegene Gewebe beseitigt, so daß nur die starke Epidermis der Rückenseite mit aufstehenden Wänden übrig blieb. Das Objekt rollte sich zu einem Hohlzylinder zusammen, dessen Längsachse der des Blattes entsprach. Also die inhomogene Wand für sich allein führte eine Zusammenrollung aus. Andere Wände und Protoplasma waren nicht erforderlich. Die Kohäsionsmechanik versagt vollständig.

B. Versuche mit Teilen der Spreite.

I. Versuch. Vom lamellenlosen, einschichtigen Saume eines frischen Blattes schnitt ich einen sehr schmalen Streifen ab, legte ihn in Wasser und überließ ihn darauf der Austrocknung. Er rollte sich sehr stark spiralig zusammen, oft so, daß zwei volle Spiralen vorhanden waren. Der geringste Hauch genügte, um die Bewegung teilweise rückgängig zu machen, d. h. das Objekt dem früheren gestreckten Zustand entgegenzuführen. Es ist nun auffällig, daß die Zuführung von Wasserdampf in Form eines Hauches genügt, um die Aufrollung zu bewirken. Es ist nicht anzunehmen, daß das durch den Hauch zugeführte Wasser erst seine Wirkung äußerte, wenn es bis zum Zellinneren vorgedrungen war. Die Membranen werden zuerst getroffen und reagieren sofort. Es ist also nicht einzusehen, warum zur Erklärung der Erscheinung irgend welche Kräfte, die im Innern der Zellen ihren Sitz haben sollen, herangezogen werden müssen.

II. Versuch. Dem zusammengerollten Blatteil wurde Wasser zugeführt. Mit der soeben mitgeteilten Tatsache, daß die Membranen die kontrahierenden Kräfte enthalten, schien dieser Versuch insofern in

Widerspruch zu stehen, als bei Zusatz von Wasser zunächst eine weitere, sehr beträchtliche Zusammenrollung und erst später die Aufrollung in die Anfangslage stattfand. Durch das Eindringen des Wassers werden nach meiner Ansicht die Wände nacheinander infiltriert, und da die äußeren Teile der letzteren einen Vorsprung besitzen, so gibt sich dieser zunächst in einer stärkeren Zusammenrollung zu erkennen. Erst, wenn das Wasser überall in den Membranen vorhanden ist, kommt die verschiedene Quellungsfähigkeit derselben zur Geltung, als deren Folge die Rückkehr in die normale Lage anzusehen ist. An eine Beteiligung des Zellinneren, an Adhäsionskräfte und solche anderer Art glaube ich nicht.

Aus diesen beiden letzten Versuchen geht meines Erachtens aber auch hervor, daß Teile, die aus dem Verbande des Blattes von Polytrichum commune herausgenommen werden, sich anders verhalten, als im Verbande selbst. Es sind also Zellen oder Gewebe vorhanden, die es verhindern, daß eine Bewegung über eine gewisse Grenze hinaus eintritt. Ich zweifle nicht daran, daß die starken Stereome des Blattes sich hindernd in den Weg stellen, denn die unversehrte Spreite rollt sich auch nicht im entferntesten so stark zusammen, wie ein entsprechend langes Fragment.

III. Versuch. Schneidet man nämlich aus der Spreite ein der Achse parallel gehendes Stück, das auch Teile der Stereome enthält, heraus, so treten wohl bei Wasserverlust Verbiegungen ein, niemals aber kommt es zu einer Zusammenrollung.

IV. Versuch. Lufttrockene Objekte, wie sie bei Versuch III zur Verwendung kommen, verhalten sich bei Zuführung von Wasser genau wie die bei Versuch II benutzten. Es findet also auch hier zunächst eine Zusammenrollung, dann aber die Rückkehr zur normalen Lage statt.

V. Versuch. Mediane Längsschnitte durch die Spreite, die außer Lamellen Teile der beiden Sklerenchymplatten enthalten, ließ ich auf dem Objektträger austrocknen. Den Verbiegungen nach der Seite gesellen sich noch Drehungen um die Längsachse hinzu. Es ist unmöglich, einen Schnitt zu erhalten, der außer den Sklerenchymplatten nur eine unversehrte Lamelle besäße, der Schnitt ist also immer ein wenig schief und enthält Abschnitte mehrerer Lamellen. Darauf ist die sekundäre Achsendrehung zurückzuführen.

Bedeckt man einen frischen Längsschnitt mit einem Deckglase, so adhäriert er meist so fest am Glase, daß er bei Eintrocknung ein ganz anderes Bild darbietet, als wenn er unbedeckt der Austrocknung überlassen wird. Um nun zu erfahren, nach welcher Seite ein solcher Schnitt ausbiegt, um also die Torsion um die Längsachse auszuschalten,

wurde er in frischem Zustand so auf den Objektträger gebracht, daß das ihn bedeckende Deckglas etwas über des letzteren Rand hinausragte. Das Deckglas konnte so leicht mit einer Nadel gehoben und fallen gelassen werden. Nachdem durch geringe Erwärmung das Wasser verflüchtigt war, ließ ich im geeigneten Augenblicke das Deckglas fallen, wodurch dem Objekt gleichsam eine seitliche Bewegung aufgezwungen wurde. Es zeigte sich, daß der Schnitt an der Rückenseite eine Ausbuchtung erhielt. Die Lamellen für sich verhalten sich bei Eintrocknung ähnlich, nur liegt bei ihnen der Bogen an der entgegengesetzten Seite, also da, wo die Endzellen einen starken Saum bilden. Der Lamellenbogen wirkt zweifellos der Konkavität des ganzen Schnittes an der Rückenseite entgegen, denn lamellenlose Schnitte führen sehr starke seitliche Krümmungen, wie Versuche ergaben, nach der dorsalen Kante aus. Unverletzte, am Stämmchen befindliche Blätter sowohl, als auch losgelöste, ebenfalls die Spreite für sich allein lassen aber bei Verlust des Wassers zunächst eine durchaus gleichmäßige Krümmung an der Blattoberseite erkennen, ein Moment, das mit dem Ergebnis des zuletzt geschilderten Versuches in Widerspruch zu stehen scheint. Tatsächlich ist aber solcher nicht vorhanden, denn mediane Blattlamellen der Spreite müssen sich anders verhalten als ganze Spreiten, weil bei diesen noch die besondere Wirkung des Blattsaumes und auch die des gefestigten Blattrandes in Rücksicht zu ziehen ist. Sobald die Eintrocknung beginnt, stellt sich auch die transversale Bewegung ein, die es verhindert, daß die Spreite sich nach der Rückenseite hin umbiegt. Wir erhalten bei eintretendem Wasserverlust durch die Aufbiegung der Seitenteile des Blattes einen Hohlzylinder, dessen Öffnung nach oben liegt und aus naheliegenden Gründen eine Rückwärtsbiegung des Blattes verhindert. Ich möchte hier noch besonders auf das optische Verhalten der Randbezahnung hinweisen. Die aus einer, zwei oder selbst drei Zellen gebildeten Zähne leuchten bei gekreuzten Nicols bei einer bestimmten Stellung mit den Wänden der Nachbarzellen sehr hell auf, was von den übrigen benachbarten Membranen nicht gesagt werden kann. Die Zähne erscheinen also wirklich in einem „eigentümlichen Lichte“, das geeignet ist, über ihre Bedeutung Licht zu verbreiten.

Nach der Scheide nehmen die Lamellen — und dies gilt für alle Polytrichaceen — ganz allmählich ab, d. h. sie werden niedriger und verschmelzen schließlich mit den Zellen des Schwellgewebes, über das sie nie nach unten hinausgehen, woraus ich schließe, daß die Lamellen und das Schwellgewebe in einer mechanischen Beziehung zueinander stehen. Es darf auch die Tatsache, daß die seitlichen Lamellen unten

nach beiden Seiten hin auseinanderweichen und auf die lateralen Schwellgewebepartien übergehen, nicht übersehen werden. Zweifellos erhalten die Lamellen dadurch einen größeren Aktionsradius und werden in den Stand gesetzt, auch die in den seitlichen Schwellgewebemassen ruhenden Kräfte auf die oberen Blatteile zu übertragen. Wenn also die Schwellgewebezellen ihr Lumen verringern, so werden auch die auf ihnen stehenden Lamellen bzw. deren Endzellen gezwungen, an dieser Bewegung, die eine Verkürzung bedeutet, teilzunehmen.

Es lassen sich zwei Ausbildungsformen des Schwellgewebes unterscheiden, ein solches im engeren Sinne, wie es uns bei allen einheimischen Polytrichum- und Pogonatum-Arten, außerdem bei sämtlichen Dawsonia- und Lyellia-Formen, bei Rhacelopus und den meisten Polytrichadelphus-Spezies entgegentritt, und ein solches im weiteren Sinne, wie es hauptsächlich bei sehr zahlreichen hygrophilen Polytrichaceen feuchtwarmer Gegenden der Erde anzutreffen ist. Während die Vertreter der ersten Kategorie eine sehr deutliche Trennung des Blattes in zwei Teile, in eine bewegungsfähige Spreite und eine das Stämmchen als Halbzylinder umfassende Scheide, an deren Übergang zur Spreite sich das typische Schwellgewebe einschiebt, unterscheiden lassen, ist dies bei den zur zweiten Kategorie gehörigen Formen nicht der Fall. Man kann im Grunde genommen nicht behaupten, daß die in die erste Kategorie zu stellenden Arten einen höheren Grad der Organisation in bezug auf das Schwellgewebe besäßen, denn sie gedeihen unter ganz anderen klimatischen Bedingungen, als die in der zweiten Kategorie zu vereinigenden Formen. Alle sind also in ihrer Art vollkommen und den äußeren Verhältnissen in jeder Beziehung vortrefflich angepaßt.

Das typische Schwellgewebe unserer einheimischen Polytrichum- und Pogonatum-Arten ist stets aus mehreren Zellschichten aufgebaut. Von Dawsonia, Lyellia, zahlreichen Polytrichadelphus-Arten gilt dasselbe. Auch die meisten, in der ersten Kategorie unterzubringenden Formen, von denen ich viele untersucht habe, besitzen ein mehrschichtiges Schwellgewebe. Wesentlich anders verhalten sich die Vertreter der zweiten Kategorie, bei denen nur eine Schicht schwellgewebeähnlicher Zellen sich nachweisen läßt. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß die Zellen der Spreitensäume, also die nicht mit Lamellen bedeckten Abschnitte, durchaus einen schwellgewebeähnlichen Charakter zeigen.

Man kann sich leicht durch einen einfachen Versuch von der Sprödigkeit des echten Schwellgewebes überzeugen. Führt man ver-

mittelst eines scharfen Messers Schnitte in das Schwellgewebe aus, so ist dieser Vorgang stets mit einem eigentümlichen Geräusch, das auf die große Sprödigkeit der Wände schließen läßt, verbunden. Legt man ein ganzes Blatt so auf die Objektträger, daß die Oberseite nach oben gerichtet ist, und zwingt man durch Auflegen eines Deckglases Scheide und Spreite in eine unnatürliche Lage — denn im wasserdurchdrängten Zustand bilden Scheide und Spreite einen Winkel — so zeigen sich oft Quer- und Längsrisse, die nicht auftreten würden, wenn die Membranen weniger spröde wären. Ich habe früher darauf hingewiesen, daß die Sprödigkeit des Gewebes an tiefer gelegenen Blättern größer ist, als an den der Stämmchenspitze zunächst gelegenen, daß auch das Schwellgewebe an unteren Blättern eine bräunliche Farbe besitzt, während es an den oberen Blättern noch grünlich schimmert.

Die Zellen des Schwellgewebes sind durchweg in Reihen angeordnet, die der Blattachse gleichgerichtet sind. Die Einheitlichkeit des Gewebes wird aber sehr oft durch eigentümliche Zellgruppierungen gestört, von denen ich annehme, daß ihnen bei Eintrocknung eine besondere Rolle zufällt, die darin besteht, daß sie abweichend von dem übrigen Schwellgewebe nicht in longitudinaler, sondern in transversaler Richtung wirken (Fig. 2 u. 7). Am deutlichsten tritt die reihenförmige Anordnung der Schwellgewebezellen hervor, wenn man Glyzerin zusetzt, das eine Kontraktion bis zum vollständigen Schwund des Lumens veranlaßt. Heller aufleuchtende, aus den dicken Wänden bestehende Züge zeigen sehr deutlich die reihenförmige Anordnung (siehe Fig. 8).

Fig. 2. Polytrichum commune L. Anormale Anordnung von Schwellgewebszellen.

Stellt man bei Anwendung mittelstarker Objektive auf die dorsalen Außenwände der an das scharf abgesetzte Schwellgewebe stoßenden, chlorophyllarmen, gestreckten, hellen Zellen der Scheide ein, so treten bei Polytrichum commune zahlreiche Wandverdickungen auf, die in der Längsrichtung der Wand verlaufen und an Zahl nach dem Schwellgewebe hin zunehmen. Bei dieser Art sind ca. 5—6 Zellen, vom unteren Rande des Sshwellgewebes ab gerechnet, mit derartigen Membranverdickungen ausgestattet. Nicht nur die Zahl, sondern auch die Breite der Wandverstärkungen nimmt auf das Schwellgewebe hin zu. Bei Polytrichadelphus croceus finden wir an den entsprechenden Membranen eine außerordentlich große Zahl punktförmiger Verdickungen, man hat den Eindruck, als ob sehr viele Sandkörnchen auf die Wände

gestreut worden seien. An der Epidermis der gegenüberliegenden Seite ist aber von derartigen Membranverstärkungen nichts zu bemerken.

Bei dem Übergang zum Schwellgewebe scheinen die Verdickungen zu verschwinden, an manchen Stellen ist aber auch ohne irgendwelche Aufhellung oder Färbung festzustellen, daß diese Membranverstärkungen sich in das Schwellgewebe fortsetzen. Durch Einstellung auf die Ober- und Unterseite des Schwellgewebes — die Mehrschichtigkeit desselben erschwert die Beobachtung außerordentlich — sieht man, daß in erster Linie die Außenfläche der Rückenseite mit einem System starker, paralleler Wandverdickungen versehen ist. Ganz besonders deutlich treten diese Verdickungen z. B. an den Wänden der schwellgewebeähnlichen Zellen von Polytrichum purpurascens hervor. Man hat zuerst den Eindruck, als ob Plasmodesmenverbindungen vorlägen. Bei gekreuzten Nicols und voraufgegangener Tinktion mit irgend einem Farbstoff sieht man, wie eine Anzahl schwärzlicher Linien über die Fläche dahinzieht. Polytrichum piliferum, nano-globulus (Fig. 3), tuberculosum und viele andere

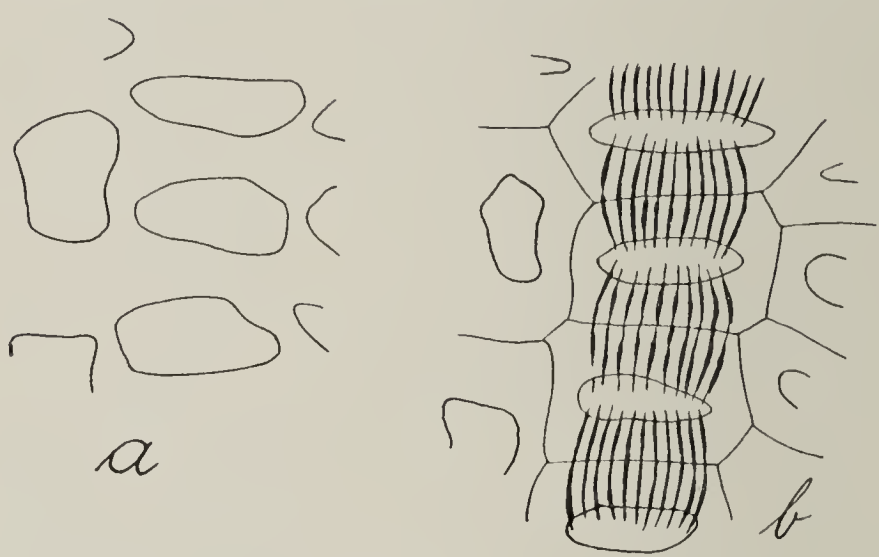

Fig. 3. Polytrichum nano-globulus C. M.
a Schwellgewebezellen, eingestellt auf die Mitte.
b Schwellgewebezellen bei hoher Einstellung.

habe ich genau untersucht und überall die gleichen Verhältnisse vorgefunden. Aus alledem ergibt sich, daß die Ober- und Unterseite des Schwellgewebes erheblich voneinander abweichen. Die Annahme, daß bei Eintrocknung beide Flächen sich durchaus verschieden verhalten, hat also sehr viel für sich. Ich nehme an, daß diese Verdickungen dem Schwellgewebe den Rücken stärken, so daß die stärkeren Kontraktionen, die größere Annäherung der Wände an der Oberseite des Schwellgewebes vor sich geht. Da es sich um recht winzige Differenzen handelt, so kann man sich von Messungen nichts versprechen, ein geringes Plus an der Oberseite reicht aus, um eine Aufwärtsbewegung des Blattes in die Trockenstellung hervorzurufen.

Auch die Anordnung der Zellen im mehrschichtigen Schwellgewebe ist eine höchst eigenartige. Über die einschlägigen Verhältnisse orientiert man sich am besten, wenn man vom einschichtigen Rande her

die Zunahme der Schichten nach der Rippe hin beobachtet. Als Untersuchungsobjekt eignet sich vortrefflich Polytrichum commune. Legt man ein Blatt dieser Art mit der Rückenseite auf den Objektträger, so entstehen zu beiden Seiten der Gelenkstelle zwei starke Falten, die von den oberen Teilen des einschichtigen Gewebes der Spreite gebildet werden. Es wäre aber durchaus verfehlt, wenn man aus der Existenz der Falten bei einem flach auf dem Objektträger ausgebreiteten Blatte, das unter dem Drucke des Deckglases steht, irgend einen Schluß betreffs der Mechanik der Spreitenbewegung herleiten wollte, denn die geschilderte Lage entspricht nicht den natürlichen Verhältnissen des Blattes, das. wie bekannt, in seinem scheidigen Abschnitt die Gestalt eines halben Hohlzylinders besitzt. Der untere Rand des zu beiden Seiten der Rippe gelegenen Schwellgewebes ist ebenfalls halbkreisförmig und verhältnismäßig scharf. Es gelingt leicht, das Stämmchen so zu durchschneiden, daß man ein vollständig freistehendes Blatt erhält, an dem sich, sobald das Wasser verdunstet, unschwer feststellen läßt, daß jene Falten normalerweise nicht zustandekommen.

Unter der Lupe erscheint das Schwellgewebe als fettig glänzende Schicht, es ist an seiner Oberfläche gewölbt und macht durchaus den Eindruck eines schwieligen Wulstes. An den Rändern ist es krempenartig umgebogen. Die untere Fläche des Schwellgewebes springt, was für die Wirkungsweise desselben sehr ins Gewicht fällt, dagegen nirgends vor, sie ist vollkommen glatt, von einer Vorwölbung an der Blattrückenseite ist also nichts zu bemerken (Polytrichum commune). Da, wo die Ränder von Scheide und Spreite sich nähern, ist ein Zwickel sehr zartwandigen, einschichtigen, chlorophyllfreien Gewebes eingeschoben.

Stoltz[1]) hatte sich durch den Versuch davon überzeugt, daß die Gelenkbewegung auch vor sich geht, wenn man die seitlichen Schwellgewebeschichten beseitigt. Er erblickt „die Bedeutung des seitlichen Schwellgewebes hauptsächlich darin, daß es für die auszuführende Bewegung den nötigen Spielraum schafft“, denn, so folgert er weiter, „ebensowenig als ein rinnenförmiges Blechstück oder Kartenblatt quer eingeknickt werden kann, ohne Deformation oder Zerreißung, ebensowenig würde das rinnig gerollte und mit der rinnenförmigen Scheide fest verbundene Blatt durch den Druck an der Oberseite der Mittelrippe geknickt werden können, wenn nicht das die Verbindung mit der Scheide vermittelnde Blattgewebe durch selbständige Flächenvergrößerung dem Zuge der sich beugenden Mittelrippe nachgäbe“. Obwohl diese

1) Flora 1902, Heft 2, pag. 313 u. 314.

Darlegung sehr viel Bestechendes in sich trägt, so habe ich doch mancherlei Bedenken gegen sie.

Vor allen Dingen bleibt es noch immer unaufgeklärt, wie es möglich ist, daß in der Mittelrippenpartie die Drehung zustande kommt. Stoltz ist der Meinung, „daß das Vorhandensein eines Schwellgewebes die wirkende Ursache“ der Gelenkbewegung ist, womit gesagt sein soll, daß diese Bewegung in der Übergangsgegend von Scheide zu Spreite sich ändert, sobald das Schwellgewebe fehlt. Beobachtet man nun mit starker Lupe ein frei am Stämmchen stehendes, der Austrocknung entgegengehendes Blatt, so sieht man, daß die Blattränder, die zuerst ihre Feuchtigkeit einbüßen, sich nach oben und innen umschlagen in der Weise, daß der Vorgang von der Spitze nach der Spreitenbasis sich vollzieht, indem sich gleichzeitig eine sehr starke Krümmung an der Blattoberseite bemerkbar macht. Die Spreite nähert sich also bei Verlust des Wassers immer mehr der hohlzylindrischen Form der Scheide, die dauernd erhalten bleibt. Nach meiner Ansicht wird nun hierdurch bereits ein auf die Gelenkbewegung wirkender, günstiger Einfluß ausgeübt, indem auch hier mehr die hohlzylindrische Gestalt zur Geltung gelangt. Es dürfen aber auch folgende Punkte nicht außer acht gelassen werden. Es ist zu berücksichtigen, daß sich nach unten hin, besonders aber von der Gelenkstelle ab, die Stärkeverhältnisse der beiden Sklerenchymplatten in der Weise sich ändern, daß der Umfang der dorsalen Platte sich bedeutend verringert. Als weiteres Moment kommt in Betracht, daß die Lamellen sich über die Gelenkstelle der Rippe fortsetzen, während die seitlichen schon weit oben in die seitlichen Schwellgewebsmassen, also in großer Entfernung von der Gelenkstelle ihr Ende erreichen. Die Kontraktion der Schwellgewebezellen, verbunden mit der in den Endzellen der Lamellen liegenden Kraft, reicht wohl nun aus, um an dieser geschwächten Gelenkstelle die Überbiegung zu vollbringen. Ich möchte also doch, im Gegensatz zu Stoltz, eine rein mechanische Überbiegung im Rippenteil annehmen.

Die Aufgabe der seitlichen Schwellgewebemassen muß doch eine andere als die von Stoltz vermutete sein, denn es ist nicht einzusehen, warum ein Gewebe von ganz besonderer Art, wie es doch das Schwellgewebe ist, nun diese Rolle des Ausgleichs übernehmen soll. Durch den Versuch ist festgestellt, daß Längsschnitte durch die Seitenteile des Blattes sich an der Gelenkstelle bei Wasserverlust strecken. An der Aufwärtsbewegung des Blattes ist es sicher beteiligt, wenn auch wohl nur in geringerem Maße. Die seitlichen Schwellgewebepartieen liegen nun zum überwiegend größten Teile im Spreitenabschnitt

des Blattes. Seine Zellenzüge erstrecken sich, von den Lamellen her betrachtet, in radialer Richtung nach der Gelenkstelle hin. Es sieht so aus, als ob es die in ihm liegenden Kräfte durch die Lamellen auf die Blattspreite übertrüge. Ich will aber hiermit nur eine Vermutung ausgesprochen haben, denn einen experimentellen Nachweis zu erbringen, halte ich mit Rücksicht auf die Kleinheit des Objekts für sehr schwierig, wenn nicht gar für ausgeschlossen. Die Zusammenziehung, welche das Schwellgewebe bei Eintrocknung in seitlicher Richtung erfährt, ist aber eine sehr geringe, darf auch nur eine solche sein, weil sonst der Halbzylinder der Scheide in seinem oberen Teile zusammengezogen würde, was aus anderen Gründen nicht als vorteilhaft angesehen werden kann. Ich bin der Ansicht, daß die seitlichen Schwellgewebezellen vor der über der Rippe liegenden in Funktion treten. Aus der Rippe entflieht das Wasser erst sehr viel später als aus den seitlichen Blattpartien, wie man ja leicht an der Bewegung der dünnen Laminarteile der Spreite u. a. erkennen kann.

Da die Ränder der seitlichen Schwellgewebepartien, wie bereits erwähnt, krempenartig umgebogen sind, so ist es unmöglich, über die Anordnung der Zellen ins Klare zu kommen, wenn man nicht kleinere Komplexe herausschneidet und sie unter dem Drucke des Deckglases beobachtet. Bei Polytrichum commune bildet ein aus ein bis ca. drei Zellreihen zusammengesetztes einschichtiges Gewebe den Rand des Schwellzellenkomplexes (Fig. 4); die Saumzellen bieten kein besonderes Interesse dar, die Gegend, wo das Schwellgewebe beginnt, ist sofort an der wechselnden Dicke der Membranen und an der eigentümlichen Lage, welche die Zellen zu einander einnehmen, leicht zu erkennen (Fig. 4). Hin und wieder schließt sich auch eine zweischichtige Zellage an den aus einer Zellreihe aufgebauten

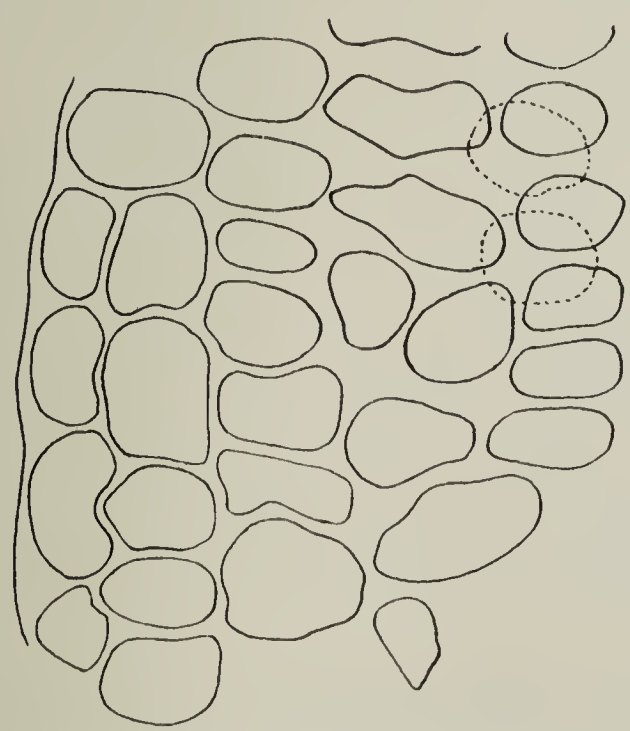

Fig. 4. Polytrichum commune L. Blattrand in der Schwellgewebezone. Einschichtiger Rand aus mehreren Zellreihen bestehend (3), weiter nach rechts Schwellgewebezellen.

Fig. 5. Polytrichum commune L. Blattrand in der Schwellgeweberegion.

Rand an. Stellt man nun höher und tiefer auf das Objekt ein, so läßt sich unschwer feststellen, daß die oberen Zellen des zweischichtigen Komplexes etwas über die Zellen des einschichtigen Randes übergreifen, und zwar so, daß je eine der oberen Zellen zwei Randzellen zum Teil bedeckt (Fig. 5). Verschiebt man das Objekt langsam in der Richtung auf die Rippe hin, so kann man bei weiterer Schichtenzunahme eine ähnliche Lagerung der oberen Zellen konstatieren.

Die Lage der Schwellgewebezellen zu einander, in erster Linie aber die Beschaffenheit der Membranen, setzt das Schwellgewebe in den Stand, die Bewegungen auszuführen, die wir bei Verlust der Feuchtigkeit beobachten. Die im Mikroskop auftauchenden Bilder können ohne Schwierigkeit in einer Zeichnung festgehalten, die Wirkungsweise der Membranen im Einzelfall jedoch nicht beschrieben werden, wenn man der Natur keinen Zwang antun will, denn es ist unmöglich, festzustellen, daß in einem gegebenen Falle die eine Wand sich in dieser, die andere sich in jener Richtung verkürzt. Das ganze Schwellgewebe ist mit einem äußerst komplizierten Gebäude zu vergleichen, das sehr zahlreiche größere und kleinere Zimmer besitzt, dessen Wände, die zweifellos auch materiell verschieden sind, alle bei Wasserverlust einen Zug aufeinander ausüben, so daß im Zustand der Trockenheit alle Räumlichkeiten des Gebäudes gestaltlich in nichts mehr an den früheren Zustand erinnern. Wie es scheint, werden aber die einzelnen Stockwerke des Schwellgewebegebäudes bei der Kontraktion nicht gleichmäßig in Anspruch genommen. In meiner Schrift „Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen usw.“ habe ich auf pag. 95 hinsichtlich des Schwellgewebes von Polytrichum commune, das in seiner größten Dicke 4—5 Zellschichten erkennen läßt, darauf hingewiesen, daß wohl nur die oberen Zellen als Schwellgewebe in Betracht kämen. Diesen Standpunkt muß ich aber auf Grund neuerer Beobachtungen verlassen und dahin korrigieren, daß auch die übrigen Zellen an der Zusammenziehung beteiligt sind. Die größeren Zellen in der Mittelschicht des Schwellgewebes dieser Art (siehe Fig. 19 pag. 95) können als Analogon zu den weitlumigen Deutern der Blattrippe aufgefaßt werden, eine Vermutung über ihre Funktion möchte ich aber nicht äußern.

Auf einen anatomischen Unterschied im Bau der oberen und unteren Epidermis des Schwellgewebes habe ich bereits früher hingewiesen. Es ist noch nachzutragen, daß die untere Epidermis die obere an Dicke meist nicht unbedeutend übertrifft, zu den schon erwähnten Wandverdickungen tritt also noch die Membran selbst als tissu de ré-

sistance hinzu. Auch sind die Lumina der dorsalen Epidermiszellen weit größer, als die der oberen.

Bei Polytrichum usambaricum Broth. ist ein typisches Schwellgewebe nicht ausgebildet. Scheide und Spreite sind nicht, wie z. B. bei Polytrichum commune L., als besondere Blattabschnitte zu unterscheiden. Es ist aber ein Gewebe vorhanden, das man als schwellgewebeähnlich bezeichnen kann. Dieses Gewebe nimmt eine bedeutende Fläche der unteren Blattpartie ein und unterscheidet sich, was die Gestalt der Zellen anbelangt, durchaus nicht von den Elementen, welche die einschichtigen Säume der oberen Laminarteile zusammensetzen. Gegenüber wasserentziehenden Reagentien, z. B. Glyzerin, verhält es sich genau so wie das echte Schwellgewebe von Polytrichum commune, piliferum, von Dawsonia, Lyellia u. a. Die Kontraktion erfolgt aber hier, wie man unter dem Mikroskop deutlich verfolgen kann, vornehmlich in der Richtung senkrecht zur Längsachse, also im Gegensatz zu der von Polytrichum commune u. a., das sich, wie bekannt, in der Richtung der Längsachse zusammenzieht. Es läßt sich aber auch bei Polytrichum usambaricum eine weniger bedeutende Zusammenziehung parallel zur Längsachse konstatieren.

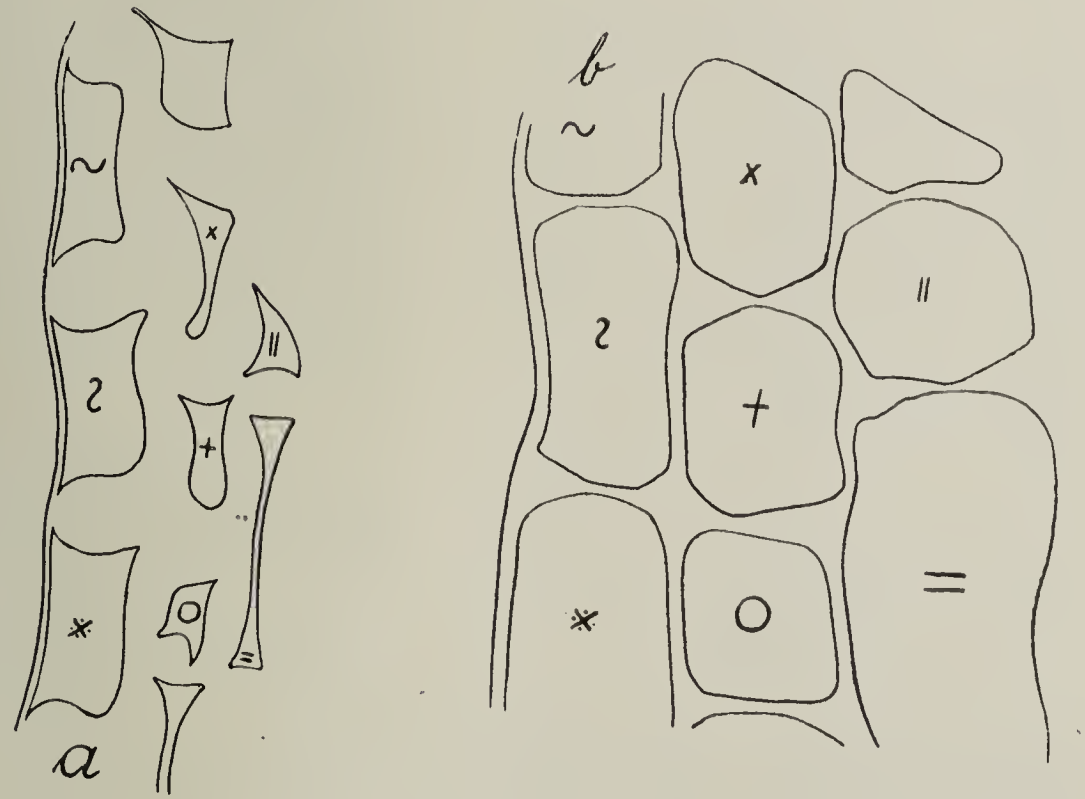

Fig. 6.
Polytrichum usambaricum Broth.
a Gewebe im geschrumpften Zustand.
b Gewebe im feuchten Zustand.
Die entsprechenden Zellen sind durch übereinstimmende Zeichen kenntlich gemacht.

Eine Vergleichung der Fig. 6 *a* und *b* mag dartun, daß mit der Schrumpfung eine sehr bedeutende Verkleinerung und Gestaltänderung des Zellumens verbunden ist. Ohne weiteres ersieht man aus Fig. 6 *a*, daß die Querkontraktion, verglichen mit der Zusammenziehung in der

Längsachse des Blattes, überwiegt. Man wird erstaunt sein darüber, daß die zuvor viel schmäleren Membranen nach Einbuße des Wassers an Breite ganz bedeutend gewonnen haben. Bei verschiedener Einstellung an frischem Material beobachtet man, daß die Wände nach der Unterseite hin nicht unbeträchtlich an Dicke zunehmen. Dasselbe Resultat ergibt sich, wenn man das Objekt umdreht und nun die Stärke der Membranen an der Unterseite mit der an der Oberseite vergleicht. Die Membranen schrumpfen, wie es sich von selbst versteht, besonders nach zwei Richtungen zusammen, in seitlicher Richtung und von oben nach unten. An der Rückenseite liegen aber die schon früher erwähnten parallel der der Längsachse des Blattes verlaufenden Verdickungsstreifen, die verhindern, daß am Rücken eine ebenso große Kontraktion wie an der Oberseite stattfindet, einer seitlichen Zusammenziehung bieten jene Membranleisten aber kein Hindernis dar. Ob die Epidermiswände der Rückenseite nicht stärker sind als die ventralen, habe ich aus Mangel an Material nicht feststellen können. Auch bei dieser Art beobachtet man im Schwellgewebe Zellenkomplexe, deren Zellen durch ihre Größe, Gestalt und sehr eigentümliche Orientierung der Wände von den benachbarten Elementen abweichen (siehe die mittleren zwei Zellreihen von Fig. 7).

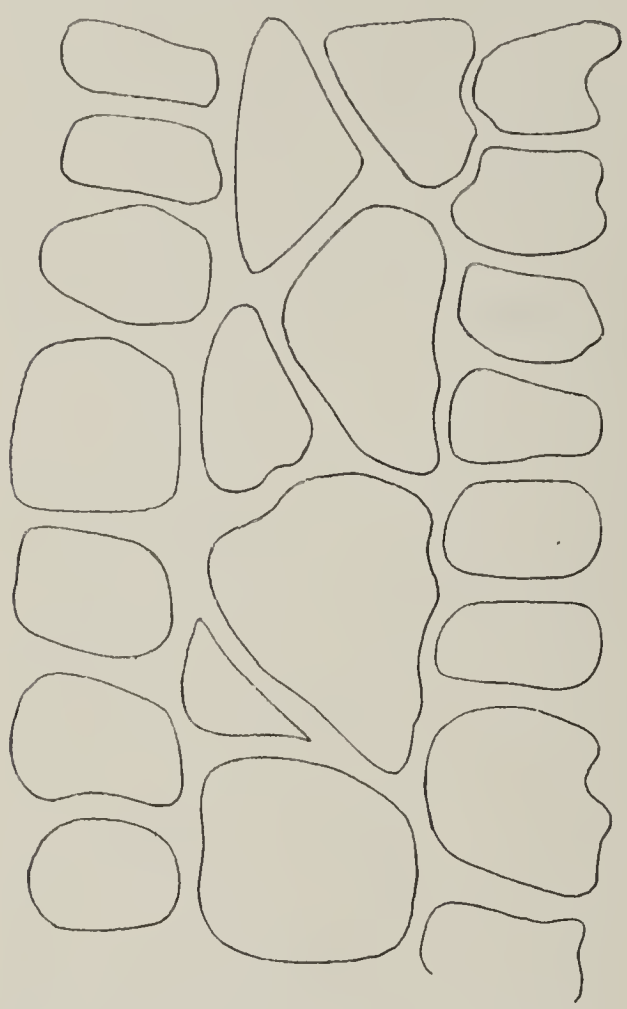

Fig. 7. Polytrichum usambaricum Broth.

Es schien mir von Interesse zu sein, etwas Näheres über das Verhalten des Schwellgewebes im polarisierten Lichte und über die Lage der optischen Elastizitätsellipsen der Schwellgewebezellwände und anderer Membranen in Erfahrung zu bringen, zumal erwartet werden durfte, daß beim Auftreten von Additions- und Subtraktionsfarben die Anisotropie der Membranen besonders klar hervortreten werde, eine Vermutung, deren Richtigkeit ich durch die Untersuchung nach jeder Richtung hin bestätigt fand.

Stärkekörner der Kartoffel, des Weizens, der Bohne u. a. sind bekanntlich doppeltbrechend, bei Anwendung der Interferenzfarbe Rot

I. Ordnung liefern sie, falls das Gipsplättchen mit den Polarisationsebenen einer der gekreuzten Nicols einen Winkel von 45° bildet, ein dunkles Kreuz, das in der Lage seiner beiden Balken mit den Polarisationsebenen der gekreuzten Nicols koinzidiert. Die Zwischenräume zwischen den Ästen des Kreuzes erscheinen abwechselnd in der Additionsfarbe Blau und in der Subtraktionsfarbe Gelb. Die Richtung der blauen Quadranten der Stärkekörner ist nun die Richtung der längeren, die Richtung der gelben Quadranten die Richtung der kürzeren Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens.

Die Wände der Schwellgewebezellen, die dickwandigen Membranen der Blattstereome stimmen, was die Lage der Elastizitätsellipsen anbelangt, nicht mit den Stärkekörnern überein; es gilt für sie, was Strasburger in seinem „Praktikum“ auf S. 239 u. 240 über das Verhalten des Kiefernholzes im polarisierten Lichte sagt. Es ist nämlich „die längere Achse der optischen Elastizitätsellipse tangential, die kürzere radial gerichtet“, während für die Stärkekörner das Umgekehrte zutrifft. Bei manchen, besonders etwas tiefen Einstellungen erscheinen z. B. die Zellen der Sklerenchymplatten durchaus stärkekornähnlich, ein dunkles Kreuz tritt sehr scharf hervor, seine Zwischenräume sind von den nicht

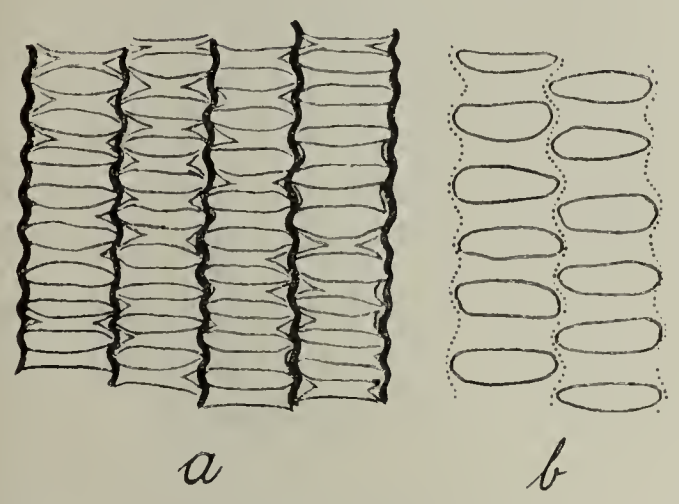

Fig. 8. Polytrichum nano-globulus C. M.
a Schwellgewebezellen im polarisierten Lichte bei gekreuzten Nicols.
b Bei gewöhnlicher Beleuchtung.
Die Mittellamellen der Querwände sind nicht gezeichnet.

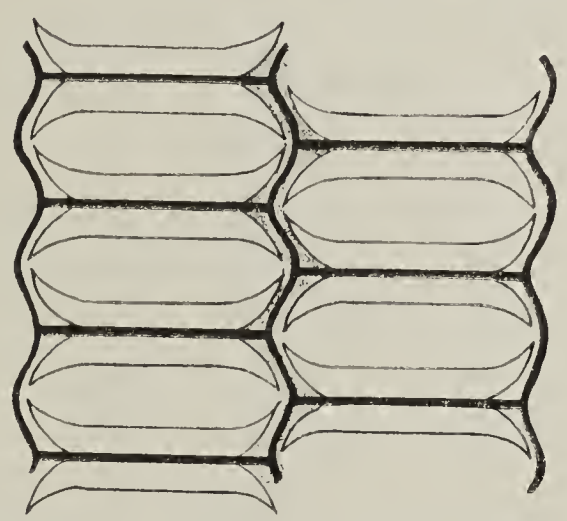

Fig. 9. Polytrichum nano-globulus C. M.
Zwei Schwellgewebezellenzüge. Schematisch.

gleichmäßig aufleuchtenden Membranschichten erfüllt. Bei Verwendung von Rot I. Ordnung stellen sich die Additions- und Subtraktionsfarben ein, wodurch der Eindruck eines Stärkekorns noch erhöht wird. Wo wir bei dem Stärkekorn der Bohne Additionsfarbe Blau sehen, erblicken wir bei den Zellen der Sklerenchymplatten die Subtraktionsfarbe Gelb und umgekehrt.

Bei Polytrichum nano-globulus C. M., das ich sehr genau untersuchte, ist das Schwellgewebe sehr scharf vom Gewebe der Scheide abgesetzt. Im polarisierten Lichte gewährt es unter bestimmten Stellungen den Eindruck, wie ihn die etwas schematisierte Figur 8*a* wiedergibt. Wir sehen die Querwände in mattgoldenem Lichte schimmern, während die Längswände sich in Form einer Schlangenlinie hinziehen. Die Querwände erscheinen als vergoldete Sprossen einer sonst schwarz gefärbten Leiter. Das ist aber nicht das Wichtigste. Was am meisten in die Augen fällt, ist die Differenz in der Konturierung zwischen den Querwänden der Figuren 8 u. 9; hierbei darf aber nicht übersehen werden, daß die zwischen je zwei gabelartigen Auszweigungen gelegenen Teile der Querwände im polarisierten Lichte meist nicht zur Geltung gelangen, also dunkel erscheinen. Die gabelartigen Auszweigungen von mattgoldener Färbung gehen nun in der Weise auseinander, daß sie in je zwei benachbarte Wellentäler der hin und her gebogenen Längswände hineingreifen. Dasselbe gilt von seitlich gelegenen benachbarten Zellen. Je zwei Gabeläste gehen also in den Winkel von je zwei Gabelästen einer daneben liegenden Zelle. Durch das Verhalten der Querwände dem polarisierten Lichte gegenüber ist erwiesen, daß jene nach den beiden Enden hin sich verschieden verhalten. Wenn man die Finger beider Hände mit ihren Spitzen aufeinandersetzt und darauf mit gleichen und entgegengesetzt gerichteten Kräften sie gegeneinander drückt, so tritt keine Bewegung ein. Setze ich aber die Finger der einen Hand um ihre eigene Breite ungefähr zur Seite, so verschieben sich, wenn ich obige Kräfte wirken lasse, die Finger beider Hände zwischeneinander. Würde ich in letzterem Falle zuvor ein Stück Tuch zwischen die Finger legen, so legt es sich in Falten, sobald ich die Finger in gedachter Weise verschiebe. Das gefaltete Tuch ist in der Figur 9 durch die Schlangenlinie wiedergegeben. Es ist also, noch bevor die Eintrocknung eintritt, schon im turgeszenten Gewebe die Faltung der in longitudinaler Richtung verlaufenden Wände vorhanden, sie braucht also nicht erst noch hervorgerufen zu werden, wenn der Wasserverlust sich vollzieht, worauf ich großes Gewicht lege. Daß sich die Faltung verstärkt, sobald die Membranen ihr Wasser verlieren, versteht sich von selbst. Es ist dies aber eine Sache für sich, die unseren Einblick in den Mechanismus der Schwellgewebezellen um keinen Schritt fördert.

Im polarisierten Lichte bei gekreuzten Nicols zeigen die Membranen das entgegengesetzte Verhalten, vorausgesetzt, daß die Lage des Objekts keine Änderung erfährt. Entfalten die Querwände des Schwell-

gewebes ihren hellsten Glanz, so bleiben die entsprechenden Membranen der Scheide dunkel (Fig. 10). Diese erscheinen, ganz abweichend von den gewöhnlichen Verhältnissen, als dunkle Kreise oder Ellipsen, deren Mittellamellen, im Gegensatz zu denen der Schwellgewebezellen, hell aufleuchten. An diese helle Mittellinie stoßen beiderseits dunkle Linien an, auf diese folgen wieder hellere Partieen, die nach der Peripherie allmählich in Schwarz übergehen. Auch den Längswänden der Scheidenzellen scheint, verglichen mit denen des Schwellgewebes, ein entgegengesetztes optisches Verhalten zuzukommen. Sie besitzen eine dunkle Mittellamelle und hell aufleuchtende Verdickungsschichten. Bei den Längswänden der Schwellgewebezellen kommt wegen der Mehrschichtigkeit das Hell und Dunkel nicht zur Geltung. In der Übergangszone von Scheide zu Spreite kann man nur eine allerdings anscheinend regellose Verteilung von Hell und Dunkel feststellen. Diese Zellen vereinigen gleichsam die Gegensätze, die wir an den Membranen von Scheide und Spreite beobachten. Auch die Epidermiswände beider Teile haben ein abweichendes Verhalten. Dreht man das Objekt, so verdunkeln sich im Schwellgewebe die Außenwände, während sie in der Scheide heller werden, bei weiterer Drehung tritt der umgekehrte Fall ein.

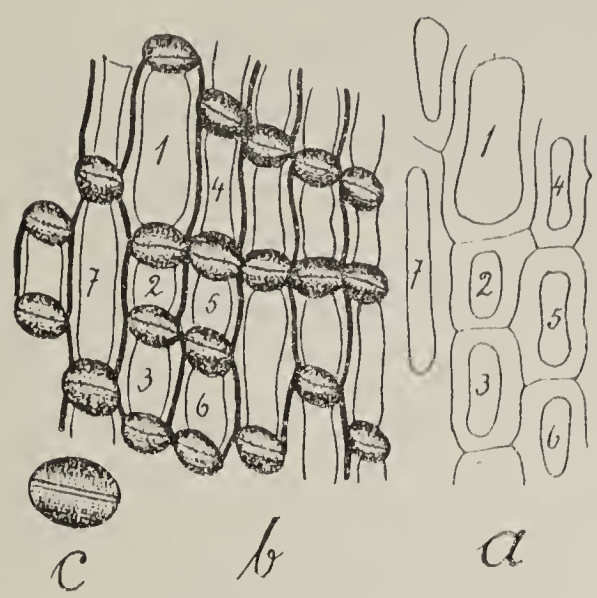

Fig. 10. Polytrichum nano-globulus C. M.
a Zellen aus dem oberen Teil der Scheide bei gewöhnlicher Beleuchtung.
b Im polarisierten Lichte bei gekreuzten Nicols.
c Querwand.

Sobald der Wasserverlust des Schwellgewebes beginnt, treten unter normalen Umstäden große Luftblasen aus diesen hervor, gleichzeitig erfolgt eine Annäherung der Querwände, die sich, wie bereits hervorgehoben, so weit steigern kann, daß das Lumen vollständig verschwindet. Man sieht auch deutlich, wie die zarteren Teile der Längswände nachgeben und sich stärker falten, man hat den Eindruck, als ob hier der Wasserverlust am größten sei, daß hier also die Wandteile am stärksten schrumpfen, um eine Annäherung der Querwände zu ermöglichen. Es sind aber noch die Epidermiswände und andere Wandteile zu berücksichtigen, ohne deren gleichzeitige Schrumpfung die Kontraktion nicht vor sich gehen kann. Eine Faltung der Epidermiswand habe ich nicht

beobachten können, wahrscheinlich erfährt sie aber doch eine beträchtliche Zusammenziehung. Nachdem das Schwellgewebe sich zum Teil zusammengezogen hat, sieht man nämlich im Lumen der Zellen höchst eigenartige Streifen in großer Menge nebeneinander auftreten, die der größten Achse des Lumens parallel laufen, in der Regel also in der Querrichtung des Blattes sich erstrecken. Ich habe mich bemüht, die Ursache dieser Erscheinung zu ermitteln, bin aber zu keinem befriedigenden Ergebnis gelangt. Es muß dahingestellt bleiben, ob es sich, was das Wahrscheinlichste ist, um zarte Faltungen der Außenwand handelt oder ob Veränderungen im Zellinnern der Erscheinung zugrunde liegen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 101

Autor(en)/Author(s): Lorch Wilhelm

Artikel/Article: Der feinere Bau und die Wirkungsweise des Schwellgewebes bei den Blättern der Polytrichaceen 373-394