© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sitzung vom 28. Juli 1893.

Vorsitzender: Herr SCHWENDENER.

Als ordentliche Mitglieder sind vorgeschlagen die Herren:

C. Rumm in Stuttgart, Charlottenplatz 1 (durch FÜNFSTÜCK und SCHWENDENER).

Gastone Cerulli-Irelli, Dr. phil., in Teramo (Italien) (durch KNY und CARL MÜLLER).

Mittheilungen.

43. L. Kny: Ueber das Zustandekommen der Membranfalten in seinen Beziehungen zum Turgordruck[1]).

Mit 2 Holzschnitten.

Eingegangen am 8. Juli 1893.

Seit SACHS in seinem Lehrbuch der Botanik[2]) zum ersten Male den Satz ausgesprochen hatte, dass Zellmembranen nur dann eines Flächenwachsthums fähig sind, wenn die Zellen sich im Zustande des Turgors befinden, hat diese Lehre fast allgemeine Zustimmung gefunden.

1) Die folgende Mittheilung deckt sich in Inhalt und Untersuchungsmethode zum grossen Theile mit der kürzlich erschienenen Abhandlung von A. ZIMMERMANN „Zur Wachsthumsmechanik der Zellmembran" (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, herausgegeben von A. ZIMMERMANN, I (1893), p. 198ff.). Diese Abhandlung wurde mir erst bekannt, nachdem mein Manuscript nahezu fertiggestellt war. Wenn ich meine Resultate, obschon sie in der Hauptsache nur eine Bestätigung der ZIMMERMANN'schen sind, dennoch der Oeffentlichkeit übergebe, so geschieht dies deshalb, weil ZIMMERMANN die besonders günstigen Antheridienschilder der *Characeen* nicht untersucht hat, und weil andere Objecte, die mir vorgelegen hatten, den von genanntem Forscher bearbeiteten zwar verwandt, aber nicht identisch mit ihnen sind.

2) III. Aufl., 1873, p. 699.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In der Deutung des ursächlichen Zusammenhanges zwischen Flächenwachsthum und Turgor stehen sich, wie bekannt, zwei Auffassungen gegenüber. SACHS und DE VRIES[1]) nehmen an, dass durch den auf der Membran von innen her lastenden hydrostatischen Druck ihre kleinsten Theile auseinander gedrängt werden und neue Micellen plastischer Substanz in die nunmehr erweiterten Lücken sich einschieben; SCHMITZ[2]) und STRASBURGER[3]) dagegen lassen die Membran durch den Turgor gedehnt und durch Auflagerung neuer Micellen von innen her verstärkt werden.

Beide Auffassungen setzen voraus, dass der Innenraum der Zelle im Verlaufe des Flächenwachsthums sich dauernd vergrössere, soweit nicht das Dickenwachsthum der Membran der Vergrösserung entgegenwirkt. Ist die Vergrösserung keine allseitig gleichmässige, so müssen die Stellen bevorzugten Flächenwachsthums sich nach aussen vorwölben.

Bekanntlich giebt es nun aber eine Reihe von Fällen, in denen anscheinend das Gegentheil stattfindet, wo die Membran Falten wirft, welche in den Innenraum der Zelle eindringen.

Sehr verbreitet sind solche Einfaltungen an den Membranen der Epidermiszellen der Blumenblätter, besonders in gewissen Familien der Dicotyledonen[4]). Die beiden Lamellen der Membranfalte liegen hier entweder flach aufeinander, oder sie umschliessen eine kleine, nach aussen von der Cuticula überdeckte Intercellularlücke. In Laubblättern tritt an den Seitenwänden der Epidermiszellen bekanntlich häufig Wellung auf; doch steigert sich dieselbe sehr selten bis zu ausgegesprochener Einfaltung[5]).

Nicht ganz so häufig treten ähnliche Bildungen im Assimilationsgewebe der Laubblätter auf. Hier wurden sie zuerst von MEYEN[6]) bei *Pinus silvestris* gesehen und später bei verwandten Coniferen von

---

1) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1878.

2) Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 6. December 1880.

3) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882, p. 177 ff.

4) Vergl. besonders: G. H. HILLER, Ueber Intercellularlücken zwischen den Epidermiszellen der Blüthenblätter (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., II (1884), p. 21), derselbe: Untersuchungen über die Epidermis der Blüthenblätter (Jahrb. f. w. Bot. XV (1884), p. 411) und E. KÖHNE, Ueber Zellhautfaltungen in der Epidermis von Blumenblättern und deren mechanische Function (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. II (1884), p. 24).

5) P. MAGNUS, Ueber das Auftreten von Einfaltungen der Zellmembran bei den Pflanzen (Verhandl. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg, 1876, p. 93 der Abhandlungen).

6) Neues System der Pflanzenphysiologie I. (1837), Taf. VI, Fig. 17.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anderen Forschern aufgefunden. KARELTSCHIKOFF[1]) und P. MAGNUS[2]) beobachteten sie bei einer Anzahl von Gräsern, am schönsten bei Arten der Gattung *Bambusa*, und G. HABERLANDT[3]) wies ihr Vorkommen bei einer grösseren Zahl von Ranunculaceen (*Trollius europaeus*, *Caltha palustris*, *Paeonia tenuifolia*, *Clematis integrifolia*, *Anemone silvestris*), ferner bei *Sambucus nigra*, *Alstroemeria psittacina* und einer Anzahl von Farnen nach. HABERLANDT hat diesen Zellen den Namen „Armpalissaden" gegeben. Diese Bezeichnung giebt der Auffassung Ausdruck, dass die Membraneinfaltungen in den betreffenden Fällen einen Ersatz für die fehlende Fächerung durch vollständige, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Scheidewände bieten, deren reichliches Auftreten zur Entstehung des typischen Palissadengewebes geführt haben würde. In beiden Arten des Palissadengewebes wird die Oberfläche der Membran vergrössert, um für möglichst zahlreiche, wandständige Chlorophyllkörper Raum zu gewinnen.

Von den übrigen, in der Litteratur namhaft gemachten Fällen von Membraneinfaltung sind noch drei besonders bemerkenswerth: einmal das sehr ausgezeichnete Vorkommen in den Schildern des Antheridiums der *Characeen*; ferner die ringförmigen Einfaltungen an den Querscheidewänden einer Anzahl von *Spirogyra*-Arten, und endlich die der Quertheilung der *Oedogonium*-Zellen vorhergehende Bildung eines Ringwulstes von Membransubstanz unterhalb der nächstoberen Scheidewand.

Sieht man für's Erste von der eigenartigen Bildung des Zellstoffwulstes bei *Oedogonium* ab, so giebt es für das Zustandekommen der Membraneinfaltungen drei Möglichkeiten: 1. Entweder bildet sich die Einfaltung durch actives Membranwachsthum, das den Turgordruck überwindet; oder 2. die Einfaltung ist nur eine scheinbare; in Wirklichkeit sind diejenigen Membranpartien, welche später am tiefsten eingefaltet erscheinen, im Flächenwachsthum den übrigen Membranpartien gegenüber zurückgeblieben, wir haben also thatsächlich Ausfaltungen, nicht Einfaltungen vor uns; oder 3. das später als Falte erscheinende Membranstück ist eine Neubildung; es wird als einfache, der Aussenmembran innen aufgesetzte Leiste sichtbar, welche dadurch, dass ihre Substanz sich in einer mittleren Lamelle chemisch und optisch verändert, das Aussehen einer Falte gewinnt.

Nach den Untersuchungen STRASBURGER's[4]) weist in den von

---

1) Ueber die faltenförmigen Verdickungen in den Zellen einiger *Gramineen* (Bullet. de la Soc. impér. des naturalistes de Moscou, XLI (1868), p. 180).

2) l. c. p. 90.

3) Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen (Jahrb. f. w. Bot. XIII (1882), p. 97 ff.).

4) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882, p. 195 ff., und Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute (Histologische Beiträge, Heft II, Jena 1889, p. 159 ff.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihm behandelten Fällen die Beobachtung auf den dritten Entstehungsmodus hin. Doch kann das mikroskopische Bild für sich allein keinen sicheren Aufschluss darüber geben, ob die homogen erscheinende Leiste in ähnlichem Sinne, wie die ringförmig nach innen wachsende Scheidewand einer sich theilenden *Spirogyra*-Zelle, eine Neubildung ist. Es wäre ebenso denkbar, dass das anscheinend einfache Membranstück thatsächlich doch durch Einfaltung oder Ausfaltung der vorhandenen Aussenmembran gebildet wurde, dass aber die beiden einander berührenden Lamellen der Falte von Anfang an so innig mit einander verschmolzen waren, dass für den Beobachter die Grenze zwischen ihnen vollständig verschwindet. Tritt sie später deutlich hervor, so ist damit nichts Neues gegeben, sondern das seit Beginn der Leistenbildung Bestehende ist dadurch nur augenfällig geworden.

Da die Beobachtung, wie wir sehen, z. Z. nicht im Stande ist, für sich allein die Entscheidung zu treffen, welche der drei vorstehend angedeuteten Möglichkeiten dem wahren Sachverhalte entspricht, schien es mir wünschenswerth, für die Deutung des Zustandekommens der Membranfalten noch andere Thatsachen zu Hilfe zu nehmen. Die Vergleichung der Dimensionen junger Zellen, bei denen die Faltenbildung eben begann, mit denen erwachsener Zellen versprach werthvolle Fingerzeige zu geben. Wenn nach dem Beginne der Einfaltung resp. Leistenbildung die Kante einer Membranfalte einer in derselben Zelle ihr gegenüberliegenden Falte oder, falls eine solche, wie in den Armpalissaden von *Bambusa vulgaris*, nicht gebildet wird, der gegenüberliegenden Membran sich nähert, so wäre damit zum Mindesten ein sehr hoher Grad von Wahrscheinlichkeit gegeben, dass eine Ausfaltung nicht vorliegt, sondern dass die Membranfalten entweder als Neubildung entstehen oder durch Wachsthum in einer der Wirkung des Turgordruckes entgegengesetzten Richtung zu Stande gekommen sind.

Sichergestellt wäre dies freilich immer noch nicht; denn es können, wenn eine Zelle im Gewebeverbande mit anderen steht, trotz Steigerung ihres eigenen Turgors und trotz Vergrösserung ihres Innenraumes, durch Erhöhung des Seitendruckes von Nachbarzellen Formveränderungen hervorgerufen werden, welche ihre Ausdehnung nach einer Richtung vermindern. Hierauf beruht, wenigstens zum Theil, die Verschmälerung der Spaltöffnungsschliesszellen beim Oeffnen der Spalte unter dem Einflusse des Lichtes. Zum Theil freilich sind es die Verschiedenheiten in der Membrandicke der einzelnen Spaltöffnungsschliesszelle, welche bewirken, dass, trotz Vergrösserung des Innenraumes durch Steigerung des Turgordruckes, doch die gegenüberliegenden Seitenwände sich einander nähern[1]).

---

1) Vergl. Errera, Sur les appareils destinés à démontrer le mécanisme de la turgescence et le mouvement des stomates (Bullet. de l'Acad. royale de Belgique,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie man sieht, ist die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen, dass nach innen vorspringende und einander gegenüberliegende Falten derselben Zelle in fertigem Zustande einander etwas mehr genähert sind, als in einem früheren Entwickelungszustande, ohne dass an den eingefalteten Membranpartien Wachsthum in einem der Turgorkraft entgegengesetzten Sinne stattgefunden hat. Die Wahrscheinlichkeit liegt freilich nach der entgegengesetzten Seite.

Als besonders günstige Objecte für Messungen erwiesen sich die Schilder des *Characeen*-Antheridiums und die Epidermiszellen der Blumenblätter gewisser *Dicotyledonen*-Arten. Das *Characeen*-Antheridium bietet den grossen Vortheil, dass es in seinem natürlichen Vegetationsmedium untersucht werden kann. An Blumenblättern lässt sich die Epidermis meist unschwer abziehen und im Zustande voller Turgescenz ihrer Zellen in Wasser übertragen. Bei den Armpalissaden der

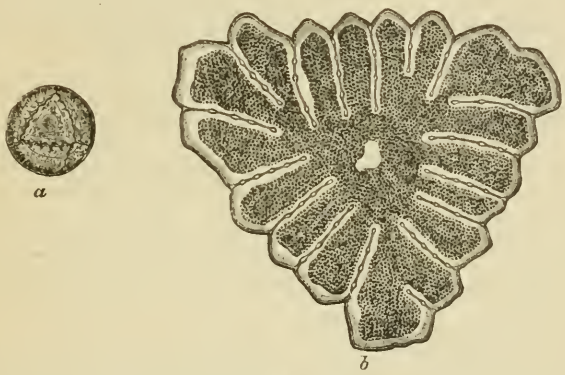

Fig. 1. Antheridium von *Chara fragilis*: *a*: junges Antheridium, von aussen gesehen, so orientirt, dass eines der vier oberen dreiseitigen Schilder die Mitte einnimmt; die Seitenwände beginnen sich einzufalten: b: isolirtes Schild eines reifen Antheridiums. — 170mal vergr.

Laubblätter ist es nicht nur störend, dass sie nur an Schnitten untersucht werden können, bei deren Herstellung der Turgor an den verletzten Zellen nothwendiger Weise aufgehoben wird; auch die Luftausscheidung in die Intercellularen des Assimilationsgewebes macht in gewissen Fällen längeres Liegen der Schnitte in ausgekochtem Wasser oder Anwendung von Aufhellungsmitteln nothwendig. Die ursprünglichen Dimensionen der Zellen werden hierdurch mehr oder weniger verändert.

3me série, t. XVI (1888), p. 464). Hier sind auch die früheren Arbeiten besprochen.

Zur Demonstration der oben hervorgehobenen Thatsache empfiehlt sich das Errera'sche, in vorstehender Abhandlung beschriebene Spaltöffnungsmodell. Freilich sind in demselben die beiden Schliesszellen mit einander verbunden, beeinflussen also bis zu einem gewissen Grade gegenseitig ihre Formänderungen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Spirogyren mit eingefalteten Querwänden besitzen die oben hervorgehobenen Vorzüge der *Characeen*-Schilder in vollstem Masse. Leider war bei der mir zur Verfügung stehenden Art die Länge der Gliederzellen eine so ungleiche, dass vergleichende Längenbestimmungen von Zellen, bei denen die Einfaltungen sich eben im Beginne ihrer Bildung befanden, und solchen, bei denen sie fertig gebildet waren, kein brauchbares Resultat ergaben.

I. Membranfaltungen in den Schildern des Antheridiums von Chara fragilis.

Von den jungen und halbreifen Antheridien wurden nur solche für die Messungen ausgewählt, an denen eines der vier scheitelständigen dreiseitigen Schilder genau nach oben gekehrt war, also die Mitte des mikroskopischen Bildes einnahm.

Die am Schlusse zusammengestellten Messungen erwachsener Schilder beziehen sich ausnahmslos auf solche, die eben erst durch Aufspringen reifer Antheridien frei geworden waren.

Sämmtliche Objecte lagen in reinem Wasser.

Die Einheit der angeführten Mikrometer-Werthe ist $= {}^1/_{355}$ *mm*.

1. Junges, noch ungefärbtes Antheridium (Durchm. $22^1/_4$), dessen Schilder die ersten Spuren von Einfaltung als seichte Erhebungen zeigten:
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 14, $12^1/_2$, 13.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, die Falten innen berührenden Dreiecks: $13^1/_2$, 12, $12^1/_2$.
2. Junges, noch ungefärbtes Antheridium (Durchm. 23), dessen Schilder die ersten Spuren von Membranfaltung zeigten.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 12, $12^3/_4$, 13.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, die Falten innen berührenden Dreiecks: $11^1/_2$, $12^1/_4$, $12^1/_2$.
3. Junges Antheridium mit den ersten Spuren von Rothfärbung (Durchm. 26) und mit beginnender Membranfaltung in den Schildern.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 14, 16, $14^1/_2$.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 13, 15, $13^1/_2$.
4. Junges, im Beginne der Rothfärbung befindliches Antheridium (Durchm. $27^1/_2$), auf dessen Schildern die Membranfalten schon deutlich hervortraten.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: $16^1/_2$, $15^1/_2$, 14.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 14, 14, $12^1/_2$.
5. Junges Antheridium mit den ersten Spuren von Rothfärbung (Durchm. 28), auf dessen Schildern die Membranfalten schon deutlich hervortraten.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: $18^1/_2$, 16, $16^1/_2$.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 16, 14, $13^1/_2$.
6. Junges, im Beginne der Rothfärbung befindliches Antheridium (Durchm. $28^1/_2$) Einfaltungen schon deutlich hervortretend.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 17, $17^1/_2$, 16.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 15, $14^1/_2$, 14.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

7. Junges, im Beginne der Rothfärbung befindliches Antheridium (Durchm. 26). Einfaltungen schon deutlich hervortretend.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 16, 17, 15.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 14, 15, 13½.
8. Junges, im Beginne der Rothfärbung befindliches Antheridium (Durchm. 28½). Einfaltungen schon deutlich hervortretend.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 21, 16, 16½.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 16, 13, 13.
9. Junges, im Beginne der Rothfärbung befindliches Antheridium (Durchm. 30). Einfaltungen schon sehr deutlich hervortretend.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 20, 21, 20.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, die Falten innen berührenden Dreiecks: 13, 14, 12.
10. Junges, schon deutlich roth gefärbtes Antheridium (Durchm. 35). Einfaltungen schon sehr deutlich hervortretend.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 21, 21, 21½.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 17, 17½, 17½.
11. Nahezu erwachsenes Antheridium (Durchm. 127) mit tief einspringenden Falten.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 72, 62, 61.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 26, 27½, 27.
12. Nahezu erwachsenes Antheridium (Durchm. 129) mit tief einspringenden Falten
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 67½, 66, 70.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 23, 34, 40.
13. Nahezu erwachsenes Antheridium (Durchm. 129) mit tief einspringenden Falten.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 81, 72, 82.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 30, 31, 32.
14. Isolirtes, dreieckiges Schild eines bei der Reife soeben zerfallenen Antheridiums.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 96½, 103½, 107.
   b) Entsprechende Seiten eines dem vorigen eingeschriebenen, seine Falten innen berührenden Dreiecks: 37, 35, 36.
15. Desgleichen.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 114, 117, 101.
   b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 51, 45, 39.
16. Desgleichen.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 113, 106, 100½.
   b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 49, 49, 47.
17. Desgleichen.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 89, 87, 92½.
   b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 35½, 38, 40.
18. Desgleichen.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 107, 107, 105.
   b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 58, 41, 46.
19. Desgleichen.
   a) Seiten des äusseren Dreiecks: 112, 113, 101.
   b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 47, 43, 49.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

20. Desgleichen.
    a) Seiten des äusseren Dreiecks: 93, 95, 94.
    b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 48, 49, 42.
21. Desgleichen.
    a) Seiten des äusseren Dreiecks: 104, 105, 106.
    b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 44, 39, 41.
22. Desgleichen.
    a) Seiten des äusseren Dreiecks: 114, 100, 103.
    b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 37, 34, 38.
23. Desgleichen.
    a) Seiten des äusseren Dreiecks: 123, 109, 97.
    b) Entsprechende Seiten des inneren Dreiecks: 56, 38, 31.

Aus den vorstehenden Zahlen ergiebt sich, dass die Schilder von *Chara fragilis* von dem ersten Hervortreten der späteren Falten als seichte Erhebungen bis zur vollen Ausbildung derselben nicht nur an Umfang erheblich zunehmen, sondern dass auch der von Falten freie Innenraum bis zur Zeit, wo die Schilder bei der Reife sich seitlich von einander trennen, eine bedeutende Vergrösserung erfährt. Die Messungen für sich allein würden also gestatten, die Faltenbildung hier als eine Ausfaltung zu betrachten.

II. Membranfaltungen an den Epidermiszellen von Blumenblättern.

Bei den im Folgenden angeführten Arten wurden stets die Epidermiszellen eines vollkommen entfalteten Blumenblattes mit denjenigen eines oder mehrerer jüngeren Blumenblätter desselben Pflanzenstockes verglichen. Bei einem derselben befanden sich die Membranfalten im ersten Stadium ihrer Entwickelung.

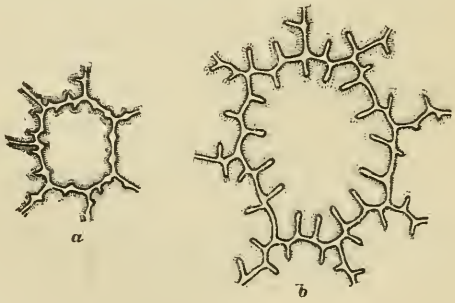

Fig. 2. Epidermiszellen der Blumenblätter von *Pelargonium inquinans*; *a*: grössere Epidermiszelle von der Unterseite eines jüngeren Blumenblattes, an welcher die Seitenwände eben beginnen, sich einzufalten; *b*: grössere Epidermiszelle von der Unterseite eines entfalteten Blumenblattes desselben Blüthenstandes. 640 mal vergr.

An den Blumenblättern wurde die Epidermis stets dem mittleren Theile der unteren Blattseite entnommen. Für rasche Uebertragung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Präparate in den Wassertropfen des Objectträgers wurde Sorge getragen.

In jedem Einzelfalle wurden die Abstände der gegenüberliegenden Falten von je 12 Epidermiszellen gemessen und das Mittel berechnet. Um die Messungen mit einander vergleichbar zu machen, wurden jedesmal solche Zellen zur Messung ausgewählt, in welchen die gegenüberliegenden Falten einen besonders geringen Abstand zeigten. Waren in einer jungen Epidermis die Falten noch nicht sicher erkennbar, so wurde der geringste Durchmesser von 12 der kleinsten Zellen bestimmt.

Die Einheit der Mikrometer-Werthe ist durchweg $^1/_{355}$ *mm*.

Pelargonium inquinans Ait. (Rothblühende Garten-Varietät).

Wegen der grossen Tiefe der Membranfalten und wegen der geringen Brechungen der Aussenwände ist diese Art besonders günstig.

1. Aus einem Blüthenstande einer kräftigen Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 5,62.
   b) Junges Blumenblatt, in dessen Epidermiszellen die Membranfalten als Leisten schon deutlich hervortraten: 4,27.
2. Aus einem anderen Blüthenstande derselben Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,19.
   b) Junges Blumenblatt, dessen Epidermis die Membranfaltung eben begonnen hatte: 4,54.
3. Aus einem anderen Blüthenstande derselben Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,19.
   b) Junges Blumenblatt, dessen Epidermiszellen ihre Membranfaltung eben begonnen hatten: 3,56.
4. Aus demselben Blüthenstande, wie 3.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 5,83.
   b) Junges Blumenblatt, dessen Epidermiszellen den ersten Beginn der Membranfaltungen zeigten: 3,42.
5. Aus einem anderen Blüthenstande derselben Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,15.
   b) Junges, ganz wenig über die Kelchblätter hervorschauendes Blumenblatt, dessen Epidermiszellen den ersten Beginn der Membranfaltungen zeigten: 3,60.
6. Aus einem anderen Blüthenstande derselben Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 5,02.
   b) Junges, nur mit der äussersten Spitze die Kelchblätter überragendes Blumenblatt, dessen Membranfaltungen im Beginn des Hervortretens waren: 3,81.
7. Aus demselben Blüthenstande, wie 6.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 5,83.
   b) Junges, nur mit der äussersten Spitze die Kelchblätter überragendes Blumenblatt (Membranfaltung beginnend): 3,19.
8. Aus einem anderen Blüthenstande derselben Topfpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 4,88.
   b) Junges, nur mit der äussersten Spitze die Kelchblätter überragendes Blumenblatt (Membranfaltung kaum sichtbar): 3,46.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Geranium macrorrhizum L.

Kräftige Freilandpflanze.

a) Entfaltetes Blumenblatt: 5,96.

b) Junges, vom Kelche ganz umschlossenes, aber schon gefärbtes Blumenblatt (erste Spuren der Membranfaltung sichtbar): 4,19.

Viola altaica Pall.

Die verglichenen Epidermisstücke waren sämmtlich dem mittleren Theile der Unterseite des unpaarigen (gespornten) Blumenblattes entnommen. Die besonders schmalen über den Leitbündeln liegenden Epidermiszellen blieben bei den Messungen unberücksichtigt.

1. Freilandpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 7,37.
   b) Blumenblatt einer Knospe desselben Sprosses, in welcher die Blumenblätter schon gefärbt waren. Membranfalten erst wenig hervortretend: 6,54.
   c) Blumenblatt einer noch jüngeren Knospe desselben Sprosses, dessen Epidermiszellen die ersten Spuren der Einfaltung zeigten: 5,20.
2. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,59.
   b) Blumenblatt einer dem Entfalten nahen Knospe desselben Stockes: 6,76.
   c) Blumenblatt einer ganz jungen, noch vom Kelche vollständig umschlossenen Knospe desselben Stockes. (Die Blumenblätter begannen sich zu färben): 5,21.
3. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 7,69.
   b) Blumenblatt einer Knospe desselben Sprosses, deren Blumenkrone erst wenig über den Kelch hervorschaute (Membranfaltungen erst angedeutet): 5,86.
4. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,62.
   b) Blumenblatt einer Knospe desselben Sprosses, deren Blumenblätter zwischen den Kelchblättern hervorschauten (Membranfaltungen beginnend): 4,56.
5. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,48.
   b) Blumenblatt einer Knospe, deren schon gefärbte Blumenblätter die Kelchblätter um ein sehr Geringes überragten (Membranfaltungen im Beginne der Bildung): 5,17.
6. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 7,21.
   b) Blumenblatt einer Knospe, deren Blumenblätter den Kelchblättern an Länge nahezu gleichkamen. (Membranfaltungen im Beginne der Bildung): 7,0.
7. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 6,65.
   b) Blumenblatt einer Knospe, deren Kelchblätter und Blumenblätter ohngefähr von gleicher Länge waren. (Membranfaltung kaum erst andeutungsweise vorhanden): 6,19.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

8. Freilandpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 7,75.
   b) Blumenblatt einer Knospe, deren Blumenblätter um ein Geringes über die Kelchblätter hervorragten. (Membranfaltung beginnend): 5,44.

Myosotis alpestris Schmidt.

1. Freilandpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 2,96.
   b) Junges Blumenblatt einer im Aufbrechen begriffenen Knospe. (Die Membranfaltungen waren schon deutlich kenntlich): 2,94.
2. Desgleichen.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 3,44.
   b) Junges Blumenblatt einer dem Aufblühen nahen Knospe. (Membranfaltung im ersten Stadium): 2,48.

Oenothera biennis L.

Freilandpflanze.
   a) Entfaltetes Blumenblatt: 2,04.
   b) Blumenblatt aus einer weit entwickelten, dem Aufblühen nahen Knospe. Membranfalten als kleine knöpfchenförmige Verdickungen eben hervortretend: 1,85.

Auf weitere Messungen wurde bei dieser Art Verzicht geleistet, da die Blumenblätter im entwickelten Zustande sehr rasch welken und es deshalb schwer gelingt, die Epidermis in turgescentem Zustande auf den Objectträger zu übertragen.

Wie vorstehende Zahlen zeigen, ergiebt die Epidermis der Blumenblätter bei den von mir untersuchten Arten dasselbe Resultat, wie die Schilder des *Chara*-Antheridiums. Die Messungen zeigen, dass vom ersten Auftreten der Membranfalten an der von Falten freie Innenraum der Zelle sich andauernd vergrössert. Nur die Blüthe 2 b von *Viola altaica* verhielt sich abweichend; doch ist die Abweichung eine so geringe, dass man berechtigt ist, dieselbe als innerhalb der Grenzen individueller Schwankungen liegend zu betrachten.

III. Membranfaltungen der Armpalissadenzellen von Laubblättern.

Die Einheiten der im Folgenden gegebenen Zahlen entsprechen bei *Pinus austriaca* und *Sambucus nigra* je $^1/_{355}$ *mm*, bei *Bambusa vulgaris* je $^1/_{665}$ *mm*. Das Mittel wurde fast immer von 12 Einzelmessungen berechnet.

Pinus austriaca Tratt.

Der Baum, welchem die vorjährigen und die eben austreibenden Nadeln entnommen wurden, befindet sich im Berliner botanischen Garten seit mehreren Decennien an derselben Stelle. Dieser Umstand ist deshalb von Wichtigkeit, weil die in dem ersten oder in den ersten Jahren nach der Verpflanzung eines jungen Baumes ausgetriebenen Nadeln an Grösse hinter den früheren zurückstehen. Die Armpalissaden in den Nadeln zweier aufeinanderfolgenden Jahrgänge von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zweigen sind mithin an einem solchen Baum in ihren Dimensionen nicht vergleichbar.

Da die Ausbildung der Gewebe in den *Pinus*-Nadeln eine basipetal-fortschreitende ist und man deshalb nicht mit voller Sicherheit anzugeben vermag, welche Schnitthöhe der erwachsenen Nadel einer gewählten Schnitthöhe in einer jungen Nadel entspricht, habe ich der grösseren Sicherheit wegen die Bestimmungen in einigen Blättern nicht nur im oberen, sondern auch im mittleren bezw. unteren Theile vorgenommen.

Die untersuchten Armpalissaden befanden sich stets an der flachen Seite des Blattquerschnittes und gehörten der äussersten Schicht des Assimilationsgewebes an. Bei den jungen Blättern wurden die Messungen an 12 Zellen mit besonders kleinem antiklinen Durchmesser, bei den erwachsenen Blättern an solchen Zellen ausgeführt, deren Falten besonders tief nach einwärts reichten. Sowohl der Durchmesser der jungen Zellen, als der Abstand der Membranfalten in den älteren Zellen wurde stets in der Richtung senkrecht zur flachen Blattseite bestimmt.

1. Vorjähriges Blatt.
   a) Mittlerer Theil: 5,50.
   b) Oberer Theil (nicht äusserste Spitze!): 5,30.
2. Anderes vorjähriges Blatt desselben Baumes.
   Mittlerer Theil: 3,67.
3. Anderes vorjähriges Blatt desselben Baumes.
   Mittlerer Theil: 4,15.
4. 3—4 *mm* langes Blatt eines austreibenden, 31 *mm* langen Sprosses, am 28. April untersucht. Nach der Form der jungen Armpalissaden zu urtheilen waren ihre Theilungen abgeschlossen, die Membranfaltung war aber noch nicht sichtbar.
   Oberer Theil: 5,69.
5. Circa 4 *mm* langes Blatt eines austreibenden, ca. 32 *mm* langen Sprosses, am 9. Mai untersucht. Die Theilungen in dem Assimilationsgewebe waren abgeschlossen, die Membranfaltungen waren aber noch nicht sicher erkennbar.
   Oberer Theil: 5,76.
6. Circa $6^1/_2$ *mm* langes Blatt eines austreibenden, ca. 41 *mm* langen Sprosses, am 15. Mai untersucht. Die Membranfaltungen begannen soeben aufzutreten.
   Oberer Theil: 6,06.
7. Circa 14 *mm* langes Blatt eines austreibenden, ca. 50 *mm* langen Sprosses, am 20. Mai untersucht.
   a) Oberer Theil (die Membranfaltungen waren schon ziemlich weit vorgeschritten): 3,71.
   b) Unterer Theil (die Membranfaltungen waren zum Theil im ersten Stadium der Bildung, zum Theil noch nicht sichtbar): 5,65.
8. Anderes ca. 14 *mm* langes Blatt desselben Sprosses, am 20. Mai untersucht.
   a) Oberer Theil (die Membranfaltungen waren schon ziemlich weit vorgeschritten): 3,77.
   b) Unterer Theil (die Theilungen waren im Assimilationsgewebe abgeschlossen, die Membranfaltungen aber waren noch nicht sichtbar): 5,65.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bambusa vulgaris Wendl.

Die Messungen beziehen sich ausschliesslich auf die äusserste Armpalissadenschicht der Blattoberseite. Die Schnitte wurden nahe der Mittelrippe ausgeführt. Die mit einander verglichenen jungen und erwachsenen Blätter gehörten demselben Spross an.

Da sich nicht genau beurtheilen liess, welche Höhe eine der Untersuchung vorliegende Zone eines jungen Blattes später im erwachsenen Zustande eingenommen hätte, ist in den erwachsenen Blättern der untere, mittlere und obere Theil untersucht worden.

1. In Fortentwickelung begriffener, mit 4 erwachsenen Blättern ausgestatteter Spross eines Warmhaus-Exemplares.
   a) Unterer Theil eines erwachsenen Blattes: 4,0.
   b) Mittlerer Theil desselben erwachsenen Blattes: 3,77.
   c) Oberer Theil desselben erwachsenen Blattes: 3,46.
   d) Unterer Theil eines jungen Blattes, in welchem die Membranfaltungen eben aufzutreten begannen: 3,31.
2. Aehnlicher Spross derselben Pflanze.
   a) Unterer Theil eines erwachsenen Blattes: 4,08.
   b) Mittlerer Theil desselben erwachsenen Blattes: 3,92.
   c) Oberer Theil desselben erwachsenen Blattes: 4,25.
   d) Unterer Theil eines jungen Blattes, in welchem die Membranfaltungen höchstens $^1/_4$ des antiklinen Durchmessers betrugen: 3,04.

Sambucus nigra.

In lebhaftem Wachsthum begriffener Spross mit Blättern in verschiedenen Entwickelungsstufen. Alle Schnitte waren dem mittleren Theile des Endfieders entnommen.

a) Endfieder eines fast erwachsenen Blattes (ca. 115 *mm* lang): 6,75.
b) Endfieder eines Blattes des nächst jüngeren Blattpaares (ca. 102 *mm* lang). Die Membranfaltung hatte in den Armpalissaden begonnen, war aber noch nicht weit vorgeschritten: 5,71.
c) Endfieder eines Blattes des nächst jüngeren Blattpaares (ca. 27 *mm* lang). Die Membranfaltung hatte noch nicht begonnen: 5,19.

Ueberblickt man die Ergebnisse der vorstehenden Messungen, so zeigt sich, dass in allen untersuchten Fällen, mit alleiniger Ausnahme der Armpalissaden in den Blättern von *Pinus austriaca*, der von den Falten umschlossene Innenraum am Schlusse des Flächenwachsthums der Membran grösser, zum Theil erheblich grösser war, als am Beginne der Faltenbildung. Die Messungen würden es also für sich allein wahrscheinlich machen, dass die Einfaltung der Membran hier nur eine scheinbare ist, dass die tiefsten Stellen der Falten nur die Orte geringsten Flächenwachsthums darstellen, zu deren beiden Seiten die Membran in scharfer Krümmung sich nach aussen umgestülpt hat. Der Umstand, dass die Falten in den meisten Fällen anfangs als ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fache Leisten erscheinen, würde, wie oben (p. 380) ausgeführt wurde, für eine derartige Vorstellung kein unbedingtes Hinderniss sein. Wenn wir sehen, dass in erwachsenen Zellen, z. B. in denen des Endosperms von *Phytelephas macrocarpa*, die Grenzen benachbarter, hier doch sicher gesonderter Membranen für die Beobachtung nahezu schwinden können, so wäre es gewiss nicht auffallend, wenn jugendliche Membranen sich ähnlich verhielten.

Die Vorstellung, dass alle anscheinenden Einfaltungen der Membranen in Wirklichkeit Ausfaltungen seien, ist aber nicht mit den von mir bei *Pinus austriaca* ermittelten Thatsachen vereinbar, und diese Thatsachen stimmen ganz mit dem überein, was A. ZIMMERMANN[1]) bei *Pinus longifolia* und *Pinus silvestris* festgestellt hat. Bei allen genannten *Pinus*-Arten ist der Raum, den man sich in den erwachsenen Armpalissaden innerhalb der Membranfalten eingeschrieben denken kann, durchschnittlich nicht unerheblich kleiner, als das Lumen der jungen Armpalissaden beim Beginne der Faltenbildung. Es muss also, wie auch ZIMMERMANN hervorgehoben hat, ein Wachsthum der Membranfalten in einer dem Turgordruck entgegengesetzten Richtung stattgefunden haben.

Liessen alle Fälle von Membranfaltung sich im Sinne STRASBURGER's als Neubildungen auffassen, so würde es keine Schwierigkeit haben, sie mit den herrschenden Vorstellungen über die Abhängigkeit des Membranwachsthumes vom Turgordrucke in Einklang zu bringen. Das Protoplasma ist ja nicht, wie eine sehr moderne Richtung der „Protoplasmamechanik" annimmt, ein Körper, welcher nur den Molecularkräften zäher Flüssigkeiten gehorcht; er ist vielmehr ein lebendiger Organismus, der die Fähigkeit der Formgestaltung besitzt. Wenn bei einer *Spirogyra* oder *Cladophora* eine neue Scheidewand succedan gebildet wird, faltet sich der Plasmaschlauch entgegen dem Turgordruck — welcher durch Plasmolyse zu dieser Zeit ebenso nachweisbar ist als zu anderen Zeiten — nach innen und bildet in die Falte hinein die neue Zellstoffmembran. In derselben Weise erfolgt offenbar die Bildung des ringförmigen Zellstoffwulstes, welcher bei *Oedogonium* in vegetativen Zellen dem Auftreten der Querwand vorhergeht. Da die *Oedogonium*-Fäden im Verlaufe ihres Längenwachsthums den Querdurchmesser der vegetativen

---

1) l. c. p. 216 ff. Die von ZIMMERMANN für die Herstellung der Schnitte gewählte Methode der Einbettung in Paraffin halte ich im vorliegenden Falle für bedenklich. Die Uebertragung der Blätter in Alkohol, Canadabalsam etc. hat Aenderungen im Volumen der Zellen zur Folge, die auf das Resultat der Messungen einen störenden Einfluss ausüben müssen. Die von ZIMMERMANN gefundenen Werthe, welche zu Gunsten eines centripetalen Wachsthums der Membranfalten sprechen, sind indess so unzweideutig, dass auch die bezeichnete Fehlerquelle ihnen Nichts anhaben kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen nicht bemerkbar ändern, bedarf es keiner besonderen Messungen, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass hier die Einfaltung des Plasmaschlauches und die Bildung des Zellstoffringes in einem dem Turgor entgegengesetztem Sinne erfolgt. Dasselbe geschieht sicher auch bei der Entstehung der zapfenförmigen Verdickungen an den dünneren Wurzelhaaren von *Marchantia polymorpha* und gewiss auch in anderen Fällen partieller Membranverdickung. Es wäre also nicht einzusehen, weshalb beispielsweise die in den Epidermiszellen gewisser Blumenblätter der Beobachtung als einfache Lamellen entgegentretenden Leisten, welche sich erst später in die beiden Lamellen der Falte spalten, nicht auf ähnliche Weise als Ausscheidungsproduct des activ sich einfaltenden Plasmaschlauches gebildet sein könnten.

Eine unüberwindliche Schwierigkeit für diese Auffassung bieten nur die Armpalissaden der *Pinus*-Nadeln, deren Membranfalten, wie J. BEHRENS[1]) zeigte, gleich Anfangs als solche hervortreten. Hier ist ein selbständiges Wachsthum der Membran in einer dem Turgordruck entgegengesetzten Richtung nicht von der Hand zu weisen. Und wenn in diesem einen Falle ein actives Membranwachsthum statthat, so wird man sich schwerlich der Ueberzeugung verschliessen können, dass demselben eine allgemeinere Bedeutung im Pflanzenreiche zukommt.

---

44. W. Saposchnikoff: Beitrag zur Kenntniss der Grenzen der Anhäufung von Kohlenhydraten in den Blättern.

Eingegangen am 8. Juli 1893.

Im Jahre 1891 habe ich die Resultate meiner ersten Versuche über die Grenze der Anhäufung von Kohlenhydraten veröffentlicht[2]). Während des Sommers 1892 war mir Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor VÖCHTING die Möglichkeit geboten, die Untersuchungen im Botanischen Institut zu Tübingen fortzusetzen.

Die Versuche lassen sich in zwei Gruppen theilen:

1. Die Anhäufung in gewöhnlicher Atmosphäre und
2. Die Anhäufung in CO_2-reicher Atmosphäre.

Im Allgemeinen sind die Versuche wie früher gemacht, d. h. die abgeschnittenen Weinrebenblätter wurden einige Tage im Sonnenlicht

1) Zur Kenntniss einiger Wachsthums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. (Botan. Ztg., 1890, p. 132 ff.)

2) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1891, Bd. IX, Heft 9, p. 293.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Kny Leopold

Artikel/Article: Ueber das Zustandekommen der Membranfalten in seinen Beziehungen zum Turgordruck 377-391