

dürfte wohl die eigentümliche Lage dieser Gallerte um die Gürtelbänder sein.

Diese Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Kiel gemacht. Herrn Geheimrat REINKE und Herrn Professor BENECKE, die mir die Mittel des Instituts zur Verfügung gestellt haben und mir mit ihrem Rat in freundlichster Weise zur Seite standen, spreche ich meinen besten Dank hierfür aus.

Zitierte Literatur.

- SCHRÖDER, BR., Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. des nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg 1902.
SCHÜTT, FR., Über die Diatomaceengattung *Chaetoceras*. Bot. Ztg. 1888.
GRAN, H. H., Diatomaceen in „Nordisches Plankton.“ Kiel 1905.
GRAN, H. H., Protophyta in „Den Norske Nordhav-Expedition“ 1876 bis 1878. Christiania
Figurenerklärung im Text.

19. E. Hannig: Über hygroskopische Bewegungen lebender Blätter bei Eintritt von Frost und Tauwetter.

(Eingegangen am 18. Februar 1908.)

In unseren botanischen Gärten werden eine Anzahl frostbeständiger *Rhododendron*arten gehalten, die im Winter ein sehr auffälliges, auch den Gärtnern bekanntes Verhalten zeigen (BRUNS 1908, 268). Die Blätter dieser Sträucher (*Rh. Himalaya*, *Smirnowii*, *campylocarpum*, *maximum* usw.) sind verhältnismäßig groß (6—14 cm lang, 2—5 cm breit), lederartig, auf der Oberseite glänzend grün, auf der Unterseite teils mit dichtem Haarfilz überzogen (*Rh. Himalaya*, *Smirnowii* usw.), teils unbehaart (*Rh. maximum*). In den wärmeren Jahreszeiten stehen diese Blätter an 1—2 cm langen Blattstielen wagerecht vom Stengel ab. Sobald Frost eintritt sind die Sträucher kaum wiederzuerkennen. Die Blätter hängen nicht nur von allen Zweigen senkrecht herab, sondern sind auch ihrer ganzen Länge nach zu engen geraden Röhren scharf zusammengedreht. Die Pflanzen sehen aus, als seien sie vollständig erfroren, umsomehr als die Blätter auch

ihre lebhaft grüne Farbe verloren und mit blassem Grün vertauscht haben. Sobald aber Tauwetter eintritt, stehen alle Zweige wieder wie vor Beginn des Frostes frisch grün da. Auch an klaren Wintertagen kann man sehen, wie die Blätter, die auf der Sonnenseite liegen oder die Blatthälften, die von der Sonne beschienen sind, wieder dunkelgrün gefärbt sind und sich flach ausgebreitet haben. Sobald die Sonne von den Blättern wegrückt, beginnen diese sich wieder zusammenzurollen und herunterzuklappen. Diese Bewegungen kann man auch zu jeder beliebigen Zeit künstlich hervorrufen, wenn man ein Blatt an der Pflanze mit der Hand erwärmt. Nach 1—2 Minuten ist es ausgebreitet und, wieder der kalten Luft überlassen, nach kurzer Zeit von neuem zusammengerollt und heruntergeklappt. Schneidet man ein gerolltes Blatt ab und hält es in der geschlossenen Hand, so ist es nach ebenso kurzer Zeit flach, schneidet man einen Zweig ab und bringt man ihn ins warme Zimmer, so rollen sich zusehends die Blätter auf und richten sich wagerecht in die Höhe. Auch das Einrollen der Blätter kann man künstlich hervorrufen, wenn man sie stark abkühlt (in Glasgefäßen, die durch Kältemischungen auf Temperaturen bis 15° unter Null gehalten wurden, „Kältekammern“). Das Einrollen und Herunterklappen und das Wiederaufstellen und Ausbreiten wiederholt sich so oft, als Frost und Tauwetter eintreten, oder als man künstlich in Kältemischungen abkühlt und wieder auftaut. Merkwürdigerweise gibt es eine Anzahl von *Rhododendren*, bei denen auch bei der stärksten Kälte weder Krümmung des Blattstiels noch Einrollen der Blätter erfolgt (die alpinen *Rhododendren*, *Rh. ferrugineum*, *hirtutum*, *intermedium*), während andere großblättrige, *Rhododendron ponticum* nur das Herunterklappen der Blätter aufweisen. Es sei aber gleich hier bemerkt, daß gewisse unter dem Namen *ponticum* gehende Arten, die wahrscheinlich Hybriden von *ponticum* mit *maximum*, *arborescens* u. a. darstellen; eine ebenso scharfe Einrollung zeigen, wie *Rh. Himalaya*.

Man sieht ohne weiteres, daß es sich hier um Bewegungserscheinungen handelt, die durch Temperaturschwankungen hervorgerufen werden. Solche Bewegungen sind schon mehrfach beschrieben und untersucht worden (Literatur s. PFEFFER 1904, II. 75, ferner MILLER-CHRISTY 1900, GANONG 1904). Nur in seltenen Fällen, wie bei den Bewegungen der Blütenstiele von *Anemone stellata* (VÖCHTING 1889) und Stengel von *Mimulus Tillingii* (VÖCHTING 1898), sowie bei den meisten „Schlafbewegungen“ handelt es sich um Wachstumsbewegungen, bei denen die Krümmung durch abwechselnde Beschleunigung des Zellwachstums auf

der Stengelober- und -unterseite bewirkt wird. In den anderen Beispielen wird die Krümmung im allgemeinen auf Turgorzu- oder -abnahme zurückgeführt. So von MOLL (1880), der das Herabschlagen der immergrünen Blätter von *Aukuba*, *Hedera*, *Rhododendron*, *Euphorbia Lathyris*, *Pinus Strobus* und *excelsior* auf Sinken des Turgors infolge von Eisbildung in den Interzellularräumen („infiltration“) als „Hauptursache, wenn nicht die einzige Ursache“ der Krümmungsbewegung betrachtet. Bei einigen krautartigen Pflanzen (*Androsace tactifolia*, *Cerefolium sativum*, *Aegopodium podagraria*, *Geum urb inum* u. a.) hat WILLE (1884) ein Herabbiegen der Blätter im Herbst bei Temperaturerniedrigung bis gegen 0° beobachtet. Er findet in den Blattstielen der betreffenden Pflanzen auf der Unterseite stärkere Collenchymstränge als auf der Oberseite.

Diese Stränge werden bei wärmerer Witterung zwar beiderseits durch den Turgor des Blattstiel-Parenchyms in Zugspannung gehalten, beim Sinken der Temperatur kontrahieren sich aber die dickeren Collenchymbündel auf der unteren Seite stärker, als die schwächeren oben, so daß sich eine Abwärtskrümmung der Stiele ergeben muß. Ähnliche Blattbewegungen bei Eintritt von strenger Kälte hat JOHOW (1888) an den Blättern der Kurztriebe von *Pinus Strobus* festgestellt. Er teilt aber nur mit, daß es ein besonderer anatomischer Mechanismus sei, der die bei mittlerer Temperatur weit abstehenden Nadeln bei Frost dicht an den Stengel andrückt. Außer Blattbewegungen werden auch Stellungsänderungen bei Zweigen angegeben. GÖPPERT (1830 und 1883), GELEZNOW (1872, vgl. auch bot. Ztg. 1867, S. 383), MILLER-CHRISTI (1900) und GANONG (1904), für die ebenfalls, soweit sie untersucht sind, Turgoränderungen verantwortlich gemacht werden.

Die Rollbewegungen von *Rhododendron* dürfen deshalb ein allgemeineres Interesse beanspruchen, weil sie, meines Wissens zum erstenmal, ein Beispiel für hygroskopische Bewegungen an lebenden Geweben bieten. Genauer untersucht wurde nur *Rh. Himalaya*, zum Vergleich herangezogen *Rh. Smirnowii*, *campylocarpum*, *ponticum* und nicht näher bestimmbare Hybriden von *Rh. ponticum*.

Zunächst handelt es sich darum, genauer festzustellen, ob die Krümmungsbewegungen mit dem Gefrieren der Gewebe in Zusammenhang stehen. Mit Hilfe von Kältemischungen läßt sich das leicht ermitteln. Es wurden in Kältekammern von -2° C aufsteigend bis 0° gefrorene Blätter eingelegt und gefunden, daß erst in schmelzendem Schnee, also bei 0°, die Blätter anfangen, sich aufzurollen. Bei der Ungenauigkeit der Methode (MEZ, 1905) muß es

dahingestellt bleiben, ob das Aufrollen bei 0° oder, was nach MÜLLER-THURGAUS Beobachtungen wahrscheinlicher ist (MÜLLER-THURGAU 1880, 177 und 180), etwas unter 0° stattfindet. Es war zu erwarten, daß umgekehrt das Einkrümmen der Blattspreiten nicht sofort mit dem Sinken der Temperatur unter 0° beginnen werde, da, wie ebenfalls MÜLLER-THURGAU (1880, 145 u. 1886) durch sorgfältige Untersuchungen festgestellt hat, die Eisbildung erst bei Überkältung der Pflanzenteile (auf ca. $-1,0^{\circ}$ bis $-6,5^{\circ}$) beginnt. Das hängt einerseits mit dem den Gefrierpunkt herabdrückenden Salzgehalt des Zellwassers, andererseits mit der in gleichem Sinne wirkenden molekularen Anziehung zwischen dem Wasser und den Flächen der kapillaren Zellhäute zusammen. Bei *Rh. Himalaya*, die in Kältekammern auf 0° , $-0,5$, $-1,5$, -2° abgekühlt wurde, setzte das Einrollen erst bei -2° C ein. Es nimmt bei stärkerem Frost bis zu einem nicht näher bestimmten Grade zu, was gleichfalls mit MÜLLER-THURGAUS Untersuchungen übereinstimmt (MÜLLER-THURGAU 1880). Wenn schon aus diesen Beobachtungen hervorgeht, daß das Aufrollen und Aufrichten der Blätter mit dem Auftauen des Eises in dem Gewebe zusammenfällt, und ebenso das Einrollen mit der Eisbildung, so konnte das auch noch mikroskopisch bestätigt werden. Die Beobachtung, die im Freien oder im Zimmer bei Temperaturen unter 0° mit abgekühlten Instrumenten ausgeführt werden mußte, ergab, daß eben aufgerollte Blätter kein Eis mehr enthielten, während die eingekrümmten (besonders an Flächenschnitten) die Eisbildung in den Interzellularräumen und bei den lückenlos aneinanderschließenden Epidermiszellen in dem Zellraum selbst erkennen ließen, womit auch die blasse Färbung der gefrorenen Blätter im Zusammenhang steht (MOLL, 1880). Ob im Inneren des Schwamm- und Pallisadenparenchyms Eis gebildet war, wurde, da es sich nicht ohne weiteres feststellen ließ, und für die vorliegende Frage ohne Bedeutung ist, nicht besonders untersucht. Mag das Eis sich innerhalb oder außerhalb der Zelle bilden, dem Zellsaft wird dadurch Wasser entzogen und die Turgorspannung zuerst vermindert, beim Fortschreiten der Eisbildung ganz aufgehoben werden. Da nun in dem streng bilateral gebauten Blatt das sehr weitmaschige Schwammparenchym sich bei Aufhebung der Turgorspannung stärker zusammenziehen muß als das dichte Pallisadenparenchym, und da es bei der Krümmung nur darauf ankommt, daß die Unterseite sich stärker verkürzt als die Oberseite, so schien damit die Krümmung des Blattes durch die Turgoränderung genügend aufgeklärt. Es war nur weiter, um festzustellen ob die Blattoberseite bei der Krümmung aktiv beteiligt ist

oder nicht, nötig, durch Messung das Verhalten des Epidermisgewebes beim Gefrieren zu untersuchen. Die Messungen, die besonders vorsichtig vorgenommen werden müssen, da es sich nur um sehr kleine Differenzen handeln konnte, wurden mit Hilfe des PFEFFER'schen Horizontalmikroskops und einer besonderen, feinen Einstellvorrichtung für das Objekt (Stativ ohne Tubus mit drehbarem Objektisch und Objektführungsapparat) ausgeführt. Es wurden auf die Blätter mit weißer Farbe Marken im Abstand von 1 bis 2 mm aufgetragen und die so markierten Blätter zuerst bei einer Temperatur von ungefähr 2° unter Null, nachher im warmen Zimmer gemessen. Obgleich die Einrollung bei so geringer Kälte verhältnismäßig schwach ist — sie wurde absichtlich so gewählt, damit die Differenz zwischen Bogen und Sehne ausgeschaltet werden konnte —; ließ sich bei der Epidermis der Blattoberseite eine Kontraktion von 0,4—1 pCt. erkennen. Bei größerer Kälte würde die Zusammenziehung wahrscheinlich größer ausgefallen sein. Die gefundenen Zahlen zeigen aber auf jeden Fall, daß die Epidermis sich nicht ausdehnt, was ja bei der Eisbildung innerhalb der Zellen immerhin möglich gewesen wäre, sondern mehr oder weniger zusammenzieht. Eine starke Kontraktion war bei dem Bau des Hautgewebes auf der Oberseite des Blattes von vornherein nicht zu erwarten. Dasselbe wird nämlich bei *Rh. Himalaya* aus einer niedrigen Epidermis und zwei hohen Hypodermis-schichten gebildet¹⁾. Alle drei Gewebe bestehen aus lückenlos aneinanderschließenden Zellen mit sehr dicken Cellulosewandungen. Dazu kommt noch, daß die Epidermisaußenwand besonders stark verdickt und mit einer Wachsschicht und einer sehr dicken Cuticula versehen ist. Die Größe dieser Kontraktion kommt aber im Prinzip für die Krümmung gar nicht in Betracht, es genügt die Feststellung, daß die Oberseite sich nicht ausdehnt, daß sie also bei der Krümmung der Blattspreite nicht aktiv beteiligt ist. Eine Messung der Blattoberseite, die wegen der Einrollung kaum ausführbar wäre, konnte unterbleiben; denn wenn die Blattoberseite sich zusammenzieht, kann eine Einrollung nach unten nur durch eine stärkere Kontraktion der Unterseite bewirkt werden. Diese Kontraktion braucht

1) Von BREITFELD (1888), SOLEREDER (1899) wird zwar die Epidermis der *Rhododendreae* als „mehrschichtig“ bezeichnet, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen scheinen aber nicht vorzuliegen, und nach der Anordnung der zweiten und dritten Zellschichten scheint es ausgeschlossen, daß sie durch Teilung der Epidermis entstanden sind, so daß die Bezeichnung derselben als Hypoderma (PFITZER 1882, 16, de BARY 1877, 31) bis auf weiteres vorzuziehen ist.

freilich, wie sich leicht berechnen läßt, nicht viel energischer zu sein. Wenn man den Durchmesser eines stark gerollten *Himalaya*-blattes zu 0,7 cm setzt, dann ist bei einer Dicke des Blattes von 0,4 mm der Umfang der äußeren Epidermis 219,9, der der unteren Epidermis 217,4, was ungefähr einer um 0,9 pCt. stärkeren Zusammenziehung der Unterseite entspräche. Diese ist umso leichter zu verstehen, als die Epidermis der Blattunterseite im Vergleich zu der der Blattoberseite der Kontraktion beim Gefrieren einen sehr viel geringeren Widerstand entgegensetzt, denn die untere Epidermis besteht nicht nur aus zartwandigen Zellen, es fehlen auch die Hypodermis-schichten und die starke Cuticula.

Trotzdem haben die Krümmungsbewegungen mit Turgoränderungen direkt nichts zu tun. Als nämlich in den Blättern und Blattstielen zur Kontrollierung dieser Auffassung der Turgor aufgehoben wurde, zeigte sich, daß keinerlei Krümmung auftrat. Die Aufhebung der Turgorspannung geschah auf verschiedene Weise. In ein großes Gefäß mit 6 pCt. Salpeterlösung wurden ganze Zweige, einzelne Blätter, durchschnittene Blätter und quer ausgeschnittene Blattstreifen eingelegt, ferner wurden Glastuben mit 6 pCt. Salpeterlösung gefüllt, mit dünner Korkplatte abgeschlossen, die Stiele abgeschnittener Zweige und Blätter eingeführt und der Verschluß dicht gemacht. Weiter dienten feuchte Kammern, deren Luft mit Äther- oder Chloroformdämpfen gesättigt war, zur Aufhebung des Turgors. Schließlich konnten Blätter und Zweige in heißem Wasser oder heißem Dampf abgetötet und im Dampf gesättigter Luft abgekühlt werden, alles, ohne daß eine Krümmung der Blätter oder Blattstiele erfolgte. Da bei andauernder Plasmolyse und Narkotisierung ebenso wie beim Erhitzen die Zellen schließlich absterben, so ergibt sich schon daraus, daß die Aufhebung der Turgorspannung unter gleichzeitiger Abtötung die Krümmungsbewegung nicht herbeiführt.

Es ist zwar kaum denkbar, daß die Krümmungsbewegung durch eine nicht mit Turgeszenz zusammenhängende besondere Lebensäußerung bedingt würde, immerhin ließ sich noch zeigen, daß bei narkotisierten und bei toten Blättern, solange sie genügend Wasser enthalten, das Auf- und Zurollen ebenso vor sich geht, wie bei lebenden. Wenn narkotisierte Blätter oder Blätter, die längere Zeit (8 Tage) in Salpeterlösung gelegen oder mit Alkohol oder Äther abgetötet und dann mit Wasser ausgelaugt waren, in Kältekammern gebracht wurden, rollten sie ebenso scharf zusammen, wie lebende und breiteten sich beim Erwärmen auch wieder ebenso aus. Es bleibt also nur die Möglichkeit, daß die Gewebeverkürzungen

und Ausdehnungen, welche die Krümmung herbeiführen, unabhängig von Turgor und anderen Lebenserscheinungen der Zelle stattfinden. Sie müssen demnach auf Größenänderungen der toten Membran beruhen und diese können nur durch Quellung oder Entquellung zustande kommen. Tatsächlich ließ sich auch durch eine größere Reihe verschiedenartiger Versuche dartun, daß die Blätter bei Wasserabgabe, also beim Austrocknen der Membranen, einrollen und bei Aufnahme vom Wasser sich wieder flach ausbreiten:

Frisch abgeschnittene Blätter fangen in warmer, trockener Luft bald an, von den Rändern her einzurollen, desgleichen Blätter an abgeschnittenen Zweigen. Bleiben die Blätter längere Zeit liegen, so sind sie ebenso stark und regelmäßig eingerollt und heruntergeklappt, wie lebende Blätter bei strengem Frost. Läßt man Zweige mit dem Stiel im Wasser stehen, so bleiben die Blätter tagelang flach und rollen offenbar erst ein, wenn die Leitungsbahnen in den Stengeln verstopft und die Blätter von Wasserzufuhr abgeschnitten sind. Die Blätter und Blattstiele zeigen aber überhaupt keine Einkrümmung, solange sie (bis 5 Wochen) in feuchter Kammer liegen. Blätter, die in absolutem Alkohol oder Äther fixiert waren, rollen an der Luft zu noch engeren Röhren als gewöhnliche lufttrockne Blätter zusammen. Werden solche eingerollten Blätter in Wasser (von Zimmertemperatur) eingelegt, so breiten sie sich nach 2—3 Tagen wieder vollständig aus. In Wasser gekocht rollen sie oft sofort auf, mindestens nach wenigen Minuten Kochens. Sehr auffällig ist, daß die Blätter, wenn sie aus siedendem Wasser an die Luft gebracht werden, fast augenblicklich sich wieder einkrümmen. Das Einrollen hängt dann aber nur zum Teil mit der Abgabe von Wasser zusammen, zum anderen Teil mit der Abkühlung. Denn bringt man Blätter aus siedendem Wasser sofort in kaltes, dann krümmen sie sich bei weitem nicht mehr so stark, wie wenn sie in der Luft abkühlen. Ferner bleiben Blätter, die mittels Ätherdampf oder Chloroform in feuchter Luft abgetötet sind, solange sie in Wasserdampf gesättigtem Raum gehalten werden, flach ausgebreitet, während sie in trockner Luft schnell zusammenrollen. Von besonderem Interesse ist, daß frische Blätter, die in gesättigte Chlorammonium- oder Rohrzuckerlösung eingelegt wurden, sich nach ca. 24 Stunden beträchtlich eingerollt hatten, daß also eine Salzlösung imstande war, aus Zellhäuten Quellwasser zu entziehen. Andererseits vermag absoluter Alkohol keine genügende Kontraktion der Membran hervorzurufen, scheint vielmehr, wie aus verschiedenartigen hier nicht näher anzuführenden Beobachtungen

hervorgeht, selbst eine geringe Quellung der Membran bewirken zu können.

Schließlich sei noch angeführt, daß die Blätter aller Pflanzen, die beim Frost nicht einrollen, *Rhododendron ponticum*, *Rh. ferrugineum hirsutum*, *Daphne Laureola* usw., auch beim Trocknen an der Luft keine Röhren bilden.

Es erhebt sich nun die Frage, wie man sich den Vorgang der Entquellung beim Gefrieren, der sich natürlich nicht direkt beobachten läßt, der aber als Tatsache feststeht, vorzustellen hat. Die allgemein angenommene Anschauung von dem Vorgang der Eisbildung in dem Gewebe (SACHS 1860, 12, PFEFFER 1904, 308, MÜLLER-THURGAU 1880, 147) will ich mit den Worten MÜLLER-THURGAU's hier wiedergeben: „Eine Überlegung an der Hand physikalischer Gesetze ergibt, daß die Wasserschicht, welche die Zellwände nach außen bekleidet, mächtiger sein muß, als die zwischen den Micellen selbst befindlichen Schichten, und es ist also auch erklärlich, daß in der Oberflächenschicht schon bei einer Temperatur das Wasser erstarrt, die noch nicht hinreicht, das in der Zellhaut selbst befindliche Wasser zum Gefrieren zu bringen. Denn je enger die Kapillarräume resp. je dünner die Wasserschicht, desto weiter geht die Überkältung. Ist aber erst einmal in der Oberflächenschicht Eis gebildet, so steigt ja die Temperatur des ganzen Gewebes und es kommt also gar nicht zu einer Eisbildung zwischen den Teilchen der Zellwand. Auch in der in Rede stehenden die Zellhäute nach außen bekleidenden Wasserschicht, wo nach dem Vorhergehenden das erste Eis sich bildet, wird im ersten Moment des Erstarrens nicht sämtliches Wasser gefrieren, es werden vielmehr die zunächst an diese Zellen grenzenden am stärksten festgehaltenen Wasserteilchen noch flüssig bleiben; mit anderen Worten zwischen dem Eis und der gebildeten Zellwand bleibt eine sehr dünne Wasserschicht. In diese strömen nun sogleich aus den Micellarinterstitien neue Wasserteilchen, die äußersten schließen an die bereits vorhandenen Eiskristalle an, dadurch wird die Wasserschicht wieder dünner, aus der Zellhaut tritt von neuem Wasser hinzu usw. Die einmal gebildeten Eiskristalle wirken in dem überkälteten Gewebe gleichsam als Anziehungszentrum. Nicht allein aus den angrenzenden Zellhäuten, sondern auch aus entfernteren und ebenso aus den Zellinhalten wandert ein Teil des Wassers nach diesen Kristallisationszentren hin.“ (Vgl. dazu auch MEZ 1905, 103.) Alle Autoren sprechen nun nur davon, daß der Zellsaft durch die Eisbildung entwässert werde (vgl. PFEFFER l. c. 308). Wenn die Eisbildung fort dauert, muß aber auch die

Zellmembran unter ihrem gewöhnlichen Wassergehalt ausgetrocknet werden; denn bei der Eisbildung in den Interzellularräumen wird zuerst dem Zellsaft soviel Wasser entzogen, daß die Turgorspannung aufhört und der Protoplasmaschlauch der Zellmembranen nicht mehr angepreßt ist, sondern ihr nur noch anliegt. Wenn dann die Wasseranziehung von dem Interzellularraum aus weiter fort dauert, so wird zuerst¹⁾ das der Membran entzogene Wasser von der Berührungsfläche des Protoplasmaschlauchs wieder ersetzt werden, dieser muß sich zusammenziehen und sich dabei von der Zellhaut nach innen zu abheben; wenn dann vom Interzellulareis der Zellmembran weiter Wasser entzogen wird, kann dieses Wasser zunächst nicht aus dem Protoplasmaschlauch nachfließen; die Zellmembran wird also unter ihren normalen Quëllungsgehalt entwässert werden; sie schrumpft infolgedessen zusammen, bis sie wieder mit dem Protoplasmaschlauch in Kontakt kommt und dann wiederholt sich das Spiel von neuem. Der Vorgang wird natürlich nicht sprungweise, sondern stetig und außerdem sehr schnell (MÜLLER-THURGAU 1880, 148) vorgesehen und eine Abhebung des Protoplasmaschlauchs, die ja überhaupt nur eine ganz minimale sein könnte, nicht zur Beobachtung gelangen. Daß diese Auffassung richtig ist, läßt sich noch experimentell stützen. Wenn man nämlich frische Zweige von *Rhododendron* in warmer Zimmerluft (18° C) eine Zeitlang stehen läßt, dann rollen sich die Spreiten zusammen. Bringt man die Zweige in Wasser, so gehen die Spreiten nach kurzer Zeit wieder auseinander. Da nun aber beim Plasmolysieren mit Salpeterlösung oder Äther die Blattspreiten nicht einrollen, so muß hier eine Entwässerung der Zellhäute am lebenden Gewebe stattgefunden haben. Untersucht man an Flächenschnitten durch das Schwammparenchym die Zellen der eingerollten Blätter mikroskopisch, so zeigt sich, daß die Protoplasmaschläuche überall den Zellhäuten noch dicht anliegen. Auch an Tangentialschnitten durch gefrorene Blätter konnte niemals eine Abhebung des Protoplasmaschlauches oder eine Schrumpfung der Zellhäute beobachtet werden. Bei dem an der Luft stark austrocknenden Blatt, dessen Zellen allmählich absterben, tritt aber mit der Zeit eine Veränderung insofern ein, als der Zellinhalt gänzlich entwässert wird und nun auch die Zellmembranen infolge weitgehender Austrocknung stark zusammenschrumpfen.

1) Von einer Änderung der Imbibitionsfähigkeit infolge der Aufhebung der Zugspannung der Membran (HOFMEISTER 1867, PFEFFER, Osmot. Unters. 1877, 217) kann hier abgesehen werden.

Der entgegengesetzte Vorgang, das Wiederaufquellen der Zellhäute bei Tauen des Interzellulareises, ist sehr viel einfacher. Das Interzellulareis besteht aus reinem Wasser (OSTWALD 1891, 742, MOLISCH 1897), wird also bei 0° auftauen und sofort von den Zellhäuten aufgenommen bzw. an den Protoplasten weitergegeben werden, so daß gleichzeitig der Turgor und der normale Quellungszustand der Membran wieder hergestellt werden.

Die Wasserveränderungen in den Zellhäuten sind somit die Hauptursachen für die in Rede stehende Bewegungserscheinung. Es bedarf nur noch einiger Worte zur Erläuterung des Mechanismus der Krümmung. Schon oben ist hervorgehoben worden, daß beim Gefrieren des Blattes die Blattoberseite eine Verkürzung in der Querrichtung erfährt, daß also die Blattunterseite bei der Krümmung der aktive Teil sein muß, und es ist weiter gezeigt worden, daß sich das mit dem Bau des Blattes gut in Einklang bringen läßt, da das lockere Schwammparenchym der Blattunterseite stärker kontrahierbar sein müsse als das Palissadenparenchym und die derbe Epi- und Hypodermis der Oberseite. Auch direkte Beobachtungen unter dem Mikroskop bestätigen das; denn an gefrorenen Epidermisschnitten der Oberseite konnten bei Zusatz von Wasser keine sicheren Veränderungen festgestellt werden, während bei Gefrierschnitten durch das Schwammparenchym die Gewebe sich um 2—6 pCt. ausdehnten. Ebenso zeigten Flächenschnitte durch ein welches, aber noch weiches Blatt in der oberen Epidermis bei Wasserzusatz eine Ausdehnung um 1,3 pCt., im Palissadenparenchym um 9,5 pCt., im Schwammparenchym um 18,8 pCt. und in der unteren Epidermis um 7,1 pCt. Das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Gewebehäute konnte noch weiter auf folgende Weise demonstriert werden. Es wurden aus frischen Blättern schmale Streifen ausgeschnitten und teils mit dem Rasiermesser, teils mit Hilfe des Mikrotoms tangential gespalten. Bringt man diese Streifen sofort von dem Messer in Leitungswasser, so bleiben sie gerade oder krümmen sich höchstens eine Spur nach der Epidermisseite ein. Wesentliche Gewebespannungen sind also nicht vorhanden. In 6 pCt. Salpeterlösung bleiben die Streifen vollständig gerade, es treten also auch hier durch Aufhebung der Turgorspannung keine Krümmungen ein. Läßt man dagegen die Streifen an der Luft liegen, wo durch die Verdunstung nicht nur die Turgorspannung aufgehoben, sondern auch die Zellhäute selbst ausgetrocknet werden, so rollen sich die Streifen in kürzester Zeit nach der Schnittfläche zu ein. Daraus geht hervor, daß beiderseits die Epidermis beim Austrocknen der Membranen sich

weniger verkürzt, als die inneren Blattgewebe. Schneidet man von einem Blattstreifen die obere und die untere Epidermis ab, so erfolgt die Einrollung nach unten, ein Zeichen, daß das Schwammparenchym die bedeutendere Kontraktion erfährt. Sogar Epidermisstreifen der Blattoberseite allein oder Epidermis mit den darunterliegenden Hypodermissschichten krümmen sich nach der Schnittfläche, woraus hervorgeht, daß die dicke Cuticularschicht der Oberseite der Kontraktion einen besonders großen Widerstand entgegengesetzt. Bei dem scharfen Gegensatz von Schwammparenchym und Palissadenparenchym einerseits und ferner zarter Epidermis unten, derber Oberhaut oben an den Blättern von *Rhododendron Himalaya* versteht sich für diese nach dem Gesagten die Einrollung nach unten ohne weiteres. Der Mechanismus der Krümmung ist aber damit noch nicht ganz aufgeklärt. Denn da in dem Bau des Kontraktionsgewebes keinerlei Unterschied zwischen Längs- und Querachse des Blattes hervortritt, muß es verwundern, daß die Blattspreite sich stets regelmäßig der Quere nach einrollt und keine Längskrümmung erkennen läßt. Es liegt nahe, die Hauptrippe des Blattes, die ziemlich stark ausgeprägt ist, dafür verantwortlich zu machen. Schneidet man an einem Blatt die beiden Spreitenhälften von der Hauptrippe ab und läßt die Hauptrippe an trockener Luft liegen, so biegt sie sich in der Tat kaum der Länge nach ein, sie wird also einer Längskrümmung der Blattspreite Widerstand entgegensetzen. Das wird der Hauptgrund für die Quereinrollung der Blattspreiten sein, denn die abgeschnittenen Spreitenhälften rollen sich meistens schraubenförmig ein (ausnahmsweise allerdings auch in regelmäßiger Weise nur quer). Bei der schraubenförmigen Einrollung wirken also Längs- und Querkrümmung zusammen. Es zeigt sich denn auch, daß schmale Streifen, die in Längsrichtung zwischen den Seitennerven ausgeschnitten werden, sich ebenso einbiegen, wie in Querrichtung herausgeschnittene. Bei der Einrollung kommt nun weiter nur noch eine Hemmung der Krümmung durch die Seitennerven in Betracht. Schneidet man aus einem Blatt Spreitenstücke so heraus, daß nur der Hauptnerv mit den Seitennerven erster Ordnung stehen bleibt und aus einem anderen Blatt so, daß statt der Seitennerven gleich schmale und gleich gerichtete nervenlose Spreitenteile übrig sind, dann krümmen sich die richtigen Seitennerven zwar ebenfalls ein, aber sehr viel langsamer und sehr viel schwächer als die falschen, die ihrerseits sich stärker einrollen als die Spreite des intakten Blattes.

Auch die Krümmung des Blattstieles bedarf noch einiger Er-

läuterung. Das Blattstielgewebe zeigt bei *Rhododendron* auf der Oberseite und auf der Unterseite im Querschnitt das gleiche großmaschige Parenchym, das nur im Längsschnitt auf der Oberseite dichter erscheint. Das rinnenförmig eingebogene Gefäßbündel liegt aber in der oberen Hälfte des Querschnitts, so daß auch bei gleich starker Kontraktion der oberen und unteren Zellen die Oberseite durch das Gefäßbündel in der Zusammenziehung gehemmt wird und der Stiel sich nach unten krümmen muß. Daß zur Bewirkung dieser Krümmung die Aufhebung der Turgorspannung nicht ausreicht, wurde schon bei Gelegenheit der Plasmolyse- und Ätherisierungsversuche erwähnt. Es sei hier nur noch hinzugefügt, daß bei der Untersuchung der Blattstielkrümmung der Versuch etwas abgeändert werden mußte. Wenn man nämlich die Zweige aufrecht in ein Gefäß mit Salpeterlösung stellt, so werden die Blätter wegen des Luftgehalts der Interzellularen durch Auftrieb nach oben gedrückt. Eine Krümmungsbewegung der Blattstiele würde also diesen Druck zu überwinden haben. Deshalb war es zweckmäßiger, die Zweige umgekehrt in dem Gefäß aufzustellen, so daß der Auftrieb sich zu der Wirkung der Turgoränderung addieren mußte. Trotzdem trat in keinem Falle eine Einkrümmung der Blattstiele ein. Die Blätter bogen sich dagegen nach unten, wenn die Zweige an trockner Luft stehen blieben und stellten sich nach längerem Liegen im Wasser wieder horizontal. Die Ursache der Krümmung ist also wie bei dem Einrollen der Spreiten in der Austrocknung der Zellhäute zu suchen. Diese Austrocknung wirkt jedoch in natura nicht allein, sondern es kommt als zweites Moment noch die Schwere der verhältnismäßig großen Blätter hinzu. Stellt man Zweige in einer Kältekammer oder, nach Verschuß der Schnittflächen, bei Frost im Freien umgekehrt auf, so krümmen sich die Blattstiele meistens nicht nach der morphologischen Unterseite, sondern, wenn auch weniger stark, nach der entgegengesetzten Richtung. Das Gleiche findet statt, wenn man Zweige an trockner Luft umgekehrt aufstellt. In beiden Fällen bewegen sich aber nur die großen Blätter nach unten (physikalisch), wogegen die kleinen in der gewöhnlichen Weise nach „oben“, also nach der morphologischen Unterseite biegen.

Während sich so der Mechanismus der Krümmung für die Blätter der rollenden *Rhododendron*arten ziemlich genau verfolgen ließ, war es nicht möglich, eine befriedigende Erklärung dafür zu geben, daß die Blätter der anderen *Rhododendren* und großblättrigen wintergrünen Pflanzen sich beim Gefrieren nicht einkrümmen, denn Eisbildung und infolgedessen Entquellung der Membranen

findet hier ebenso statt, wie bei *Rhododendron Himalaya*, was schon daraus hervorgeht, daß diese Blätter steif und brüchig gefroren sind. Es wäre ja zur Einkrümmung keine besonders starke Kontraktion nötig, sondern nur eine stärkere Verkürzung der Unterseite der Oberseite. Beim Vergleich der rollenden *Rhododendren* mit den alpinen nicht rollenden schien das Ausbleiben dieser Differenz zwischen Ober- und Unterseite begreiflich, denn während bei *Rhododendron Himalaya* der Gegensatz zwischen Schwammparenchym und Palissadenparenchym und oberer und unterer Epidermis sehr ausgesprochen ist, fehlt er sozusagen ganz bei *Rhododendron ferrugineum*, wo das Palissadenparenchym allmählich in das sehr dichte Schwammparenchym übergeht und die untere Epidermis fast ebenso derb ausgebildet ist wie die obere. Aber schon der Vergleich zwischen rollenden und nicht rollenden Hybriden von *Rhododendron ponticum* zeigte, daß diese anatomischen Unterschiede nicht maßgebend sein können, denn Schwamm- und Palissadenparenchym sind hier in beiden Fällen gleichmäßig ausgebildet und außerdem die Epidermen der Blattunterseite bei rollenden und nicht rollenden Blättern bald schwach bald stark verdickt. Auch besitzen die Blätter von *Aucuba* und *Daphne Laureola*, die bei Frost und beim Eintrocknen sich nur sehr wenig einkrümmen, ein besonders weitmaschiges und im Verhältnis zum Gesamtquerschnitt großes Schwammparenchym. Da also weder das eigentliche Kontraktionsgewebe (Schwammparenchym) fehlt, noch ein besonders stark hemmendes Gewebe auf der Blattunterseite vorhanden ist, so muß es einstweilen dahingestellt bleiben, weshalb bei diesen wintergrünen Blättern die stärkere Kontraktion auf der Blattunterseite unterbleibt oder nicht zur Geltung kommt.

Die Bedeutung, welche die Krümmungsbewegungen für die winterharten Pflanzen haben, darf nicht zu hoch angeschlagen werden. Es handelt sich um dreierlei, erstens um Schutz gegen Schneedruck, zweitens um Schutz gegen allzu starke Ausstrahlung und drittens um Herabsetzung der Transpiration. Schneebruch könnte deshalb ev. eintreten, weil Blätter und Blattstiele bei strengem Frost so stark gefroren sind, daß sie wie dürres Holz brechen. Unter der Schneelast könnten also leicht die Blattstiele abgeknickt werden, wenn die Blätter mit flacher Spreite horizontal ausgebreitet den Schnee auffangen müßten. Durch das Herabbiegen wird das verhindert; die Einkrümmung der Spreiten spielt aber dabei keine Rolle. Die Herabsetzung der Ausstrahlung an klaren kalten Wintertagen läßt sich leider nicht gut zahlenmäßig festlegen. Daß sie aber bei den heruntergeklappten und eingerollten Blättern

bedeutend vermindert werden muß, folgt daraus, daß die horizontal stehenden ausgebreiteten Blätter als Abkühlungsfläche nach oben den kalten Himmel gegenüberstehen haben, nach unten den im allgemeinen sehr viel weniger kalten Erdboden; die herabhängenden und eingerollten Blätter dagegen strahlen mit der Oberseite gegen die benachbarten Blätter oder Sträucher oder andere Gegenstände in der dunstigen unteren Atmosphäre aus, und außerdem ist die Ausstrahlung auf der Blattunterseite durch die Einrollung so gut wie aufgehoben. Auch die Transpirationshemmung durch das Einrollen und Herunterklappen der Blätter wird wenig ins Gewicht fallen. Es konnte zwar an abgeschnittenen in Wasser stehenden Zweigen, die mit dünnen Fäden so gebunden waren, daß die Blätter gerollt senkrecht nach unten standen, gezeigt werden, daß in einem warmen Raum frische Blätter im Mittel pro cm^2 14,4 pCt. (19,5 pCt., 12,5 pCt., 11,1 pCt.) Wasser weniger verloren als solche, deren Zweige flach und wagerecht standen. Aber an gefrorenen Blättern ist die Transpiration überhaupt so stark heruntergedrückt, daß bei abgeschnittenen Zweigen, deren Schnittfläche verschlossen war und die mittels Pappklammern und Fäden in ausgebreiteter wagerechter Stellung gehalten waren, sich kein Unterschied gegenüber normalen rollenden und herunterklappenden Blättern zeigen ließ (das eine Mal bei beiden Zweigen 0,2, das andere Mal 0,50 gegen 0,55 g Wasserverlust). Dazu kommt noch, daß, wenn an kalten Wintertagen der Sonnenschein die Transpiration der Blätter fördert, während die Wasseraufnahme aus dem gefrorenen Boden unmöglich ist, ein Schutz gegen Wasserverlust für die Blätter also vorteilhaft wäre, daß gerade dann die Hemmung der Transpiration durch das Verhalten der Rollblätter beim Erwärmen unmöglich gemacht wird, da ja die Blätter unter der Einwirkung der Sonnenwärme sich sofort ausbreiten und aufrichten. Daß die Schädigung nicht sehr groß wäre, wenn Rollung und Herunterklappen unterbliebe, wurde schließlich noch dadurch bewiesen, daß einige Zweige eines im Freien stehenden Strauches von *Rhododendron Smirnowii* mit je 12 bis 15 Blättern mit Hilfe von Pappklammern so gestützt wurden, daß die Blätter auch bei Frost horizontal ausgebreitet waren. Trotzdem die Zweige 4 Wochen bei zum Teil sehr starkem Frost und mehrmaligem Tauwetter stehen blieben, zeigten sie keinerlei Schädigung.

Wenn somit auch die Blattbewegungen biologisch nichts besonderes bieten, so sind sie doch theoretisch von allgemeinerer Bedeutung. Denn sie werfen ein Licht auf Wasserbewegungen in der Zellenmembran, die Bewegungen veranlassen können und bisher

wenig beachtet worden sind, (vgl. HOFMEISTER 1867, 278). Diese Bewegungen von Imbibitionswasser schließen sich an die Aufhebung der Turgorspannung unmittelbar an und sind eine notwendige Folge der fortschreitenden Entwässerung der Zelle als Ganzes. Wird diese Entwässerung der Zelle durch Eisbildung im Gewebe verursacht, dann ist von vornherein auch eine Entquellung und somit Verkürzung der Zellhaut möglich und bei weitgehender Eisbildung notwendig. Es ist daher auch wahrscheinlich, daß in den sonst noch bekannt gewordenen Bewegungen von gefrierenden Pflanzenorganen solche hygroskopischen Verkürzungen bzw. Ausdehnungen von Membranen lebender oder toter Zellen mit in Betracht kommen. Das wird vor allem für die von GANONG (l. c.) beschriebenen Zweigbewegungen gelten, da, wie schon JOST (1908, 86, u. Ref. bot. Ztg. 1905) hervorgehoben hat, die Aufhebung der Turgorspannung der lebenden Zellen an älteren Zweigen kaum eine genügende Gewebeverkürzung bewirken kann.

Auch das Herunterbiegen der großen immergrünen Blätter wird von diesem Gesichtspunkt aus nochmals für jeden einzelnen Fall genauer untersucht werden müssen. So viel läßt sich jedenfalls jetzt schon sagen, daß die Ursache sich nicht allgemein aussprechen läßt, wie MOLL (1880) es getan hat. Denn *Euphorbia Lathyris* z. B. klappt bei Ätherisierung die Blätter nicht in derselben Weise herunter wie beim Gefrieren, wohl aber beim Eintrocknen. Dagegen krümmt es beim Eintrocknen die Blattspreiten ebensowenig zu halbkreisförmigem Querschnitt ein wie beim Ätherisieren. Andererseits zeigt *Daphniphyllum* schon beim Ätherisieren eine Herabkrümmung der Blätter und bleibt ferner auch nach Eintreten von Tauwetter mit scheinbar vollständig welken Blättern stehen, die aber an abgeschnittenen Sprossen in der feuchten Kammer sich flach ausbreiten und aufrichten.

Es ist aber weiter für die Wasserbewegung in der Zellmembran gleichgültig, ob die Entwässerung der Zelle als Ganzes durch Eisbildung oder z. B. durch Transpiration in den Intercellaren in Gang gehalten wird. Auch im letzteren Falle muß bei fortdauernder Transpiration auf die Aufhebung der elastischen Spannung in der Zellmembran schließlich ihre Entwässerung unter den normalen Quellungs Zustand beginnen. Eine Schädigung des lebenden Protoplasten braucht bei Beginn einer solchen Entquellung noch nicht einzutreten, und so ergibt sich, daß auch bei der als „Welken“ bezeichneten Entspannung von Geweben nicht, wie anscheinend bisher allgemein angenommen, nur die Aufhebung der Turgorspannung, sondern auch hygroskopische Verkürzung der Zellwände

beteiligt sein kann. Daß das unter Umständen tatsächlich der Fall ist, geht schon aus einem oben (S. 159) beschriebenen Versuche hervor, konnte aber auch noch an anderen Beispielen gezeigt werden, über die ich in Kürze zu berichten gedenke.

Literatur.

- BARY, A. de, 1870, Vergleichende Anatomie.
BREITFELD, A., 1888, Der anatomische Bau der Blätter der *Rhododendroideae*.
ENGLERS Jahrb. **9**, 319.
BRUNS, Beobachtungen über Winterhärte der *Rhododendron*. Mitt. d. d. dendrol.
Ges. 1907, 260.
GANONG, 1904, An undiscribed thermometric movement of branches usw. Annals
bot. **18**, 631.
GELEZNOW, Mélang, biolog. bullet. akad. St. Pétersbourg. 1872, **9**, 676.
GÖPPERT, 1830, H. R. Wärmeentwicklung.
GÖPPERT, 1883, Gefrieren und Erfrieren.
HOFMEISTER, 1867, Zelle.
JOHOW, 1888, Bewegung der Kurztriebe, der Weimutskiefer bei strenger Kälte.
Verhandl. Naturhist. Verein 1888, **47**.
JOST, 1905, Bot. Ztg. **63**, II. 12.
JOST, 1908, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl.
MEZ, C., 1905, Neue Untersuchungen! über das Erfrieren eisbeständiger
Pflanzen. Flora **89**.
MOLL, 1880, Influence d. l. gelée s. l. plantes toujours vertes, Archiv Néer-
land. 1880, **9**.
MÜLLER-THURGAU, H., 1880, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen.
I. Landw. Jahrb. **9**, 134.
MÜLLER-THURGAU, H., 1886, Dasselbe l. c. II, **15**, 435.
MOLISCH, 1897, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.
MILLER-CHRYSTI, 1900, Prel. observat. on the seasonal variations of ele-
vation in a branch usw. Journ. Linn. Soc. **33**, 501.
OSTWALD, 1891, Lehrb. der allgemeinen Chemie, I, 74.
PRILLIEUX, 1869, Annal. scienc. naturell. V. **12**, 129.
PFEFFER, 1904, Handbuch.
SACHS, 1860, Berichte der Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften.
WILLE, 1884, Bot. Centralblatt, **18**, 220.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Hannig E.

Artikel/Article: [Über hygroskopische Bewegungen lebender Blätter bei Eintritt von Frost und Tauwetter. 154-166](#)