

46. C. Steinbrinck: Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern.

(Eingegangen am 15. Juni 1908.)

I. Über die prinzipielle Zulässigkeit der Kohäsionstheorie für Pflanzenzellen.

Seit dem Jahre 1898 habe ich mich in einer ganzen Reihe von Mitteilungen, die größtenteils in den Berichten unserer Gesellschaft veröffentlicht sind, bemüht, die Verhältnisse klarzustellen, unter denen Kohäsionswirkungen in Pflanzenzellen zustande kommen. Das Wesen der beiden dabei in Betracht kommenden Vorgänge, die miteinander einen Kreisprozeß bilden, nämlich der Kohäsionsverkürzung oder Schrumpfung und der nachträglichen elastischen Entfaltung oder Schwellung der Gewebe, habe ich auch in der „Physikalischen Zeitschrift“ (1901, Bd. II, S. 493 bis 496) in einem Referate auseinandergesetzt und von einem Einspruch seitens der Physiker nichts erfahren; im Gegenteil ist mir von verschiedenen Autoritäten auf diesem Gebiete die prinzipielle Zustimmung ausgedrückt worden.

Von botanischer Seite wurde gegen die Zulässigkeit der Theorie an sich zuerst von BRODTMANN (Dissert. Erlangen 1898) der Einwand erhoben, es könne beim Wasserverlust eines Zellgewebes an den gemeinschaftlichen Wandungen von Nachbarzellen keine Verbiegung und Faltung als Folge von Kohäsionsspannungen auftreten, weil die Flächen dieser Wände von beiden Zellen her gleichen entgegengesetzt wirkenden Zugkräften ausgesetzt seien. Noch im Jahre 1905 nennt COLLING (Dissert. Berlin) im Eingang seiner Abhandlung S. 12 dieses Bedenken ein schwerwiegendes. Schließlich hat COLLING aber das Bestehen des Kohäsionsmechanismus wenigstens für einige der untersuchten Antheren anerkannt, und, der Macht der Tatsachen weichend, damit auch jenen prinzipiellen Einwand aufgeben müssen, ebenso wie den anderen, anfänglich außerdem noch erhobenen, daß durch den Kohäsionszug verbogene Wände nach dem Aufhören desselben (d. h. nach dem völligen Schwinden des Wassers aus den Zellräumen), nicht verkrümmet bleiben könnten, sondern wie bei den Farnsporangien zurückschnellen müßten.

Diejenigen aber, die immer noch an den Grundlagen der Theorie zweifeln, könnte die Durchmusterung von Querschnitten, die durch beliebige saftige Pflanzenteile in vertrocknetem Zustande geführt sind, eines besseren belehren.

Man lasse z. B. einen Blattstiel des gewöhnlichen Holunders mehrere Wochen eintrocknen (ev. im Vakuum) und betrachte dann dünne Querschnitte davon unter Xylol oder absolutem Alkohol. Man wird das ganze Gewebe: Epidermis, Parenchym und Kollenchym ohne zaghafte Rücksicht auf jene theoretischen Bedenken verbogen und zerknittert finden. Man kann sich an solchen Schnitten nach der Verdunstung des Alkohols bei Wasserzusatz auch sofort die Wirkung der elastischen Entfaltung vor Augen führen. Denn der Schnitt nimmt unter Ausglättung der Falten im Wasser nahezu seine ursprüngliche Ausdehnung im saftigen Gewebe wieder an. Endlich lasse man denselben Schnitt an der Nadelspitze von neuem eintrocknen und überzeuge sich, daß er bei bloßer Membranschrumpfung ohne Faltung nur eine sehr geringe Kontraktion erleidet, daß also die außerordentliche Volumverringering des ganzen Blattstiels beim Vertrocknen nur auf Kohäsionszug oder Schrumpfung beruhen kann. Dieser Vorgang konnte an unserem dünnen Schnitt nämlich deshalb nicht eintreten, weil seine Zellen durch das Messer größtenteils geöffnet waren. Ich wüßte nicht, was sich Stichhaltiges gegen diese einfache Argumentation einwenden ließe und verweise zur anschaulichen Klärung des Begriffes der elastischen Entfaltung nur noch auf den Vergleich, den ich im Biol. Zentralbl. 1906, Bd. XXVI, S. 675 und 676 zu diesem Zwecke herangezogen habe.

II. Über den Geltungsbereich der Kohäsionstheorie für lebende und tote Pflanzengewebe.

Zu verschiedenen Malen habe ich in meinen Publikationen darauf hingewiesen, daß die Kohäsionsverkürzung eine sehr allgemeinverbreitete Eigenschaft der Pflanzenzellen ist, vorausgesetzt, daß diese nicht zu derbwandig sind. Sie beschränkt sich demnach durchaus nicht auf die wenigen Mechanismen, die Sporen- oder Blütenstaub beim Absterben entlassen oder wie die Lebermooselaternen deren Entlassung fördern. Es kommt für die Theorie vielmehr ein weit ausgedehnteres Gebiet in Frage, das der Bearbeitung noch harret und viele Einzelprobleme bietet. Es sind dies mancherlei Formänderungen und Bewegungen, die an lebenden Pflanzenorganen vorkommen und mit ihrem Wasserverlust zusammenhängen.

Besonders in meiner Mitteilung: „Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen“ (diese Ber. 1899, S. 174 und 175) und in einer späteren: „Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe usw.“ (diese Ber. 1900, S. 217 ff.) habe ich auf allgemeine Gesichtspunkte, die hierbei in Betracht kommen, aufmerksam gemacht. Es ist dabei besonders hervorgehoben worden, daß die Ursache der eigenartigen Deformationen pflanzlicher Gewebe beim Wasserverlust unter Kohäsionszug nicht immer in dem Bau der Einzelzelle, d. h. in einem Wechsel verdickter und unverdickter Wandpartien, die derselben Zelle angehören, zu suchen sei, wie wir es etwa von den Farnsporangien her gewöhnt sind, sondern daß jene Formänderungen durch den Antagonismus verschiedenartiger Gewebselemente von ungleicher Festigkeit bedingt sein können. Diese Festigkeitsunterschiede brauchen aber nicht in der Form verschieden starker Verdickung augenfällig zum Ausdruck zu kommen; bei dem einschichtigen Blatt des Laubmooses *Rhynchostegium murale*, das sich wie viele andere Moosblätter bei Wasserverlust aufwärts einkrümmt, fand ich z. B. die opponierten Wandungen der Ober- und Unterseite ziemlich gleich dick (vgl. diese Ber. 1898, S. 100 und 101). Wahrscheinlich spielt auch hierbei die Membranstruktur eine wichtige Rolle, indem sie ja nicht nur die Lage der Schrumpfungachsen, sondern auch die Festigkeitsverhältnisse nach den verschiedenen Richtungen bedingt. Gelegentlich eines Ber. uns. Ges. von 1903, S. 218 ff., habe ich diese Frage in einem Abschnitt: „Über Membranstrukturen im Dienste von Kohäsionsmechanismen“ kurz besprochen (S. 227). Wir werden weiter unten bei *Triticum* einen neuen Fall dieser Art kennen lernen.

Durch die vorstehend gekennzeichneten Erörterungen ist nun auch für mehrere schon früher behandelte Probleme ein neuer Gesichtspunkt eröffnet worden. Im Jahre 1882 hat nämlich TSCHIRCH eine Arbeit veröffentlicht: „Beiträge zur Anatomie und zum Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter“ (PRINGSH. Jahrb. XIII, S. 544—568, mit Taf. XVI—XVIII). Sie bezieht sich vorzugsweise auf Gräser trockner Standorte, die TSCHIRCH kurz als Steppengräser zusammenfaßt und die dadurch ausgezeichnet sind, daß sie das Assimilationsgewebe ihrer Blattoberseite vor übermäßiger Transpiration schützen, indem sie das Blatt aufwärts zusammenfalten oder einrollen. Indem sich dieser Autor besonders auf S. 558—562 Rechenschaft darüber abzulegen sucht, wie an seinen lebenden Blättern Bewegungen als Folge von Wasserverlust vorkommen können, urteilt er S. 558: „Die Bewegung kann einmal

durch Quellungserscheinungen¹⁾ der Membranen bestimmter Gewebepartien und sodann durch Turgeszenzänderungen der Zellen verursacht werden“ und fügt später S. 559 hinzu: „Ein drittes — scheint mir — gibt es in diesem Falle nicht.“ Nun ist aber nach TSCHIRCH S. 560: „Die Möglichkeit, der Mechanismus könne durch eine Änderung der Turgeszenzverhältnisse, besonders der grünen Zellen, bedingt sein, ausgeschlossen, und es bleibt nur die letzte Möglichkeit, daß es Quellungserscheinungen der Membranen sind, die dem Ein- und Aufklappen der Rinne zugrunde liegen.“ TSCHIRCH hat nun in einigen Fällen beobachtet, daß sich isolierte Tangentialstreifen des mechanischen Ringes, der sich an der Unterseite der Blätter hinzieht, beim Wasserverlust in gleichem Sinne und sogar noch viel intensiver krümmen als das ganze unverletzte Blatt, und daß sich diese Krümmung durch Wasser wieder rückgängig machen läßt. „Eine derartige Bewegung kann aber nur zustande kommen, wenn die inneren Bastzellschichten stärker quellbar sind wie die äußeren“ (S. 561). TSCHIRCH hat nun auch nach anatomischen Differenzen zwischen diesen Bastzonen gesucht und diese mehrmals in einer ungleichmäßigen Verholzung gefunden. „Da nun aber reiner Zellstoff ungleich stärker quellbar ist als ligninhaltige, sog. verholzte Membranen, so würde ich in dieser Erscheinung eine ausreichende Erklärung für die einseitige Krümmung und Streckung der Baststreifen erblicken, wenn es mir gelungen wäre, diese Differenz in allen Fällen anatomisch nachzuweisen“ (S. 562). Somit erklärt er selbst, nicht „zu vollständig befriedigenden Resultaten gelangt zu sein“ (S. 562). Wir werden später sehen, daß das Ergebnis darum unbefriedigend sein mußte, weil er eben stets mit dem damals noch selbstverständlichen Vorurteil: *Tertium non datur operierte*.

Auch die Blätter von *Polytrichum*-Arten schützen nun ihr Assimilationsgewebe gegen schädliche Verdunstung durch Einfalten des ganzen Blattes und Einrollen seiner Seitenränder²⁾. Mit dieser Erscheinung hat sich ein Jahr nach TSCHIRCHS Publikation im ersten Band unserer Berichte S. 89–93 FIRTSCH beschäftigt. Er bewegt sich ganz in den Gedankenbahnen des Erstgenannten, schreibt also wegen des scheinbaren Fehlens einer anderen Möglichkeit die

1) Wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, meint TSCHIRCH hier Erscheinungen, die mit Unterschieden der Quellbarkeit zusammenhängen, also Schrumpfungsdifferenzen.

2) Von dem Andrücken der Blätter an das Stämmchen, das vielfach gleichzeitig geschieht, soll hier abgesehen werden. Es beruht auf denselben Ursachen.

betreffenden Bewegungen der ungleichen Quellbarkeit zweier (getrennter) „Bastlagen“ im Blattnerve zu und beruhigt sich damit, daß er an diesen Bastzonen in der Tat eine ungleiche Färbung mit Chlorzinkjod hat erzielen können.

Auch KERNER VON MARILAUN hat sich offenbar für die eben behandelten Fragen interessiert. Denn wir finden in seinem „Pflanzenleben“ 1888 Bd. I, S. 314—320 eine ziemlich eingehende Beschreibung der erwähnten Bewegungen bei Gras- und *Polytrichum*-Blättern mit einer Reihe anatomischer Abbildungen. Auch er ist der Ansicht, daß bei *Polytrichum* „dieselben Kräfte ins Spiel treten, welche das Zusammenfallen der Grasblätter bewirken“. Jedoch sei wahrscheinlich „der Mechanismus des Öffnens und Schließens nicht eine einfache Hygroskopizitätserscheinung“, weil abgestorbene Blätter des Widerthonmooses sich nicht wieder öffneten (S. 320).

Im vorigen Jahre hat sich dann LORCH auch mit „Bewegungen und Schrumpfungen von Laubmoosen durch Wasserverlust“ beschäftigt (Flora 1897, Bd. 97). Diese Arbeit ist mir bis jetzt noch nicht zugänglich gewesen. Nach einem Referat darüber in der Naturw. Rundschau (1907, S. 423—425) zu urteilen, hat aber LORCH immer noch den Sitz der Kraft in die Schrumpfung der Membranen verlegt, obwohl ich speziell für die Moosblätter mehrfach auf ihre Kohäsionswirkungen hingewiesen habe (vgl. diese Berichte 1898 S. 97 ff. und Flora 1903, Bd. 92, S. 108 ff.) Wenn der diesen Berichten zugemessene Raum hier auch kein ausführliches Eingehen auf die Moosblätter im allgemeinen gestattet, so werden doch hoffentlich auch meine kurzen Mitteilungen über *Polytrichum* am Schluß dieses Berichtes genügen, um LORCHS Ansicht darüber zu widerlegen.

Endlich hat ganz neuerdings HANNIG in unseren Berichten (1908 S. 151—167) eine Arbeit: „Über hygroskopische Bewegungen lebender Blätter bei Eintritt von Frost und Tauwetter“ veröffentlicht, in der er zwar die Kohäsionserscheinungen auch in Frage gezogen hat, jedoch, wie er glaubt, mit negativem Resultate, da „niemals eine Schrumpfung der Zellhäute beobachtet werden konnte“ (S. 159). Sollten ihm aber bei verhältnismäßig geringen Graden der Deformation seiner Blätter nicht etwa die entsprechend geringen Formänderungen der Zellquerschnitte entgangen sein? Nach neuerer brieflicher Mitteilung Herrn Prof. HANNIGS hat er an anderen Pflanzen mit Trockenrollung der Blätter die Schrumpfung in der Tat aufgefunden.

Wir sehen, es sind erst wenige Schritte auf diesem großen Gebiete getan. Mir selbst fehlt es durchaus an der nötigen Muße,

um mich auf weitläufige Studien in dieser Beziehung einzulassen. Um aber die Wichtigkeit der neuen Anschauungsweise wenigstens an einigen Beispielen überzeugend darzutun, habe ich die heurigen Pfingsttage zu einer speziellen diesbezüglichen Prüfung der Blätter von *Polytrichum commune* und von zwei bei Lippstadt wildwachsenden (früher angesäten) „Steppengräsern“, die sonst Dünenbewohner unserer Küsten sind, nämlich *Triticum iunceum* und *Ammophila (Psamma) arenaria* benutzt; und möchte im folgenden, unter möglicher Beschränkung des anatomischen Details, das ja aus den oben erwähnten Abhandlungen zu entnehmen ist, die Belege für ihren Kohäsionsmechanismus mitteilen.

III. Mechanismus des Rollblattes von *Triticum iunceum* und des Faltblattes von *Ammophila arenaria*.

Da die zum Teil über 1 cm breiten Blätter von *Triticum iunceum* ein weit bequemeres Objekt für die Nachuntersuchung darbieten, als die viel schmaleren Blätter der *Ammophila*, so wollen wir uns im Folgenden vorwiegend an *Triticum* halten; die Verhältnisse bei *Ammophila* sind, soweit physikalische Fragen in Betracht kommen, nicht wesentlich davon verschieden. Die Fig. 1, 2 und 3 auf S. 317 in KERNERS Pflanzenleben, Bd. I, 1888, die sich auf *Lasiagrostis Calamagrostis* beziehen, geben uns auch ein ungefähres anatomisches Bild des Baues von unserem *Triticum*-blatte¹⁾, während die Figuren 4, 5, 6 der Seite 316 und 1, 2, 3 von S. 318 desselben Werkes geeignet sind, einigermaßen den anatomischen Bau des *Ammophila*-Blattes zu veranschaulichen, obschon sie sich auf 2 Spezies von *Festuca* beziehen. Als besonderes Charakteristikum aller dieser Grasblätter sei hier nur kurz die Eigentümlichkeit hervorgehoben, daß ihre Unterseite wie gewöhnlich glatt, ihre Oberseite aber mit zahlreichen Längsriefen besetzt ist, zwischen denen, im Grunde der Furchen und an deren Böschungen, sich in Längsrinnen das Assimilationsgewebe hinzieht. Bei *Ammophila* werden sowohl die genannten Riefen wie das Chlorophyllperenchym von der Epidermis der Unterseite durch einen zusammenhängenden Mantel mechanischer Fasern (des TSCHIRCHschen „Bastes“) geschieden, während dieser bei *Triticum* unterhalb der Furchen durch das Chlorophyllgewebe in schmalen bis an die untere Oberhaut reichenden Streifen unterbrochen ist. Mitten durch

1) Besonders hervorzuheben ist aber, daß die Einrollung der *Triticum*-blätter eine weit intensivere ist, als dies durch Fig. 1 S. 317 von *Lasiagrostis* dargestellt wird.

die Riefen ziehen je ein von der Blattbasis zur Spitze verlaufendes Gefäßbündel, sowie zwei breite Streifen von mechanischen Zellen, die dieses Bündel sowohl mit dem Bastring der Unterseite als mit der Epidermis der Oberseite der Riefen in fortlaufendem Zuge verbinden. Bemerkenswert sind noch am Grunde der Furchen Streifen von farblosen safterfüllten zartwandigen Zellen, die TSCHIRCH Gelenkzellen genannt hat.

Nach dieser kurzen Orientierung über die für uns wesentlichsten Züge des anatomischen Baues suchen wir uns nun bei unseren physikalischen Beobachtungen möglichst an den Gang der oben skizzierten Ausführungen von TSCHIRCH anzuschließen.

1. Wir stellen von einem völlig wasserdurchtränkten und daher flach ausgebreiteten frischen *Triticum*-Blatte nicht zu dünne Querschnitte her und trennen auf dem Objektträger durch einen Schnitt mit dem Skalpell den „Bastmantel“ mit der unteren Epidermis möglichst von dem Chlorophyllgewebe und den Riefen ab. Beim Austrocknen ziehen sich nun beide Teile in der Quere zusammen, aber nur der untere Streifen mit den mechanischen Fasern des „Bastmantels“ und der unteren Epidermis rollt sich ein, und zwar gleichförmig mit dem unverletzten Blatte.

2. Wir legen nunmehr das Blatt, mit der Oberseite nach unten gewandt, auf den Objektträger und tragen von der morphologischen Unterseite Tangentialstreifen ab, die möglichst wenig von dem Parenchym, aber sämtlich die Epidermis der Blattunterseite enthalten. Ein jeder solcher Streifen rollt sich nun beim Wasserverlust durch Trocknen, und noch schneller bei Zusatz von absolutem Alkohol, in gleichem Sinne ein wie das lebende Blatt, aber in weitaus höherem Grade, so daß selbst millimeterbreite Streifen zu fadendünnen Röllchen umgestaltet werden.

3. Wir machen hierauf von diesen eingetrockneten Röllchen Querschnitte¹⁾ und betrachten sie mikroskopisch unter Xylol oder absolutem Alkohol. Man nimmt wahr, daß sowohl die Innenwände der Epidermiszellen als die der Querschnitte der Stereomfasern in hohem Maße verbogen sind. Dieses Ergebnis deutet entschieden

1) Um beim Schneiden Quetschungen der dünnen Röhrchen und Verzerrungen der Zellwände zu vermeiden, tut man am besten, wenn man die Röllchen mit Hilfe eines angeschmolzenen Stückchens Paraffin durch Beträufeln mit der Schmelzmasse an ein handliches größeres Paraffinstück anheftet. Von einer Gefahr, daß die Zellwände durch diese Einbettung in Paraffin deformiert werden, kann gar nicht die Rede sein. Wer dies fürchtet, möge die Röllchen von innen her etwa durch die eingeführte Spitze eines eingerollten *Triticum*blattes stützen. Bei genügender Geschicklichkeit erhält man dann auch klare Zellbilder.

auf eine Kohäsionswirkung. Wir suchen uns daher hierüber zu vergewissern, indem wir diese zunächst zu verhindern streben. Hierzu stehen uns zwei bequeme Wege zur Verfügung.

4. Das eine Verfahren ist analog einem in dieser Mitteilung, Abschnitt I S. 400, für den Blattstiel von *Sambucus nigra* angegebenen. Wir bringen nämlich zu den zarten Querschnitten des vorigen Versuches, nachdem sie aus alc. abs. ausgetrocknet sind, wieder Wasser, wodurch sie sich entrollen und ihre Zellen entfalten, und lassen sie dann an der Nadelspitze oder Skalpellschneide von neuem trocknen. Das Einrollen des ganzen Schnittes unterbleibt jetzt fast völlig, ebenso wie die Wandfaltung, weil die Zellen ja durchweg geöffnet waren.

5. Bei dem zweiten Verfahren, um die Kohäsionskontraktion auszuschließen, schlagen wir einen Weg ein, der früher schon bei *Selaginella* sporangien und Moosblättern benutzt worden ist (vgl. dies. Ber. 1902 S. 127 und Flora 1903, Bd. 92 S. 190 und 127). Es handelt sich darum, auch an großen Komplexen geschlossener Zellen die Beseitigung der Kohäsionswirkung durch möglichste Entfernung ihres Füllwassers zu erzielen. Der leitende Gedanke hierbei ist folgender. Wenn die getrockneten Röllchen bei Wasseraufnahme ihrer Membranen sich entfaltet haben, so enthalten anfänglich ihre Zellen im Inneren neben dem rasch eindringenden Wasser zum Teil noch Gasblasen, die wie in Moosblättern infolge der eingetretenen Luftverdünnung bei längerem Verweilen im Wasser rasch durch dieses verdrängt werden. Läßt man sie aber sofort nach der Entfaltung schnell wieder austrocknen, so kann sich die Kohäsionskontraktion nicht in ganz demselben Maße wieder geltend machen wie vorher. Wiederholt man dieses Verfahren mehrmals hintereinander, so wird die Kohäsionswirkung immer mehr eingeschränkt. Zur Abkürzung bringt man nach mehrmaliger Erneuerung dieser Prozedur die feuchten Gewebe zwischen zwei Blätter Löschkarton und belastet das Ganze mit einem Briefbeschwerer oder bequemer mit einem Fuß des Mikroskopstativs, bis sie trocken sind.

Behandelt man nun die Röllchen der Tangentialstreifen unserer Nr. 2 in dieser Weise, so konstatiert man nach dem Austrocknen das vollständige Fehlen jeder einwärts gerichteten Querkrümmung und jeder Faltung. Sie sind im Gegenteil in der Längsrichtung nach außen etwas gekrümmt. Dies ist die einzige Wirkung der reinen Membranschrumpfung. Wie sie zu erklären ist, werden wir weiter unten (S. 411) erfahren. Daß diese Erklärung richtig ist, erkennen wir aus der weiteren Behandlung dieser Versuchsobjekte.

6a) Wir bringen diese Objekte nämlich von neuem unter dem Mikroskop in Wasser und beobachten, wie ihre Zellen vollständig von dunkel umrandeten Gasblasen erfüllt sind, die ungemein langsam abnehmen. Der Ausschluß der Kohäsionskontraktion ist also tatsächlich erreicht worden.

6b. Wir lassen ferner von neuem austrocknen. Es tritt kaum eine Formänderung ein; die Membranschrumpfung ist also tatsächlich außerstande, die unter 2 und 3 angegebenen Deformationen hervorzubringen.

6c. Dieselben Objekte werden nunmehr für ca. 5—6 Stunden in einem größeren Quantum Wasser aufbewahrt, etwa in einem kleinen Reagenzgläschen. Sie schwimmen in den ersten Stunden an der Wasserfläche; dann sinken sie unter, ein Zeichen, daß das Wasser mehr und mehr in die Zellräume eingedrungen ist. Haben wir uns dann durch den mikroskopischen Befund überzeugt, daß sämtliche Zellen wieder mit Wasser gefüllt sind, so lassen wir unser Objekt bei schwächerer Vergrößerung (um ein größeres Feld zu übersehen) unter dem Mikroskop wieder trocknen. Es läßt sich nun deutlich konstatieren, daß sich das Gewebe wieder in der früheren Weise einrollt, ohne daß (abgesehen von Randpartien und vielleicht sonstigen vereinzelt Stellen) im Zellinnern Luftblasen auftreten. Auch nach dem völligen Trocknen verhält sich das Versuchsobjekt nunmehr wieder gerade so wie der ursprüngliche Span der Nr. 2 und 3, (sowie, wenn man will, auch der sämtlichen ferneren Nummern). Damit ist also der Kohäsionsmechanismus der gerollten Tangentialstreifen zweifellos konstatiert. Wir sehen hieraus, daß das Schlußverfahren von TSCHIRCH ein irriges war; es gibt eben außer den von ihm erörterten Möglichkeiten ein tertium, das er nicht in Betracht gezogen hat.

7. Durch unsere bisherigen Beobachtungen haben wir uns aber nur erst über die Ursache der Kontraktion orientiert. Wir wissen aber noch nicht, warum an jenen Streifen stets eine Krümmung in bestimmter Richtung eintritt. Wie wir oben mitgeteilt haben, hat TSCHIRCH hierfür eine chemische Differenz zwischen Holzstoff und Zellulose verantwortlich zu machen gesucht. Wir prüfen daher Blattquerschnitte mit Phloroglucin und Salzsäure. Dieses Reagens färbt sehr schnell und tief den Xylemring der Gefäßbündel, viel langsamer und manchmal auch gar nicht oder kaum die übrigen mechanischen Elemente, niemals die Außenwandung und die Radialwände der Epidermis von der Blattunterseite. Von einem Gegensatz zwischen Zellulose und Lignin im

Bastring ist also bei *Triticum* und *Ammophila* nichts zu merken. Auch besonders auffällige Differenzen im Maße der Wanddicke liegen nicht vor, dagegen sind die mechanischen Zellen, welche das Gefäßbündel mit dem mechanischen Ringe verbinden sowie die ihnen benachbarten Zellen desselben ganz erheblich weitlumiger als die Stereomfasern, die an die untere Epidermis anstoßen. Dieser Umstand kann sehr wohl beim Schrumpfen eine stärkere Einfaltung der Innenschichten nach sich ziehen und somit die Hauptursache des Einrollens unserer abgelösten Streifen sein.

Aber es erscheint uns noch eine andere Tatsache vielleicht bedeutungsvoll, nämlich die ganz differente Membranstruktur der Epidermis- und der Faserwände. Während die letzteren nämlich die gewöhnlichen schiefen Poren und im polarisierten Licht die damit verbundene bekannte Farbenreaktion aufweisen, besitzen die Radialwände der Epidermiszellen, und zum Teil auch ihre Tangentialwandung, querovale oder rundliche Poren und im polarisierten Licht die entgegengesetzte Farbenreaktion wie die Fasern, und zwar in der Außenwand der Epidermis sogar auf dem Profil ihres radialen Längsschnittes; (die innere Tangentialwand der Oberhaut hat eine vermittelnde Färbung). Offenbar beruht auf dieser Struktur die auswärts gerichtete schwache Längskrümmung, die wir an den trockenen Geweben von Nr. 5 zum Schluß beobachtet haben (s. S. 406). Da diese Schrumpfungerscheinung für die Ökonomie des Blattes aber ganz belanglos ist, so haben wir die Bedeutung der abweichenden Struktur der Epidermiswand vielleicht darin zu suchen, daß die Festigkeit derselben in quertangentialer Richtung gesteigert werden soll. Denn die Einrollung unserer isolierten Gewebestreifen nach innen, d. h. nach der Oberseite des Blattes zu, wird doch wesentlich dadurch mitbedingt, daß die Außenwand der unteren Oberhaut der Längsfaltung möglichst widersteht, daß sie also in quertangentialer Richtung besonders druckfest gebaut ist. Möge dem aber sein wie ihm wolle, wir sehen, es fehlt nicht an anatomischen Eigentümlichkeiten, auf die wir die einseitige Krümmung unserer Gewebestreifen bei dem Schrumpfen zurückführen können.

8. Wenden wir uns nunmehr der wichtigsten Frage zu, ob denn das an den isolierten Tangentialstreifen des Gewebes der Blattunterseite konstatierte Krümmungsbestreben nun auch im unverletzten lebenden Blatte die Triebkraft seiner Bewegungen beim Wasserverlust ist oder ob noch andere Gewebe beteiligt sind. Wir überzeugen uns zunächst davon, daß die Stereomfasern und Epidermiszellen auch in lebenden Blättern, die sich durch Trocken-

heit stark eingerollt haben, noch größtenteils wasserhaltig sind. Es geschieht dies, indem wir mit dem Rasiermesser abgetragene Tangentialstreifen von der konvexen Blattaußenseite sofort in Öl oder Kanadabalsam mikroskopisch untersuchen. Wenn wir dabei etwa nicht das ganze Gewebe blasenfrei, sondern je nach dem Grade der Austrocknung mehr oder weniger mit Gasblasen durchsetzt finden, so ist das nicht zu verwundern. Denn da bei der Einrollung des Blattes die festgebauten Riefen sehr bald aufeinanderstoßen und eine weitere Einkrümmung erschweren, so kann sich ja der Kohäsionszug in den mechanischen Zellen des lebenden Blattes bei weitem nicht so frei geltend machen, wie in den abgetrennten Gewebstreifen unserer vorigen Versuche. Darum sind ja auch die Trockenkrümmungen der letzteren so außerordentlich viel intensiver als die des ganzen Blattes. Die Faserwand kann daher im lebenden Blatte dem Zuge des Binnenwassers nicht so ungehindert folgen; dieses wird zum Teil abreißen und so Anlaß zum Auftreten von Gasblasen geben. Daß auch solche blasenhaltigen Streifen aber immer noch sehr zahlreiche Elemente enthalten, die ganz mit Wasser erfüllt sind, können wir außer an dem mikroskopischen Befunde auch daran erkennen, daß sie sich beim weiteren Austrocknen in gleicher Weise zu dünnen Röllchen krümmen, wie die früher betrachteten Streifen, die vom wassergesättigten Blatte abgelöst waren.

9. Mit den bisherigen Resultaten stimmt überein, daß sich Querschnitte, die durch das wassergesättigte lebende Blatt gemacht sind, beim Austrocknen um so weniger einwärts krümmen, je dünner sie sind. Auf ganz dünnen Schnitten müssen ja die Stereomfasern sämtlich durch das Messer geöffnet sein. Auffällig ist dabei aber, daß die Einwärtskrümmung immerhin auch bei Schnitten, an denen man die Mitwirkung des Stereoms für ausgeschlossen annehmen kann, noch ziemlich erheblich ist. Prüft man nun die Zellenbilder an diesen Schnitten genauer, so findet man, daß namentlich die farblosen Gelenkzellen am Grunde der Furchen, aber auch die Wandungen des Chlorophyllparenchyms zum Teil stark verbogen sind. Bereits TSCHIRCH hat namentlich an den Gelenkzellen diese starken Verbiegungen bemerkt. In geringem Maße treten sie auch in seinen Zeichnungen noch hervor (vgl. Figg. 7, 9, 14, 17): er hat sie aber als passive Quetschungen und Zerrungen durch die Nachbargewebe aufgefaßt, wie das unzweifelhaft bei anderen Objekten und von anderen Autoren schon oft geschehen ist. Uns erscheinen sie nunmehr aber als diejenigen Kohäsionswirkungen, durch die jene mäßigen Krümmungen des ganzen

Blattquerschnittes aktiv hervorgerufen sind; wir schreiben diese leichte Krümmung somit der Schrumpfung der Gelenkzellen und des Chlorophyllgewebes zu.

10. Wahrscheinlich müssen wir aber sogar diesen beiden letztgenannten Geweben am lebenden Blatte überhaupt in den ersten Stadien der Trockenkrümmung die Hauptrolle zuschreiben. Denn so stark auch die Schrumpfung der Stereomfaserwände auf Querschnitten durch die trockenen Röllchen der abgelösten Tangentialstücke (s. Nr. 3, S. 405) hervortrat, so auffällig vermißt man sie auf Querschnitten durch lebende Blätter, selbst wenn diese stark eingerollt sind; wenigstens bei *Triticum iunceum*; bei ihm findet sie sich erst an sehr intensiv oder an gänzlich ausgetrockneten toten Blättern scharf ausgeprägt. Bei *Ammophila arenaria* tritt sie allerdings viel früher ein und ist schon bald nach der völligen Einfaltung klar ausgesprochen.

11. Wir gelangen somit bez. der Blätter von *Triticum iunceum* und *Ammophila arenaria* zu folgendem Schlusse als dem wahrscheinlichsten. Wenn ihre Blätter mehr Wasser verlieren, als ihnen durch die Wurzel zugeführt werden kann, so schrumpfelt zunächst das zartwandige Gewebe der Gelenk- und Chlorophyllzellen und bewirkt selbst durch Falten oder Einrollen des Blattes seinen Schutz vor übermäßiger Wasserentziehung durch Sonne und Wind. Da aber an den ursprünglichen Standorten dieser Pflanzen die Zeiten der Wasserarmut von außerordentlicher Dauer sein können, so haben die Chlorophyllzellen zur Erhaltung ihres Lebens den Wasserinhalt des Außengewebes als Schutz zur Verfügung. Sie zehren von ihm, und je mehr der Wasservorrat schwindet, um so mehr schließt sich, durch die Schrumpfung von Stereom und Epidermis, der Mantel derselben, soweit es irgend möglich ist, bergend über dem zarten Gewebe zusammen¹⁾. Vermutlich hilft die elastische Schwellung des Stereoms auch zur rascheren Aufnahme von Wasser in die Blattgewebe, wenn Regen niederfällt.

IV. Der Kohäsionsmechanismus des Blattes von *Polytrichum commune*.

An den Blättern unseres *Polytrichums*, wie an manchen anderen Arten derselben Gattung kann man, wenn Wassermangel eintritt,

1) Hiermit werden die ursprünglichen Vorstellungen, die sich VOLKENS im Jahre 1884 über die Bedeutung der dickwandigen Elemente xerophiler Pflanzen gebildet hatte, mit seinen späteren vereinigt (vgl. WESTERMAIER, D. wissenschaftl. Arb. des bot. Instituts Berlin 1888, S. 11).

dreierlei Bewegungen unterscheiden. Sind die Blätter vom Stämmchen abgelöst, so faltet sich erstens ihre Mitte, zweitens rollen sich die Seitenränder ein. Hat man das Blatt am Stämmchen belassen, so wird es außerdem aufrecht eng an dasselbe angedrückt. Biologisch sind alle 3 Erscheinungen leicht zu verstehen; die letztgenannte wollen wir aber hier bei unserer physikalischen Frage der Kürze halber außer acht lassen.

1. Von einem lebenskräftigen Pflänzchen nehmen wir ein lebhaft grünes frisches Blatt, lassen es trocknen und betten es in derselben Weise wie oben (S. 405, Anm. 1) angegeben in Paraffin ein. Dünne Querschnitte davon betrachten wir nun unter dem Mikroskop in Xylol. Wir finden das gesamte zartwandige Gewebe zerknittert, und selbst die Stereomfasern z. T. so verbogen, daß ihre ursprünglich rundlichen Lumina wurstförmig gekrümmt sind. Die weiteren Zellen des Mittelnerve (s. Fig. 14 Taf. II bei FIRTSCH, Ber. uns. Ges. Bd. I), die als „Deuter“ bezeichnet werden und die anderen als „Durchlaßstellen“ von FIRTSCH aufgefaßt, sowie die weiten an die Assimilationsleisten angrenzenden Zellen, sind im Lumen ganz besonders durch Faltung reduziert. Auch in den Blatträndern sind die Lumina der weiteren Zellen, die die untere Epidermis mit den Leisten der Assimilationszellen verbinden, durch die verbogenen Wände so eingepreßt, daß es bei oberflächlichem Hinsehen den Anschein hat, als entsprängen die Leisten unmittelbar an dieser Oberhaut.

2. Wir verdrängen das Xylol durch aufgetropften Alkohol absolutus und ersetzen diesen dann durch Wasser. Die Zellwände entfalten sich wieder vollständig, und dadurch wird sowohl die Medianfaltung des ganzen Blattes als die Umbiegung der Seitenränder rückgängig. Sind diese Schnitte aber dünn, so unterliegen sie bei nochmaligem Austrocknen nicht mehr der Faltung ihrer Zellwände, weil die Kohäsionskontraktion ausgeschlossen ist. Zugleich bleibt aber auch die vorherige Einwärtskrümmung des Blattes sowohl im mittleren als in den Seitenteilen völlig aus; ein Beweis, daß diese Krümmungen durch die Membranschrumpfung nicht zustande gebracht werden kann.

Damit hängt denn auch zusammen, daß sich Querschnitte durch frische Blätter, die wassergesättigt und daher flach ausgebreitet sind, ebenso wie bei den Grasblättern, um so weniger einwärtskrümmen, wenn man sie austrocknen läßt, je dünner sie sind. Beginnt man mit recht dicken Schnitten und reduziert ihr Dickenmaß allmählich, so bleibt beim Austrocknen derselben zuerst die Krümmung der Blattmitte aus, weil ja die langgestreckten Ele-

mente des Blattnerven, durch welche diese Krümmung bewirkt wird, eher durch den Schnitt geöffnet und somit am Schrumpfen verhindert werden als die kurzen, mehr isodiametrischen der Ränder.

4. Um sich zu überzeugen, daß die langgestreckten Elemente der Blattnerven im lebenden Blatte tatsächlich Wasser führen, entferne man von der Blattoberseite durch Schaben mit dem Skalpell die Leisten der Chlorophyllzellen und prüfe die Reststücke von der Unterseite her auf ihren Zellinhalt. Auch wenn man sie austrocknen läßt, wird man beobachten können, daß sich ihre Längskrümmung vollzieht, während sie noch reichliche Mengen Wassers enthalten.

5. Für den Krümmungsmechanismus des *Polytrichum*blattes ergibt sich, soweit die Querrichtung in Betracht kommt, aus den vorstehenden Beobachtungen, im Zusammenhang mit dem anatomischen Bau, gemäß der Kohäsionstheorie folgende Erklärung: Bei der Einkrümmung der Seitenränder spielt gegenüber der Schrumpfung der Oberhaut selbst und der anstoßenden Zellen als Widerstandslage die äußere Tangentialwandung der unteren Epidermis die Hauptrolle. Sie ist dazu befähigt, weil sie erheblich stärker verdickt ist als die Nachbarwände. Bei der Einkrümmung des Mittelteils kommen als Membranen, die der Schrumpfung besonders widerstehen, wiederum erstens die dicke unterste Epidermiswand in Spiel, und zweitens die sehr englumigen und verdickten Elemente der mehrschichtigen Stereomlage, die sich unmittelbar über der Oberhaut der Unterseite hinzieht und weit in die Seitenteile der Lumina erstreckt. Zwar folgt im Nerv nach oben hin noch eine zweite Stereomlage, die von der ersten durch weitlumige schwächer verdickte Zellen getrennt ist. Diese leistet aber einen erheblich schwächeren Widerstand, weil sie sehr viel schmaler und schwächer ist. Obendrein wirken auf sie noch krümmend ein, und zwar in gleichem Sinne mit der vorher besprochenen Krümmungsursache, die schwächer gebauten und wegen ihres weiten Lumens stärker faltbaren nach oben noch folgenden Zellen unterhalb der Assimilationsstreifen.

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): Steinbrinck Carl

Artikel/Article: [Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern. 398-412](#)