

## 66. Emanuel Senft: Über die sogenannten „Inklusen“ in der „Glyzyrrhiza glabra L.“ und über ihre Funktion.

(Mit Tafel XX)

Aus der landw. chem. Versuchsstation in Wien (Abt. IX).

(Eingegangen am 10. Nov. 1916.)

Unter der Bezeichnung Inklusen verstehen wir bekanntlich eigentümliche Gebilde (Einschlüsse), welche ursprünglich von TICHOMIROW<sup>1)</sup> in dem Fruchtfleische der Dattel gefunden wurden und später von verschiedenen Forschern nicht nur in dem Fruchtfleische und der Testa mancher Früchte, sondern auch in den Blättern verschiedener Pflanzen nachgewiesen worden sind. Bezüglich der Literatur soll auf die Pflanzenmikrochemie von TUNMANN<sup>2)</sup> und die Mikrochemie der Pflanze von MOLISCH<sup>3)</sup> verwiesen werden.

Die Inklusen entstehen in der Pflanze sehr frühzeitig. Über ihre chemische Zusammensetzung, sowie auch über ihre Funktion und den Zweck derselben sind die Ansichten noch sehr verschieden.

Sie sollen nach HARTWICH und WINCKEL<sup>4)</sup> Phloroglykotoanoide sein, d. i. glykosidische Tannoide, in denen der Zucker durch Phlorogluzin ersetzt erscheint. Sie scheinen aber in den verschiedenen Pflanzen eine ganz verschiedene Zusammensetzung zu haben. Alle enthalten auch gebundenen Gerbstoff<sup>5)</sup>, der aber ebenfalls ein verschiedenes Verhalten zeigt und sich mit Eisenchlorid bald blau, bald grünlich färbt.

Der verschiedene Ausfall der Färbung bei der Eisenreaktion kann nach TUNMANN auf die Anwesenheit verschiedener Säuren zurückgeführt werden. An getrocknetem und konserviertem Materiale sind nach TUNMANN die Farben bei dieser Reaktion etwas

1) W. TICHOMIROW, Sur les inclusions intracellulaires du parenchyme charni de la Datte. Bull. du Congr. intern. d. bot. de St. Pétersbourg 1885. S. 79.

2) O. TUNMANN, Pflanzenmikrochemie. 1913, Verlag BORNTRAEGER, Berlin, S. 381.

3) H. MOLISCH, Mikrochemie der Pflanzen. 1913, Verlag FISCHER, Jena, S. 136.

4) HARTWICH und WINCKEL, Arch. de Pharm., 1904, CCXLII, S. 462.

5) TUNMANN, Mitteilungen aus d. Pflanzenmikrochemie, Vortrag gehalten in der Abt. VIII d. 85. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte in Wien.

verschwommen, die auch von der Dicke der Massen modifiziert werden. Mit der Entwicklung wechselt auch die Zusammensetzung der Substanz.

Die wichtigsten Reaktionen auf Inklusen fallen annähernd übereinstimmend aus, die blaue bis rötliche Färbung mit Kali- oder Natronlauge, sowie die Rotfärbung mit Vanillinsalzsäure. (TUNMANN).

TUNMANN erklärt den Vorgang bei der Inklusenbildung folgend: In den Idioblasten werden mehr oder weniger große Mengen Phloroglykotannoide angehäuft und zunächst durch noch unbekannte Substanzen — ähnlich wie Inulin — in Lösung gehalten. Nun stirbt ziemlich schnell der Plasmaleib ab, seine Bestandteile gehen in der Hauptmasse zugrunde und der gesamte Inhalt erstarrt. Waren bei dem möglicherweise durch Enzyme bewirkten Erstarren große Mengen von Phloroglykotannoiden zugegen, dann bildet die Inkluse einen homogenen soliden Ballen, während bei Gegenwart geringer Quantitäten der zentrale Teil mehr oder weniger weich ist, oder auch fehlen kann (Säcke) und nur am Rande dichte Abscheidungen auftreten. Die erstarrten Inklusen lösen sich von der Membran ihrer Zellen ab.

Nach LLOYD liegt den Inklusen ein kolloidales Gemenge von Schleim und Gerbstoff zugrunde.

In der neuesten Zeit hat TUNMANN auch die Inklusen in den Früchten von *Rhamnus cathartica* und *Glyzyrrhiza glabra* L. zum Gegenstand seiner Untersuchungen gemacht.

Er ist bei seinen Untersuchungen zu folgenden neuen Schlüssen gelangt: Vom jüngsten Stadium an sind die Zellen dicht mit Phloroglykotannoiden erfüllt. Eine quellbare, schleimige Substanz ist nur vorübergehend in einigen jüngeren Stadien zu ermitteln. Wenig später als Kelch und Blumenkrone dem Abfallen nahe sind, ist kein Schleim mehr nachweisbar. Alsdann finden wir die Phloroglykotannoide vorzugsweise im Innern der Zellen, während an der Membran eine homogene, sehr zähe Substanz bassorinartiger Natur zur Ausbildung gelangt, die zu dem sogenannten „Kerngummi“ zu zählen ist. Schreitet die Bassorinproduktion weiter fort, so entstehen die eingangserwähnten, soliden Körper, bleibt sie auf den Rand beschränkt, so kommt es zur Bildung von Säcken.“

Immer aber werden nach TUNMANN die Phloroglykotannoide von der bassorinartigen Grundsubstanz in ungemein fester Weise gebunden.

Der Vorgang bei der Inklusenbildung ist nach TUNMANN der gleiche, wie bei der Bildung des sogenannten Kerngummis der Gefäße und der Tracheiden.

„Durch Salpetersäure oder durch SCHULTZEsches Mazerationsgemisch lassen sich aus den Gefäßausfüllungen die Gerbstoffe und Farbstoffe, welche in denselben ungemein fest gebunden sind, gerade so entfernen, wie die Phloroglykotannoide aus den Inklusen. In beiden Fällen bleibt dann das Kerngummi zurück, welches sich nunmehr leicht in Wasser und Alkohol löst.

Der Unterschied zwischen den Ausfüllungen und den Inklusen ist nach TUNMANN vorzüglich der, daß bei den Inklusen nur Phloroglykotannoide, bei den Ausfüllungen aber Gerbstoffe, Farbstoffe u. a. gespeichert werden.

Auch die ökologische Bedeutung beider Bildungen dürfte nach TUNMANN eine ähnliche sein. „Die betreffenden Elemente werden aus dem Saftverkehre ausgeschlossen, gleichzeitig aber fester und widerstandsfähiger gegen Fäulnis. Die Inklusen werden den Früchten einen Schutz gewähren, wohl auch ein zu frühzeitiges Zerfallen der Früchte hindern.“

Zu derselben Zeit als TUNMANN seinen Vortrag über Inklusen hielt, hat mich auf Grund meiner früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand noch eine weitere ökologisch und physiologisch interessante Frage beschäftigt, nämlich, wie weit sich die Inklusen als Festigungselemente beteiligen und ob sie als Auswurfstoffe des Organismus anzusehen sind oder nicht.

Die vorliegende Arbeit soll sich vorläufig mit der ersten Frage beschäftigen.

Zur Untersuchung diente mir ein in Formalin aufbewahrtes Material, welches aus den Kulturen des Komitees zur staatlichen Förderung der Arzneipflanzenkultur in Korneuburg stammte. Das Material wurde von der vollkommen entwickelten Pflanze genommen, zurzeit als gerade die Früchte nahe zur Reife waren. In dem Fläschchen, in welchem das Material in Konservierungsflüssigkeit<sup>1)</sup> aufbewahrt wurde, bildete sich nach längerer Zeit ein schwefelgelber Niederschlag, über dessen chemische Zusammensetzung ich bisher noch nicht im Klaren bin.

---

1) Dieselbe bestand aus Alkohol, Formalin und Wasser.

Es dürfte sich offenbar um ein Kondensationsprodukt der Gerbstoffe mit Formalin handeln.

Auf alle Fälle gehen in den in Konservierungsflüssigkeiten aufbewahrten Präparaten sehr tief eingreifende Veränderungen vor sich und es ist daher bei der Untersuchung eines solchen Materials, besonders bei Anwendung mikrochemischer Reaktionen, stets die größte Vorsicht geboten, um durch den Ausfall der Reaktion nicht zu falschen Schlüssen zu gelangen. Ein solches Material ist in chemischer Beziehung zumeist vollkommen verändert.

So fällt z. B. bei den Inklusen die Phlorogluzinreaktion mit Vanillinsalzsäure in dem in der Konservierungsflüssigkeit aufbewahrten Materiale negativ oder fast negativ aus, indem sich die Inklusen entweder gar nicht oder nur schmutzig rötlich färben, wogegen sie im frischen oder im Herbarmateriale prachtvoll kirschrot gefärbt werden. Ebenso undeutlich fallen auch alle Reaktionen auf Gerbstoff aus, usw.

Die Inklusen erfahren außerdem auch durch die wasserentziehende Eigenschaft des Alkohols und gleichzeitige Härtung noch eine gestaltliche Veränderung und so finden wir sie dann in Formen vor, welche ursprünglich nicht vorhanden waren. Deswegen wurden bei der Untersuchung zum Vergleiche stets noch das frische bzw. Herbarmaterial verwendet. Die Inklusen erscheinen verschieden gefärbt, zumeist sind sie gelb oder gelblich-braun, mitunter rotbräunlich, der verschiedenen Dicke und dem Entwicklungsstadium der Körper entsprechend. Die meisten sind vollkommen homogen und zeigen einen Harzglanz (Abb. 3); manche von ihnen schließen kleinere oder größere Luftbläschen ein und besitzen dann eine poröse oder gar eine blasigschaumige Struktur (Abb. 2).

### Die Verteilung der Inklusen.

Bei der Durchmusterung der Schnitte durch das Fiederblättchen, Blattstielchen, den Blattstiel und Stengel der *Glyzyrrhiza* muß uns sofort die gesetzmäßige, ganz charakteristische Verteilung der Inklusen im Gewebe auffallen.

Besonders augenfällig ist die Verteilung der Inklusen in dem Fiederblättchen. Am Querschnitte durch das Blättchen finden wir die Inklusen vornehmlich in der oberen Blatthälfte. Außerdem kommen sie in beiden Oberhäuten vor, so zwar, daß sie in der oberen Epidermis auffallend reichlicher vorhanden sind. Während

diese Gebilde in den beiden Oberhäuten der Größe der Zellen entsprechen, diese zumeist vollkommen ausfüllend, sind sie in dem Palisadengewebe wesentlich größer als die Palisaden selbst und übersteigen die Größe derselben manchmal um das mehrfache.

In der Epidermis hängt nicht nur die Größe sondern auch die Gestalt der Inklusen von der Zellform ab; so sind sie in den neben den Gefäßbündeln vorhandenen, länglichen Zellen ebenfalls lang gestreckt, in den wellig buchtigen Epidermiszellen dagegen unregelmäßig buchtig, wie die Zellen selbst (Abb. 4).

Nicht selten begegnet man in der Epidermis ganzen Zellkomplexen, in welchen sämtliche Zellen Inklusen bergen.

Die in der oberen Hälfte des Blattes befindlichen Inklusen sind fast alle vertikal gestellt; nur höchst selten kommt es vor, daß man unmittelbar unter der oberen Epidermis auch horizontal liegende Inklusen vorfindet. Die Form derselben ist ganz auffällig. Sie sind im allgemeinen walzlich, aber fast stets schwach säbelförmig gebogen und am oberen Ende sehr deutlich verdickt, manchmal sogar verzweigt (Abb. 3). Eine weitere Eigentümlichkeit derselben ist die, daß sie in der linken Blatthälfte ebenfalls nach links, in der rechten dann nach rechts gebogen erscheinen. (Abb. 3 rechts und links).

In der unteren Blatthälfte und zwar an denjenigen Stellen, an welchen das Palisadengewebe unter der Epidermis manchmal ausnahmsweise in ein kurzgliedriges Schwammparenchym übergeht, finden wir auch Inklusen, welche sich der Form der Zellen angepaßt haben und lappig oder sternförmig verzweigt sind.

In der Einsenkung oberhalb des Blattnerve begegnen wir ihnen im Kollenchym. Das an der Peripherie des Medianus verlaufende Kollenchym führt ebenfalls fast in allen Zellen Inklusen. In dem Medianus finden wir sie beinahe stets in der oberen Blattfaserkappe des Gefäßbündels und sehr häufig auch im Siebteil. In dem Holzteile der Gefäßbündel fanden wir dieselben nicht vor.

In dem Blattstiele findet man sie wieder an der Peripherie im Kollenchym, weiter stets in dem halbmandelförmig gebogenen Phloemteile und manchmal sogar in den Markzellen vor.

Überaus interessant ist die Verteilung der Inklusen in dem Gelenkpolster. Während hier das Kollenchym nur sehr schwach entwickelt ist und sich zumeist nur auf eine Zellschicht beschränkt, kommen die Inklusen sehr reichlich vor und füllen 3—4 Schichten des Parenchyms aus, indem sie einen deutlichen

Festigungsring bilden. Auf der inneren, konkaven, zur Achse gerichteten Seite sind sie bedeutend spärlicher als an der konvexen, von der Achse abgewandten.

Auch kann man deutlich beobachten, daß die Inklusen auf der inneren Seite, wo die Festigkeit des Gewebes weniger in Anspruch genommen wird, verhältnismäßig ihre Form erhalten haben und die sonst unversehrten Zellen ausfüllen. Auf der äußeren Seite dagegen, wo die Festigkeit des Gewebes ungemein stark in Anspruch genommen wird, finden wir die großen Parenchymzellen zerrissen und die zerrissenen Gewebepartien mit der Inklusenmasse verkittet. In diesem Falle dürfte aber der Inklusenmasse die Aufgabe eines „Wundgummis“ zufallen. Schließlich finden wir die Inklusen in dem Gelenkpolster noch in der Mitte des zentral gelegenen, sichelförmig gekrümmten Phloemteiles.

In dem Stengel findet man diese Körper wieder an der Peripherie in 2—3 Reihen, dann aber stets und regelrecht angeordnet unter den in der Rinde zerstreuten Bastfasergruppen. Schließlich findet man sie noch in den einzelnen Markzellen.

Die auffallende Verteilung der Inklusen, die also stets an solchen Stellen sind, an welchen sonst das mechanische Gewebe vorzukommen pflegt, oder in Gemeinschaft mit diesem sich vorfinden, drängt nun zu der Annahme, daß die Inklusen tatsächlich die Aufgabe des mechanischen Gewebes unterstützen bzw. übernehmen können.

Es war daher die Frage zu beantworten, ob sie sich tatsächlich und wie weit an dieser Aufgabe beteiligen. Die Inklusen entstehen sehr frühzeitig, so nach HALLSTRÖM in der *Ceratonia* bei 1 cm langen Früchten, bei Blättern von *Rhamnus* schon in der Knospe. (TUNMANN) Sie erinnern uns in unserem Falle an die sogenannten Stützzellen (Säulen oder Strebezellen), welche wir als mechanische Stütze in dem Palisadengewebe mancher Blätter vorfinden. Besonders auffallend ist die Tendenz der Inklusen, sich am oberen Ende zu verdicken oder sogar nach Art der Armpalisaden zu verzweigen.

Um einige wichtigere Fragen beantworten zu können, war es vor allem nötig, neben dem eingangs erwähnten konservierten Materiale auch noch frisches und Herbarmaterial zum Vergleich herbei zu ziehen. Ein entwickeltes Blatt von *Glycyrrhiza* zeigt am Querschnitt durch die Lamina deutliche Einschnürungen. Diese kommen bei ganz jungen Blättern nicht vor. In diesem Jugend-

zustande der Blättchen stellen die Inklusen ovale, elliptische oder länglich-walzenförmige Körper dar, welche, in Kalilauge untersucht, stets ein deutliches breites Lumen zeigen und durch ihren eigentümlichen Glanz auffallen. (Abb. 1.) Sie bleiben in Kalilauge zuerst unverändert, später färben sie sich aber ebenso wie der Inhalt der Oberhaut und der Kollenchymzellen im Blattstiele (in welchem es später als in dem Palisadengewebe) zur Inklusenbildung kommt, schmutzig weinrot. In Vanillinsalzsäure färben sich die Inklusen, sowie auch der früher erwähnte Zellinhalt sofort intensiv kirschrot. Dabei schrumpfen die Gebilde und das Lumen wird zumeist unsichtbar.

Mit Eisenchlorid färben sie sich geradeso wie der Inhalt der Epidermis- und Kollenchymzellen schmutzig braun. An den Stellen, wo später die Einschnürungen der Lamina erfolgen, sind die Inklusen entweder gar nicht vorhanden oder nur ganz niedrig. (kurz).

Sie besitzen, wie man sich durch Messungen in intaktem und gequetschtem Zustande überzeugen kann, eine gewisse Elastizität, welche jedoch nicht groß ist, denn durch Anwendung eines größeren Druckes zerfallen die Körper in ziemlich scharfkantige Stückchen. (Abb. 7b.)

Aus diesem geht hervor, daß sie auch vermöge ihrer Elastizität und ihrer zugleich relativen Steifheit der Aufgabe als Stützelemente zu entsprechen vermögen.

In dem Herbarmateriale erscheinen die Inklusen mehr oder weniger zusammengeschrunpft. Diese Schrumpfung geht beim Trocknen des Materiales langsam vor sich. Dasselbe dürfte von allen andern Inklusen gelten, (*Ceratonia*, *Dactylis*) die in trockenem Materiale eine deutliche Schrumpfung zeigen und dann zumeist parallel gestreift erscheinen.

Die Schrumpfung ist daher als die Folge des Trocknungsprozesses anzusehen.

Als wir unsere Versuche über das Trocknen der Blätter von *Glycyrrhiza* vorgenommen haben, kamen wir zu dem Schlusse, daß den Inklusen noch eine andere biologisch wichtige Rolle zukommt, nämlich die, die Transpiration wesentlich zu reduzieren, wodurch das Eintrocknen der Blätter und der Früchte gehindert wird.

Fiederblättchen von *Glycyrrhiza*, welche auf einer schwarzen Unterlage, der Sonne ausgesetzt waren, sind noch nach zwei Tagen ganz geschmeidig geblieben und sogar das Trocknen im Trocken-

schranke ging im Vergleich zu anderem Blattmateriale, welches zur Kontrolle herbei gezogen wurde, ungemein langsam vor sich.

Bei der Untersuchung des getrockneten Materiales hatten wir die beste Gelegenheit gehabt, uns davon zu überzeugen wie ungemein stark die Inklusen die Feuchtigkeit binden und wie schwer sie dieselbe verlieren.

Bei dem auf natürlichem Wege 4 Tage hindurch, also allmählich erfolgten Trocknen konnte man beobachten, daß die Inklusen deutlich geschrumpft sind. (Abb. 8) Bei dem ungemein raschen Entzug der Feuchtigkeit im Trockenschranke dagegen, haben sie ihre Gestalt fast gar nicht verändert, was sich wohl dadurch erklärt, daß die Oberfläche der Masse rasch erstarrte, so daß die eingeschlossene Feuchtigkeit nicht mehr entweichen konnte.

Ein solches, einmal künstlich getrocknetes Material läßt sich aber später auch ziemlich schwer aufweichen. Während das gewöhnlich getrocknete Blattmaterial zumeist durch einmaliges Aufwallen des kochenden Wassers weich wird, müssen die künstlich getrockneten Blätter eine geraume Zeit kochen, bis sie wieder geschmeidig und schneidfähig werden.

Endlich wollten wir uns noch davon überzeugen, welche Wärme, bzw. welche Hitze, dazu notwendig ist, um die Feuchtigkeit aus den Inklusen vollkommen zu entfernen. Zu diesem Zwecke wurden Mikrotomschnitte durch das Blatt auf einem Objektträger in Wasser ausgebreitet und letzteres durch Erwärmen zum Verdunsten gebracht.

Nachher wurde das Präparat über freier Flamme soweit erhitzt als es noch, ohne zu verkohlen, vertragen hat. Das Präparat wurde dann in Öl eingeschlossen untersucht. Dabei zeigte es sich, daß die Inklusen bei der Abgabe des Wassers sehr stark zusammengeschrumpft sind. (Abb. 9.)

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß den Inklusen u. a. auch die Aufgabe zukommt, der Pflanze einen mechanischen Schutz zu gewähren. Aber wie so oft in der Natur, scheinen auch hier noch andere Funktionen durch ein und dasselbe Gebilde übernommen zu werden. HIMMELBAUR<sup>1)</sup> erwähnt in seiner Süßholzarbeit das Vorkommen von merkwürdigen Einschlüssen unter der Epidermis,

1) HIMMELBAUR, W., Eine *Rhizoctonia* Erkrankung des Süßholzes. Mitteilung d. Kom. z. staatl. Förderung d. Kultur v. Arzneipflanzen Nr. 20. Beiträge zur Pathologie d. Drogenpflanzen III. Zeitschrift f. d. landw. Versuchswesen in Oesterr. 1914.

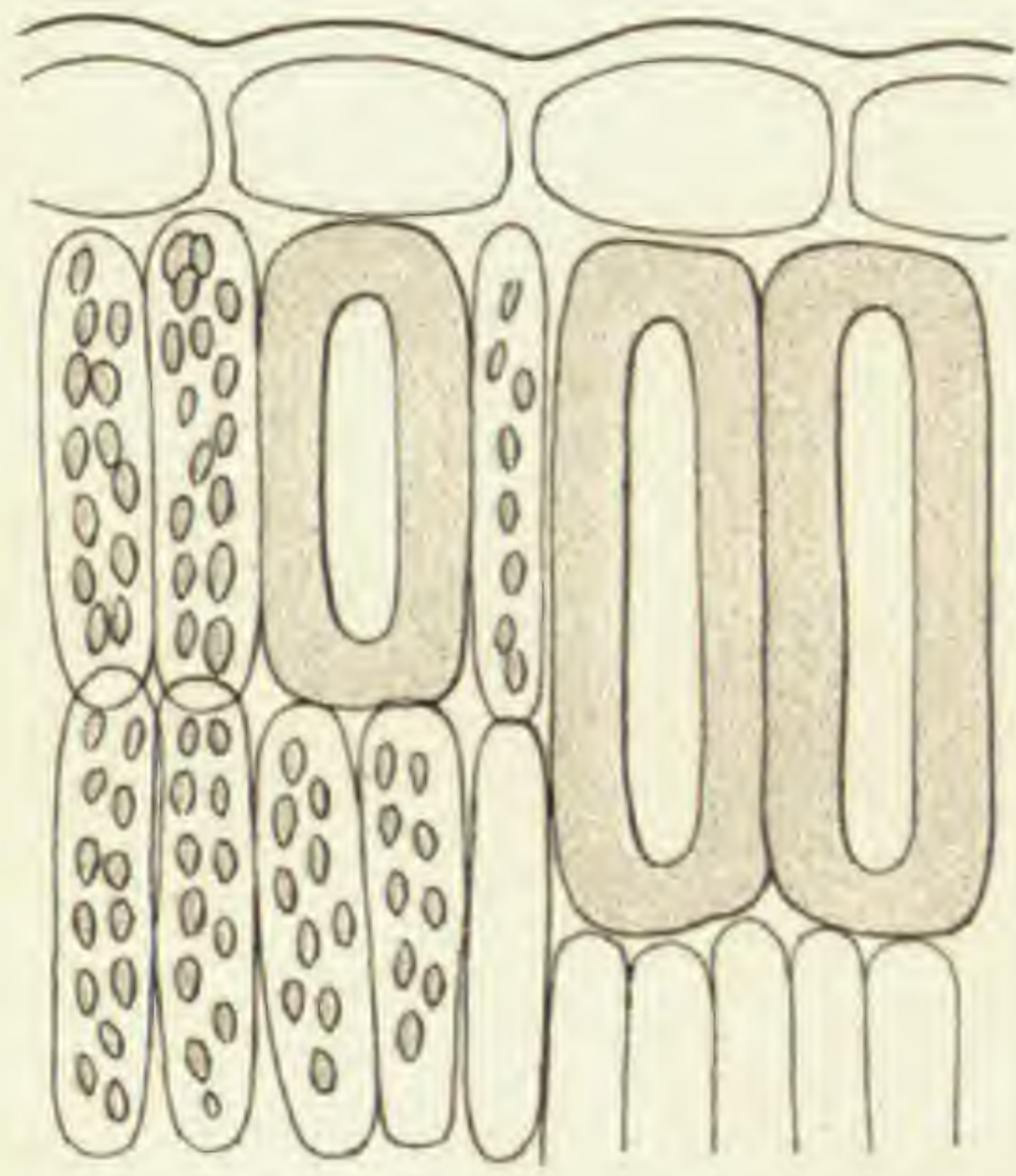


die genau die gleichen Reaktionen geben, wie die Inklusen. Das Vorkommen dieser Zelleinschlüsse in einer Zellenlage ist normal. Wenn sich aber aus irgendwelchen Ursachen diese subepidermalen Einschlüsse vermehren, so werden sie als Fremdkörper empfunden und durch Kork abgeschnürt. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß diese subepidermale gerbstoffreiche Zellschicht eine Abwehr gegen den Angriff von Pilzhyphen bietet. Es ist ja bekannt, daß z. B. die Tannoide in der Testa ebenfalls als Schutz gegen das Eindringen parasitärer Mikroorganismen dienen.

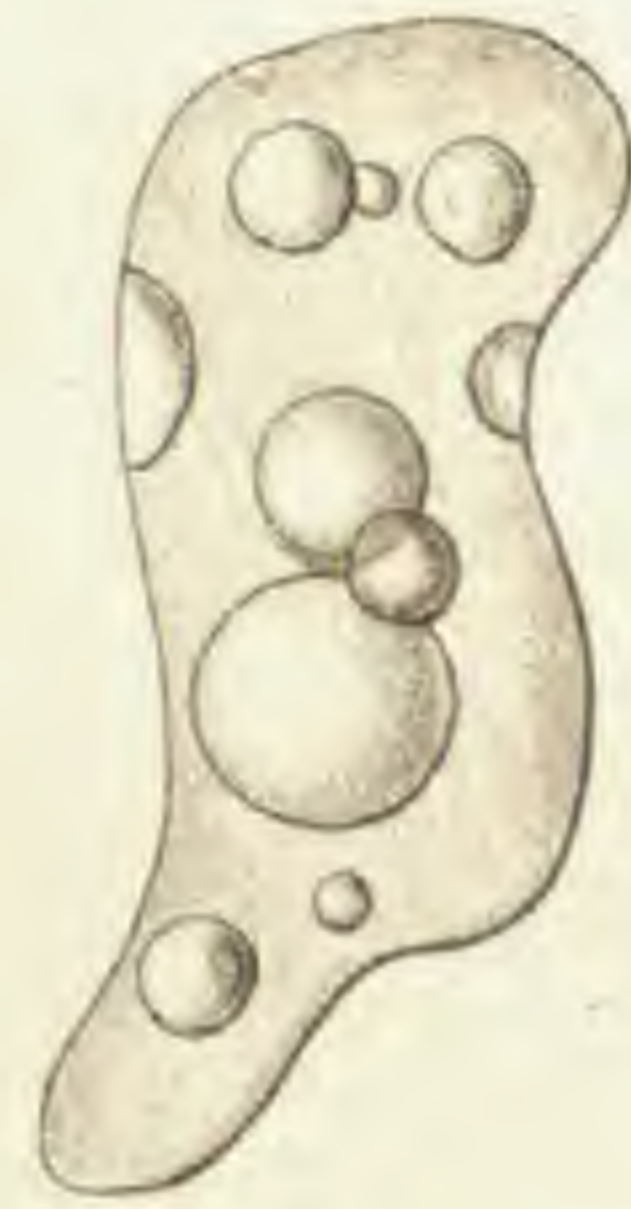
Ferner darf nicht unerwähnt bleiben, daß in der kolloidalen Beschaffenheit der von uns beschriebenen Inklusen ein vortrefflicher Verdunstungsschutz liegt. Die Inklusen halten, wie nachgewiesen wurde, die Feuchtigkeit sehr lange und sehr fest und verlieren das Wasser bei normalem Trocknen nie vollständig. Ihrer Lage nach (in der Nähe der Oberfläche) haben sie sicher, gleich wie verschleimte Epidermiszellen in dem Wasserhaushalte der Pflanze etwas zu schaffen. Demnach scheint den Inklusen auch von diesem Standpunkte aus eine biologisch und ökologisch wichtige Rolle zuzufallen.

#### Erklärung der Tafel XX.

- Abb. 1. Eine Partie des Querschnittes durch ein junges Fiederblättchen von *Glyzyrrhiza glabra*. Unter der oberen Epidermis liegen in dem Palisadengewebe 3 junge Inklusen mit breitem Lumen.
- Abb. 2. 4 ältere Inklusen aus dem Blattgewebe zum Teile mit poröser, zum Teile mit blasiger Struktur (eingeschlossene Luftbläschen).
- Abb. 3. Verschiedene Formen von Inklusen aus dem Palisadengewebe eines Fiederblättchens, links solche von der linken Blatthälfte, rechts von der rechten Blatthälfte.
- Abb. 4. Die Inklusen aus der oberen Blattepidermis mit welligbuchtigem, den Epidermiszellen entsprechendem Umriß.
- Abb. 5. Eine Inkluse aus dem Palisadengewebe der *Glyzyrrhiza* im Querschnitte, in der Form genau den sogenannten „Säulenzellen“ folgend, und daneben
- Abb. 6 zum Vergleiche der Abb. 5 eine Säulenzelle mit angrenzendem Palisadengewebe aus dem Blatte von *Hakea suaveolens* nach HABERLANDT. (Physiologische Pflanzenanatomie. S. 148.)
- Abb. 7a eine junge Inkluse und 7b dieselbe zerdrückt.
- Abb. 8. Vier Inklusen aus dem Fiederblättchen der *Glyzyrrhiza*, durch natürliches Trocknen etwas zusammengeschrumpft.
- Abb. 9. Drei solche Körper durch starkes und andauerndes Erhitzen von Feuchtigkeit befreit und stark zusammengeschrumpft. (Untersucht in Öl als Einschlußmittel.)



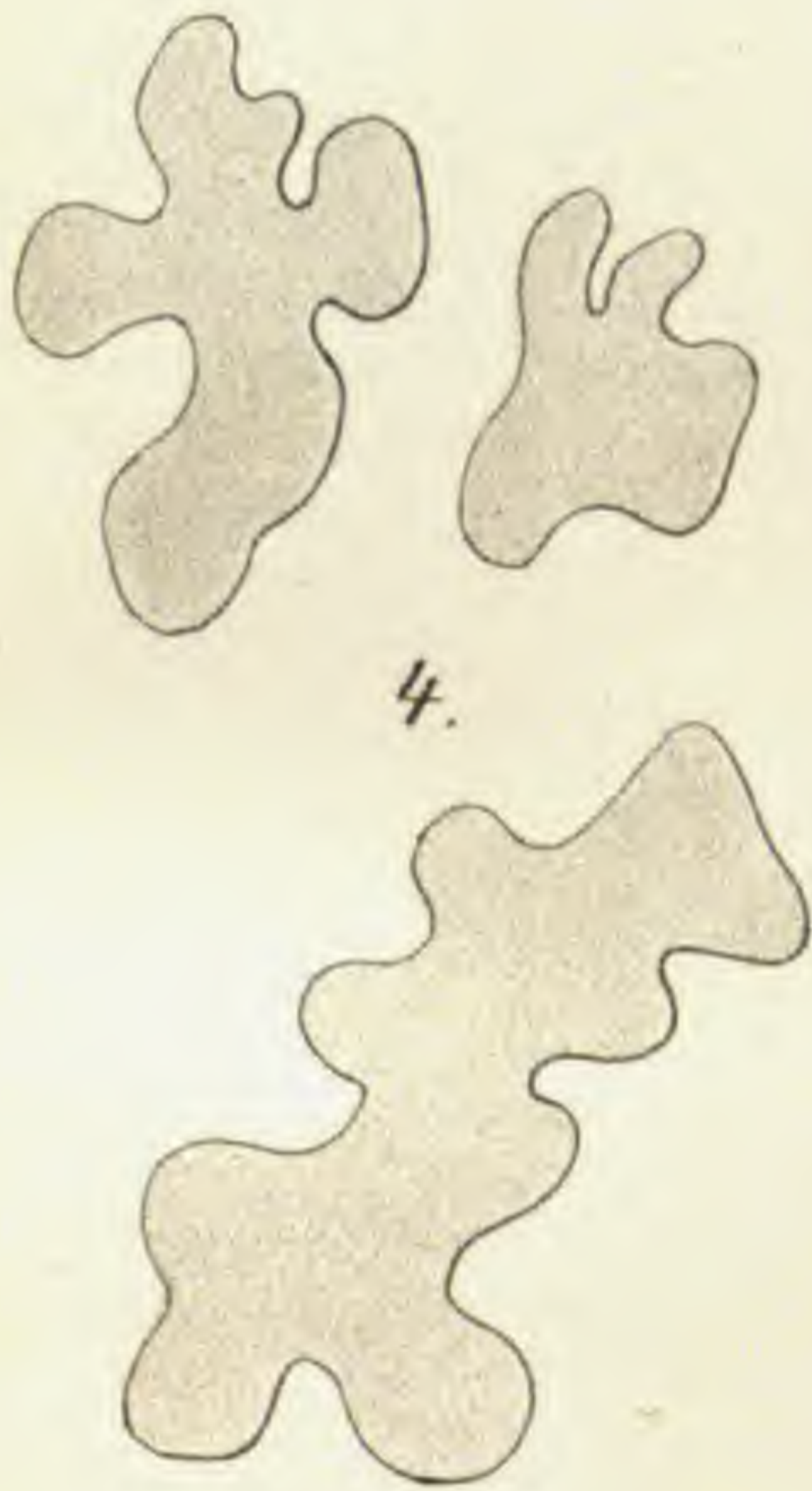
1.



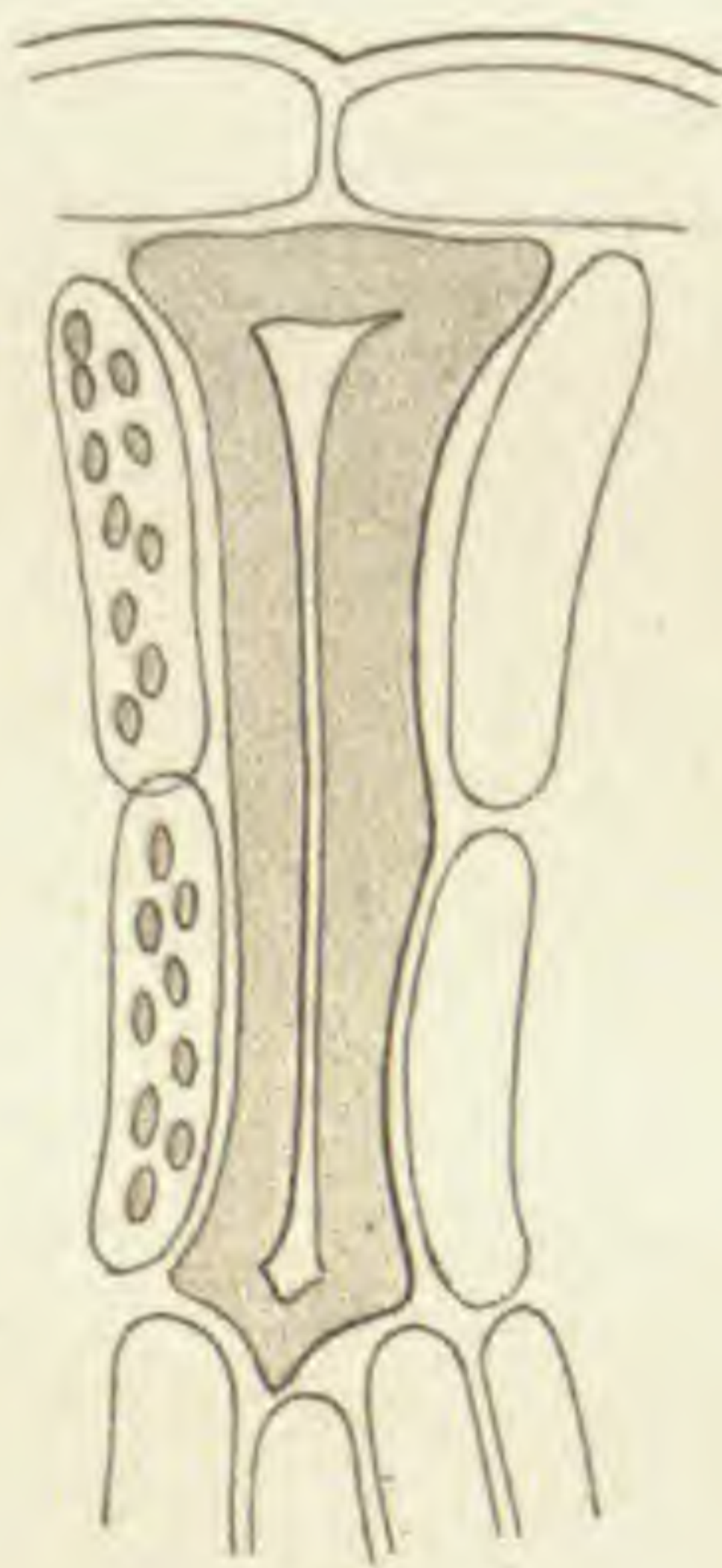
2



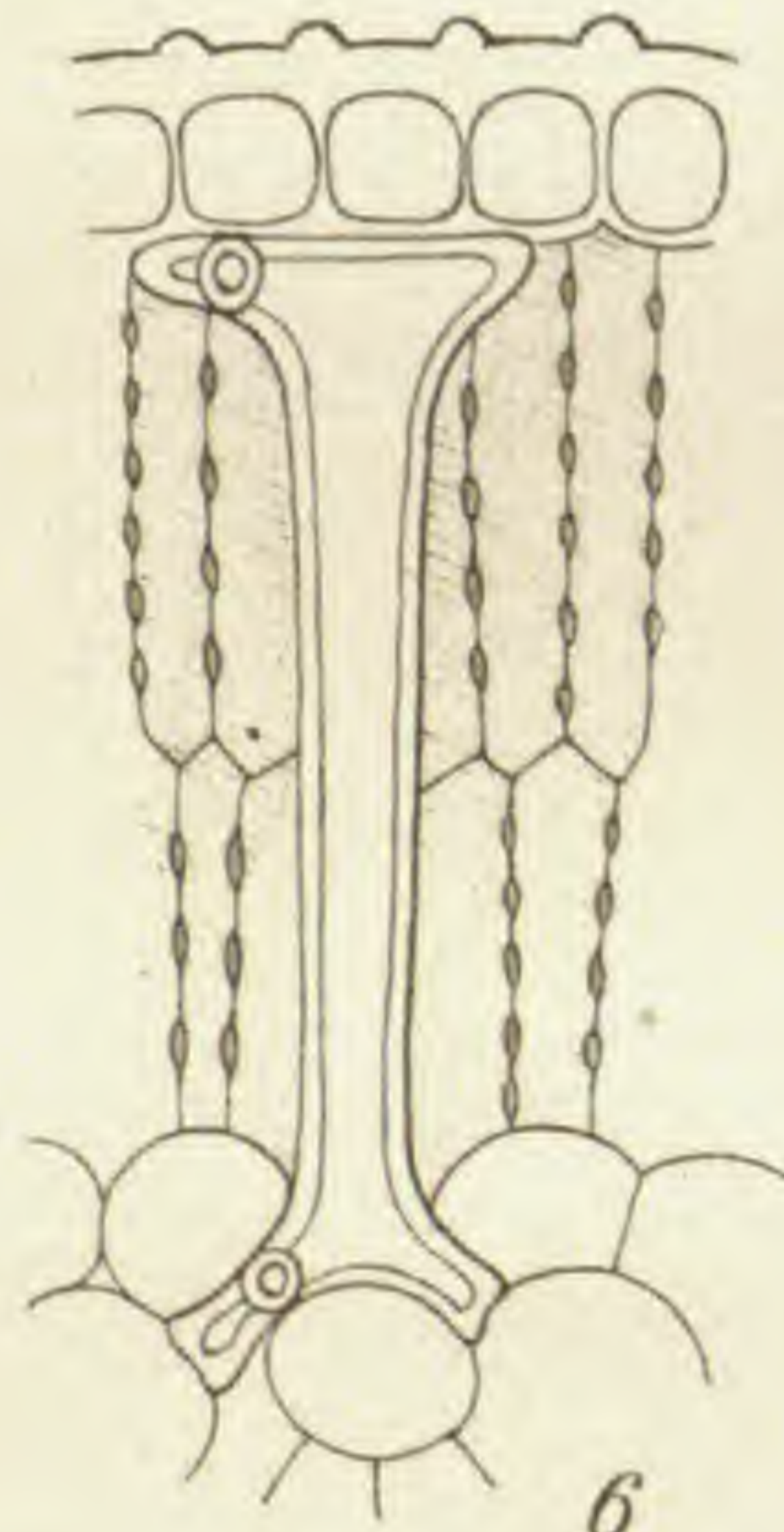
3



4.



5



6



a



b



8



9



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Senft Emanuel

Artikel/Article: [Über die sogenannten "Inklusen" in der "Glyzyrrhiza glabra L." und über ihre Funktion. 710-718](#)