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

55. C. Steinbrinck: Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur.

(Mit Tafel XIX.)

Eingegangen am 21. October 1888.

Nach NÄGELI's neuerdings bekanntlich mehrfach bestrittener Anschauung soll die Streifung der pflanzlichen Zellmembran wie ihre Schichtung auf Dichtigkeitsdifferenzen beruhen, die mit dem Wassergehalte zusammenhängen. Wenn diese Ansicht richtig ist, so muss die Anordnung der Streifen für die Vorgänge der Quellung und Schrumpfung von erheblicher Bedeutung sein, und es lag daher demjenigen, welcher sich mit den hygroskopischen Bewegungen von Pflanzenorganen beschäftigte, sehr nahe, nach einem Zusammenhange der an diesen beobachteten hygroskopischen Formänderungen mit der Wandstruktur ihrer Zellen zu forschen. Der erste, dessen Untersuchungen sich nach dieser Richtung erstreckten, war meines Wissens F. DARWIN; es gelang demselben jedoch nicht, an den betreffenden Objekten (Fasern der *Stipa*-Granne) die gemuthmasste Streifung nachzuweisen [1]). Bereits durch die Ergebnisse einer früheren Arbeit auf NÄGELI's Micellartheorie hingewiesen [2]) und angeregt durch die 1877 erschienene zweite Auflage: des „Mikroskop" von NÄGELI u. SCHWENDENER unternahm ich es darauf im Jahre 1878, im Verfolg einer Untersuchung windender Fruchtklappen mit gekreuztem Faserverlauf, die Windung des aus parallelen Fasern aufgebauten hygroskopischen Theils der *Erodium*-Granne auf die Micellar-Struktur zurückzuführen. Gewisse Zellen desselben boten nun sowohl in ihrem Aufbau wie im Verhalten bei der Austrocknung eine überraschende Analogie mit jenen Fruchtklappen dar. Wie bei diesen die Längsaxen der verschiedenen Gewebslagen, so fanden sich bei *Erodium* auf zwei gegenüberliegenden Wandungen derselben Faser die Streifen gekreuzt; ausgetrocknet gingen diese *Erodium*-Elemente ebenfalls eine selbständige Windung ein (vgl. Bot. Zeitg. 1878, Taf. XIII, Fig. 14, sowie die

---

1) On the hygroscopic mechanism by which certain seeds are enabled to bury themselves in the ground. 1876. Transact. of the Linn. Soc. Sec. Ser. Vol. I. pag. 162.

2) Vgl. die erste These der Dissertation: Ueber die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Bonn 1873.

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

Fig. 1, 15 u. 16 der vorliegenden Abhandlung.) Der Befund deutete entschieden darauf hin, dass die Zellwand bei Wasserverlust in der Richtung der Streifen weniger abnehme, als transversal zu denselben, wie sie ja auch parallel der Zellaxe in geringerem Masse schrumpft als senkrecht zu derselben. Gegen die Verwerthung dieses Gedankens erhob sich aber ein Hinderniss in dem Auftreten eines zweiten asymmetrischen Streifensystems ausser den bereits erwähnten, zugleich durch die Porenlage markirten, und in der damals herrschenden Ansicht, dass überhaupt jede Membranlamelle von zwei sich kreuzenden Streifensystemen durchsetzt sei. Dass nur eins derselben für die Quellung massgebend sei, war theoretisch nicht wohl annehmbar; wie sollten sich aber die Linien der stärksten und schwächsten Quellung zwischen den Richtungen ungleichmässig entwickelter Streifensysteme und ihrer Normalen einstellen?[1])

Seitdem hat es sich aber als ziemlich zweifellos erwiesen, dass jeder Membranlamelle nur ein Streifensystem angehört[2]), und ferner haben die neueren Messungen SCHWENDENER's[3]) gezeigt, dass die kleinere Axe der tangentialen Quellungsellipse in der That mit den Streifen zusammenfällt. Ueberdies haben die werthvollen aus dem Institute des genannten Forschers im Jahre 1881 bez. 1885 hervorgegangenen Abhandlungen von ALBR. ZIMMERMANN[4]) und G. EICHHOLZ[5]) den Zusammenhang zwischen Quellung und Porenlage bereits für eine grössere Zahl hygroskopischer Objekte dargethan und zum Theil theoretisch klargelegt.

Das lehrreiche Verhalten der erwähnten *Erodium*- und ähnlicher Elemente haben beide genannten Forscher jedoch übersehen. Daher mag es rühren, dass EICHHOLZ hinsichtlich der Streifenlage parallelfaseriger Gewebe den einen Spezialfall allzu einseitig herausgehoben hat, in welchem durch die starke Längskontraktion querporiger Zellen im Gegensatz zu der schwächeren steilgeporter eine Longitudinal-Krümmung hervorgerufen wird. Wenn er im Anschluss an das früher

---

1) Bestärkt wurde ich in jenen Bedenken durch NÄGELI's Bemerkungen über die Tangentialquellung auf pag. 429 des „Mikroskop".

2) Vgl. u a. KRABBE's „Beitrag zur Kenntniss der Struktur u. des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute". PRINGSHEIMS Jahrb. XVIII. pag. 347 ff., in welchem der Verf. die Richtung der Streifung in sehr sinnreicher Weise vom Querschnitt aus erkennen lehrt.

3) Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitzgsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. 1887. pag. 659 ff.

4) Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung von Samen und Früchten etc. PRINGSH. Jahrb. XII. Heft 4. Vgl. auch ZIMMERMANN: „Molekular-physikalische Untersuchungen." Ber. d. d. bot. Ges. 1883.

5) Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. PRINGSHEIMS Jahrb. XVII. pag. 543 ff.

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

aufgestellte „erste dynamische Bauprincip“ der aufspringenden Trockenfrüchte[1]) in dem bezeichneten Antagonismus das zweite finden will, so scheint mir diese Fassung desselben zu enge zu sein. Denn wir beobachten an parallelfaserigen Geweben nicht blos Längskrümmung, sondern auch Quer- und schiefe Krümmung[2]) (Windung) ausser der Torsion. Nach meiner Ansicht müsste das zweite Bauprincip alle diese Fälle gemeinsam umspannen und begreifen lehren. Für jeden derselben habe ich daher neuerdings mehrere Objekte der mikroskopischen Durchforschung des micellaren Baues ihrer Elemente, sowie der experimentellen Prüfung auf das hygroskopische Verhalten ihrer Zellen sowohl im isolirten Zustande als im Gewebeverbande unterworfen und bin zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Berücksichtigung der Streifen- und Porenlage an den Geweben aus gleich gerichteten Elementen in demselben Masse[3]) Aufschluss über die Entstehung der hygroskopischen Spannungen gewährt, wie die Beachtung der Längsrichtung der Elemente an Geweben mit verschieden gerichteten Zellen.

Das Verhalten bei der Austrocknung und die Orientirung der Streifen hängen so eng zusammen, dass man häufig aus der Beobachtung des ersteren zutreffende Schlüsse auf die Zellwandstruktur machen kann. Durch diesen Gedankengang habe ich mich bei der Auswahl der meisten unten zu besprechenden Objekte leiten lassen und in jedem der Fälle die „Diagnose“ bestätigt gefunden.

Daher erblicke ich in der Orientirung der Streifen das zweite dynamische Bauprincip für die mit der Aussaat der Samen betrauten Organe, wie in der hinsichtlich Zahl und Richtung gleichsam planmässigen Anordnung der Wandflächen das erste. Man könnte den Unterschied der beiden Principien auch dahin charakterisiren, dass die Natur nach dem ersten derselben als angreifenden Faktor zur Erzeugung hygroskopischer Krümmungen unmittelbar den stärksten der Quellungscoefficienten der Zellmembran, nämlich den radialen, verwerthet, während

---

1) Ber. d. d. bot. Ges. 1884. pag. 397.

2) Der Kürze halber möge es gestattet sein, diese Ausdrücke mit Bezug auf Gewebe, die aus parallelgerichteten Zellen aufgebaut sind, in der angegebenen Reihenfolge anzuwenden, je nachdem die Ebene der stärksten Krümmung den Fasern parallel läuft, beziehungsweise deren Axen recht- oder schiefwinklig schneidet.

3) Um Missverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich hervorgehoben, dass die Anordnung der Streifen (wie der Zellaxen) für die endgültige hygroskopische Formänderung nicht ausschliesslich bestimmend ist. Zunächst kommen sicherlich auch Unterschiede der Quellbarkeit, d. h. Incongruenzen der zu den einzelnen Streifensystemen gehörigen Quellungsellipsen in Betracht. In wie weit diese durch andere Faktoren, wie die Einwirkung der radialen Schrumpfung im Zusammenhang mit den Kohäsionsverhältnissen der Wandungen sowie durch gewisse Bedingungen der Excentricität, von welchen ungleiche Dicke der antagonistischen Lagen einen Spezialfall bildet, ersetzt werden können, ist durch eingehendere theoretische Untersuchungen noch näher festzustellen.

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

sie nach dem zweiten sich mit der Ausnutzung der tangentialen Quellungsunterschiede begnügt, resp. den Coefficienten der Radial-Quellung nur unter Vermittelung der mit der Streifung zusammenhängenden Differenzen der Dehnbarkeit heranzieht. [1]) Es ist mir wahrscheinlich, dass in den Fällen, die bisher ausschliesslich nach dem ersten Princip gedeutet worden sind, häufig die Streifenlage unterstützend hinzukommt. Um die Bedeutung der Streifenrichtung scharf hervortreten zu lassen, sind für den folgenden speciellen Theil nur Objekte mit parallelgestellten Zellen ausgewählt, bei denen das erste Princip höchstens untergeordnet in Betracht kommt. [2])

Specieller Theil.

I. Längskrümmung. Fall Eichholz: an der vorderen [3]) Seite quere Poren, an der entgegengesetzten steile; untersucht an den inneren Blättern von *Cynareen*-Involucren (Arten von *Centaurea*, *Cirsium*, *Carlina*) [4]) und an der Kapsel von *Campanula*. [5]) — Die successive Aenderung der Längsquellung hängt bei *Campanula* zusammen mit der allmählichen Aufrichtung der Poren aus der horizontalen durch die linksschiefe in die longitudinale Lage. Dazu kommt der Umstand, dass sich die Zellen bei diesem Uebergang mehr und mehr strecken, also auf der aktiven Seite die radiale Schrumpfung einer grösseren Anzahl von Querwänden mitwirkt. Bei den *Cynareen* folgen auf querporige Fasern zunächst weniger quellbare quergeporte starkwandige Parenchymzellen, auf diese gleichgeformte schiefporige

1) Nach dieser Definition würde in die erste Kategorie beispielsweise auch der Fall zu rechnen sein, wenn ein Bündel paralleler Zellen bei der Austrocknung dadurch zur Längskrümmung genöthigt würde, dass auf der einen Seite zahlreichere oder dickere Querwände eingeschaltet wären, als auf der entgegengesetzten (konvex werdenden).

2) Immerhin scheint dies bei mehreren dieser Objekte (*Campanula*-Kapsel, Granne von *Stipa* und *Avena sterilis*) der Fall zn sein, indem bei ihnen die querporigen Elemente kürzer sind als die steiler geporten, die radiale Schrumpfung also zur tangentialen offenbar unterstützend hinzukommt.

3) Der Uebersichtlichkeit halber mögen die hygroskopischen Organe oder Organtheile im Folgenden durchweg so aufgestellt gedacht sein, dass die Längsaxe ihrer Zellen vertikal und die durch Austrocknung konkav gekrümmte Seite dem Beschauer zugewandt ist. Hierdurch bestimmt sich die Bedeutung der Ausdrücke „vorn“ und „hinten“. Die Ausdrücke „aussen“ und „innen“ mögen zur Kennzeichnung der anatomischen Anordnung der Gewebe in dem saftigen Organ (der geschlossenen Hülse, dem noch zusammenhängenden Komplex der Theilfrüchte von *Pelargonium* und *Erodium* etc.) vorbehalten sein.

4) Vgl. Emerich Rathay. Ueber Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der *Cynareen*-Involucren. Sitzgsber. der k. Akad. der Wiss. in Wien. LXXXIII. Maiheft 1881.

5) Vgl. Leclerc du Sablon. Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Ann. des sciences nat. Sér. VI. Bd. XVIII. 1884. pag. 67 u. Taf 6, Fig. 1 u. 2.

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

Elemente; die äusserste Widerstandslage besteht aus längsporigen Fasern.

II. Querkrümmung (verbunden mit Verminderung der vorhandenen Längskrümmung), untersucht an der Hülsenhartschicht von *Lathyrus silvestris*, *Orobus niger* und *Ervum tetraspermum*.

Wenn bei der Anordnung des Falles I. der Quellungscoefficient der steilgeporten Lage transversal zu ihren Fasern grösser ist, als derjenige der querporigen Schicht in der Richtung ihrer Streifen, so kommt zu der unter I. bezeichneten Bewegung noch eine quergerichtete hinzu. Dieses Verhältniss findet sich bei der Hartschicht der Hülsenklappen von Papilionaceen. Dieselbe besteht bekanntlich aus schief zur Fruchtaxe gerichteten Fasern. Diese schiefe Lage ist die alleinige Ursache, dass die erwähnte Krümmung, die bezüglich der Fasern eine reine Querkrümmung ist, an der Klappe als Windung in die Erscheinung tritt. Die zweite longitudinale Spannung erleichtert diese Einrollung und verräth sich bei der Austrocknung nur dadurch, dass das ursprünglich nach innen konkave Sterom nach der Faserrichtung flachgestreckt wird.

Viel auffälliger tritt diese Spannung bei der Quellung hervor, wenn man einen den Fasern parallelgeschnittenen schmalen Streifen mit heissem Kali behandelt. Durch dessen Einwirkung wird nämlich die Längsquellung der querporigen Fasern so stark, dass sich der Streifen um die Richtung dieser Poren als Axe mehrmals nach innen einrollt. Hieraus geht unzweifelhaft hervor, dass diese querporigen Elemente zu den „specifisch-dynamischen" EICHHOLZ' gehören. Aus dem Grunde, weil denselben hier in der Querrichtung die Rolle des Widerstandes, nicht die aktive zugewiesen ist, sowie aus anderen, die sich aus dem Folgenden ergeben, halte ich die von EICHHOLZ gewählte Bezeichnung nicht für zutreffend. — Uebrigens ist zu bemerken, dass im Hülsenstereom die längsporigen Elemente fehlen; die innerste Schicht besitzt, wie ZIMMERMANN bereits angegeben hat, steil-linksschief gestellte Poren. Die ebenfalls schon früher nachgewiesene successive Aenderung des Quellungsmasses erklärt sich wiederum durch die an der Porenstellung erkennbare allmähliche Aufrichtung der Streifen.

III. Schiefe Krümmung (Windung). Man könnte geneigt sein, die Struktur des Falles I zur Hervorbringung einer Windung für genügend zu halten, falls das Organ im saftigen Zustande bogenförmig (etwa sichel- oder säbelförmig) gekrümmt ist nnd die Fasern mit den Rändern gleichlaufen. Eine solche Struktur ist nun an der bogig geformten Granne von *Erodium gruinum* aufzufinden, deren äusserste Stereomlagen (als Zone 1 gekennzeichnet) quergeport sind, während eine centrale Lage (Zone 3) Längsporen aufweist. In der That ist diese bogige Abweichung von HILDEBRAND zur Erklärung des Ueberganges der ebenen in die schraubige Krümmung in Anspruch genommen wor-

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

den. In seiner „Mechanik des Windens“ [1]) hat jedoch AMBRONN mathematisch in anschaulicher Weise dargethan, dass das Hinzutreten einer solchen Bewegung, wie sie durch die Struktur I hervorgebracht wird, bei kreisförmigen Organen nicht eine Schrauben- sondern wiederum eine ebene Krümmung bewirkt, und auseinandergesetzt, dass das Resultat auch für solche Organe, deren Form nicht allzuweit von der des Kreisbogens abweicht, kein erheblich verschiedenes ist. Dass für *Erodium* der Antagonismus zwischen den Zonen 1 und 3 nicht wesentlich ist, geht übrigens schon aus der Lage der Windungsaxe hervor, die nicht rechtwinklig, sondern schief zu den Fasern gestellt ist.

Sobald diese Neigung beobachtet wird, lässt sich voraussehen, dass mindestens eins der antagonistischen Streifensysteme, entweder das „aktive“ des quellbareren Wandkomplexes oder das „passive“ des schwächer schrumpfenden, schräg gerichtet ist. Kreuzen sich die beiden Systeme rechtwinkelig, so fällt die Windungsaxe mit der Streifenrichtung des aktiven Systems offenbar zusammen, anderenfalls weicht sie im Allgemeinen von dieser ab.

α) Windung infolge des Antagonismus zwischen Systemen gekreuzter ebener Platten (horizontaler oder schiefer Vollringe NÄGELI's oder unvollständiger Theilringe, resp. Längslamellen); Fall c, p. 419 des „Mikroskop“; (vgl. den Antagonismus der Hülsen-Hartschicht und Epidermis). Die verschiedenen Arten von Platten gehören entweder differenten Zelllagen an, derart, dass die aktiven aus solchen des einen Systems, die passiven aus denjenigen des anderen aufgebaut sind (Fall α; vgl. unten im Abschnitt „Torsion“ *Avena sterilis*), oder sie kommen an ein und derselben Zelle vor (Fall α_2; Aussenepidermis der *Pelargonium*-Granne, Einzel-Lagen der Zone 2 von *Erodium gruinum*; vgl. unter „Torsion“ *Stipa pennata*), oder die beiden vorigen Fälle finden sich gewissermassen vereint, indem sich an die vordere oder hintere Seite eines nach Struktur α_2 aufgebauten Gewebes noch eine ein- oder mehrschichtige Lage von Zellen mit einem einzigen Streifensystem, den Mechanismus α_2 unterstützend, anschliesst (Fall α_3; Wechselwirkung zwischen Zone 1 und 2, sowie Zone 2 und 3 von *Erodium*).

Die Aussenepidermis der *Pelargonium*-Grannen geht, für sich abgelöst, beim Austrocknen eine selbständige Linkswindung nach aussen ein, (es wurden bis gegen 8 Umläufe gezählt). [2]) Dem entspricht die

1) Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1884, pag. 50 ff. des Sonderabdrucks; vgl. auch Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1884, pag. 185.

2) Untersucht wurde vornehmlich eine mir von ZIMMERMANN übersandte nicht näher bezeichnete Species. Uebrigens beobachtete ich an einer anderen einem Privatgarten entstammenden Art, dass beim Austrocknen der Epidermis mehrmals eine steile Linkswindung nach innen zu Stande kam; offenbar war die Wassereinlagerung senkrecht zu der schiefen Streifung der Innenfläche reichlicher als die

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

Anordnung der Streifen. Stellt man nämlich die Epidermis, welche aus parenchymatischen in der Längsrichtung der Granne gestreckten Zellen besteht [1]), der Anmerkung 3, p. 388 entsprechend auf, so zeigt die ganze Hinterwande (Innenfläche) derselben nach links ansteigende parallele Streifen, während die Streifung der Vorderwand (Aussenfläche) horizontal liegt oder nur schwach nach rechts aufsteigt [2]). (Fig. 2). Die Einzelzellen winden entsprechend dem Verhalten des Gesammtkomplexes (s. Fig. 13 und 14. welche deutlich die querporige Seite als konkave erkennen lassen).

Die Elemente sind somit den eingangs erwähnten *Erodium*-Fasern ganz analog. Dieselben sind ebenfalls annähernd in tangentiale Lagen geordnet, die zu mehreren eine „Zone 2" zusammensetzen, welche zwischen die früher charakterisirten Zonen 1 und 3 eingeschoben ist. Von der gleichmässigen Orientirung ihrer hinteren schiefen Poren überzeugt man sich auf Tangentialschnitten sehr leicht; schwieriger ist es, an solchen die ovalen Poren der Vorderwände zu erkennen, weil sie, sehr zart begrenzt, durch jene scharfgeschnittenen verdeckt werden [3]). Besonders massig und zahlreich sind diese Elemente im Basalteil der Granne; nach oben nimmt die Anzahl der Einzellagen ab, indem sich die äusseren derselben dadurch, dass sie die Streifen der Hinterwand flacher legen und damit zugleich stärkere Quellbarkeit in der Längsrichtung annehmen, den Elementen der Zone 1 nähern.

Bei der Austrocknung windet, wie schon gesagt, jede Einzelzelle, wie auch jeder Radial- oder Tangentialschnitt der Zone 2, sowie ferner diese Zone im Verbande mit Zone 3 oder mit Zone 1 oder mit diesen

---

entsprechende der Aussenseite. Dennoch zeigte sich die vollständige Granne durch die Mitwirkung des Stereoms wiederum qualitativ wie gewöhnlich gewunden.

1) Das Nähere über ihren Bau s. ZIMMERMANN l. c. S. 34.

2) Die Streifung der Vorderwand ist schon äusserlich durch die Poren markirt, welche, wie bekannt, den Streifen ausnahmslos parallel laufen.

3) Selbstverständlich müssen, wenn mehrere der Aussenepidermis von *Pelargonium* entsprechende Lagen im Gewebeverbande, wie bei *Erodium*, unter einander verkettet sind, die Quellungscoefficienten der einzelnen Wandkomplexe gewissen Bedingungen unterworfen sein, damit die Einzelspannungen nicht kollidiren. Zunächst muss offenbar die Imbibitionsfähigkeit durch das Ganze in radialer Richtung nach hinten abnehmen. Wäre aber die Quellungsdifferenz zwischen der Hinterwand einer Lage und der mit ihr zu einer Tangentialwand durch die Mittellamelle verbundenen Vorderwand der folgenden eine beträchtliche, so würde zwischen beiden eine Spannung entstehen, welche ihrem System eine Rechtswindung nach vorne aufzuzwingen suchte. In der Kürze lässt sich die erwähnte Bedingung so formuliren, dass die Differenz zwischen den zu einer Wand verschmolzenen Vorder- und Hinterwandlamellen in der Quellungsfähigkeit verglichen mit der Differenz zwischen Vorder- und Hinterwand derselben Zelllage nur eine geringe ist. Uebrigens ersetzt das Experiment diesbezügliche Messungen. Windet nämlich sowohl die Einzelzelle wie jeder Tangentialschnitt und wie endlich die ganze Zone, so ist damit der Beweis erbracht, dass jene Bedingungen faktisch erfüllt sind.

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

beiden zugleich im selben Sinne wie die vollständige Granne, während Zone 3 allein für sich gerade-gestreckt bleibt, und Zone 1 sich nur wenig krümmt.

β) Windung unter Mitwirkung ringsum spiralig gebauter Elemente, Fall b und d S. 418 und 419 des „Mikroskop". — Stereom der *Pelargonium*-Granne, Zone 4 der Granne von *Erodium gruinum*.

Während im vorigen Falle die sich auf dem Radialschnitt von der Fläche präsentirenden, bisher nicht erwähnten, Seitenwände der Zellen quere Poren zeigen [1]), haben wir es nun zum grossen Theil mit Elementen zu thun, deren Streifen auch auf diesen Wandungen schiefgestellt sind, so dass sie vom Zellinnern aus gesehen, mit denjenigen der Hinterwand (und eventuell denen der Vorderwand) zu einer links- resp. rechtsläufigen Spirale) zusammenschliessen. Solche Zellen müssen beim Wasserverlust, falls sie ringsum gleichmässig gebaut sind, wie Zimmermann ausführlich nachgewiesen hat [2]), sowohl in Folge der tangentialen Quellungsdifferenzen, als auch vermöge der radialen Schrumpfung und des grösseren Dehnungswiderstandes in der Richtung der Streifen, den Richtungen der Schraubenlinie entsprechend, tordieren, falls aber irgend eine Längszone ihrer Wandung stärker quellbar ist als der übrige Theil, nach Fall d S. 419 des „Mikroskop" gleichsinnig winden.

Wie aber ein Komplex rein-tordierender Zellen im Gewebeverbande Windung herbeiführen kann, lässt sich leicht durch einen Versuch veranschaulichen. Man belege einen geraden bandförmigen Streifen Papiers der Länge nach dicht mit Stücken von den tordierenden Säulchen der *Stipa*-Granne, verbinde diese unter einander und mit dem Papier durch ein Klebemittel und überlasse das Ganze der Austrocknung an der Luft, so wird dasselbe enge Linkswindungen zeigen, deren Aussenseite der Papierstreifen einnimmt.

Diese Anordnung finden wir nun in der Natur am Stereom der *Pelargonium*-Granne verwirklicht. Der Papierstreifen ist durch eine Lage längsporiger Fasern vertreten, welche die innere peripherische Seite des Steromes einnehmen. Der Mechanismus der Natur ist jedoch vollkommener als der unseres Versuches, indem bei *Pelargonium* auch innerhalb des Komplexes der spiralig-gebauten Fasern Kontraktionsdifferenzen auftreten. Die Neigung der Streifen nimmt nämlich im Stereom von aussen nach innen allmählich zu. Den Uebergang zu den längsporigen Fasern bilden solche mit rechtsansteigenden Micellarreihen der Vorderwand und längsgerichteten der Hinterwand. (Vgl. die Figg. 9, 10 und 11).

---

1) Nur an der Innengrenze der Zone 2 von *Erodium* liegen hin und wieder ringsum linksspiralig gebaute Zellen.

2) l. c. S. 14—22.

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

Die Zone 4 von *Erodium* zeigt isolirt Rechtswindung nach vorne, entsprechend ihrer ausnahmsweise zu beobachtenden rechtsläufigen Micellar-Struktur. Sie nimmt die innere peripherische Seite der *Erodium*-Granne ein. Selbstverständlich kann sie gegenüber dem harmonischen Zusammenwirken der drei äusseren Zonen nur hemmend auftreten. Ihre biologische Bedeutung lässt sich jedoch vielleicht, analog der Mitwirkung der Aussenepidermis der Hülsen[1]), durch den von HILDEBRAND[2]) geschilderten Schleudermechanismus erklären, indem diese Fasern zur Vergrösserung der zum Losreissen und plötzlichen Abschleudern der Grannen erforderlichen Spannung beitragen mögen.

IV. Torsion. α) Torsion in Folge des Windungsbestrebens der Elemente, die in concentrische Lagen geordnet sind, unter schrittweiser Zunahme der longitudinalen Wassereinlagerung von der Peripherie nach dem Centrum hin. Der Fall entspricht dem oben unter IIIα_2 beschriebenen und, unter den im „Mikroskop" aufgezählten, den Nummern *a* und *c* vereint. — (Säulchen der Granne von *Stipa pennata* und Aussenzone 1 des Säulchens von *Avena sterilis*.)

Die Torsionsvorgänge schliessen sich, vom mechanischen Standpunkte aus betrachtet, eng an die im vorigen Abschnitt behandelten Erscheinungen der schiefen Krümmung an. Drehen wir ein cylindrisches Organ, etwa einen Kautschukschlauch (beispielsweise dreimal) um seine Axe, so wird augenfällig, dass jede tangentiale Längszone derselben zu einem Schraubenbande (von ebenfalls 3 Umläufen) umgeformt wird.[3]) Umgekehrt ist zu schliessen, dass die unter III α und β angeführten Windungsursachen bei entsprechender Anordnung der gleichmässig windenden Theile als tangentialer Längszonen des Organs dasselbe zur Torsion nöthigen werden. Wählen wir statt des Kautschukschlauches zu dem Drehungsversuche ein Bündel paralleler Fasern, so zeigt sich, wie bei jeder Faser, mit Ausnahme der centralen, die gerade Längsaxe zu einer Schraubenlinie umgestaltet wird. So wird es leicht verständlich, warum auch bei der Torsion der *Stipa*-Granne windende Zellen, die analag[4]) denjenigen der *Pelargonium*-Epidermis und der Zone 2 von *Erodium* gebaut sind, eine hervorragende Rolle spielen. Diese erinnern grossentheils durch ihre Massigkeit an die

---

1) Ber. d. Bot. Ges. 1883, S. 273.

2) Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. PRINGSHEIMS Jahrb. IX. S. 265.

3) An den Grannen von *Stipa* und *Avena sterilis* lässt sich eine analoge Demonstration leicht derart ausführen, dass man sie im feuchten Zustande in mehrere Längsstücke spaltet. An jedem derselben bemerkt man bei der Austrocknung der Torsion entsprechende Windungen.

4) Von der Struktur ihrer radialen Wände habe ich jedoch keine klare Kenntniss, da es zu schwierig war, genau radial geführte Schnitte zu erhalten.

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

Elemente des Basaltheils von *Erodium*. Ihre querporige Wand ist dem Centrum zugekehrt, die schiefgestreifte der Peripherie. Die schiefen Poren der Aussenwand jeder der concentrischen Zonen sind wie bei *Erodium* gerichtet, bilden also in der ganzen Zone, wie schon ZIMMERMANN mittheilt[1]), vom Centrum der Granne aus gesehen, eine linksläufige Spirale. Bemerkenswerth ist, dass sich in den mehr nach aussen gelegenen Zonen die Poren der Vorderwand rechtsläufig aufrichten, d. h. nach derselben Seite ansteigen, wie die schiefen Poren der Hinterwand, ohne dass das Windungsvermögen verloren geht. Was dieses betrifft, so ist übrigens auf einen Unterschied in den mechanischen Bedingungen von *Stipa* einerseits und *Erodium*, beziehungsweise *Pelargonium*, anderseits aufmerksam zu machen. Während nämlich bei diesen die Schraubenaxe des trockenen Organs ziemlich weit ausserhalb des Grannenbandes fällt, sind die innersten Zonen von *Stipa* der centralen Drehungsaxe ungemein nahe gerückt. Die Windungen ihrer Elemente werden daher bei der Drehung des ganzen Organs sehr enge und im Habitus mehr Torsionen ähnlich sehen. In der That zeichnen sich die Windungsformen von *Stipa* durch diesen Charakter zum Theil sehr auffällig aus (s. Fig. 17—23), so dass man oft zweifelhaft wird, ob man nicht Torsionen vor sich hat.

ZIMMERMANN hat an den besprochenen *Stipa*-Elementen ein Drehungsbestreben nicht aufgefunden, weil er zur Entscheidung dieser Frage die Quellungsvorgänge benutzte, welche bei weitem nicht ein so klares Resultat liefern, wie die einfache Austrocknung an der Luft. Bei Anwendung von Kali tritt die drehende Wirkung jener Zellen erst vollkommen deutlich hervor, wenn man longitudinale Stränge anwendet, die aus einer grösseren Zahl derselben bestehen. Dieselben erscheinen dann unter dem Mikroskop vielmals gewunden, sodass sie an geflochtene Haarzöpfe erinnern. Bei der Austrocknung und Befeuchtung verhalten sich solche Stränge dem Orte entsprechend, dem sie entnommen sind: sie tordieren, falls sie centrisch, z. B. durch allseitiges Abschaben der äusseren Zellen gewonnen sind, sie winden (beim Wasserverlust links nach innen), wenn sie excentrisch lagen. Indem man mehrere Lagen der letzteren Art hintereinander abträgt und ihr selbstständiges Windungsvermögen konstatirt, überzeugt man sich von der successiven Zunahme der longitudinalen Wassereinlagerung von der Peripherie nach innen. Nur die wenigen Lagen der äussersten feinen Faserzellen bilden eine Ausnahme, sie winden nämlich nach links und aussen. Ihre Zartheit verwehrte es ZIMMERMANN wie mir die feinere Struktur ihrer Wandungen zu erkennen.

Bei *Avena sterilis* winden die Aussenlagen mit der Granne gleichsinnig nach innen. Während ZIMMERMANN ihren Elementen Links-

1) l. c. pag. 13.

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

torsion zuschreibt, finde ich auch bei ihnen meist Windung. Dieselben differiren untereinander in der Struktur der Innenseite, stimmen aber in derjenigen der Aussenwände wiederum überein, indem sie auf diesen scharfgeschnittene schiefe Poren von der uns bezüglich der Hinterwandungen der windenden *Erodium*-, *Pelargonium*- und *Stipa*-Zellen schon bekannten linksschiefen Richtung aufweisen,[1]) (vergl. die Fig. 4—8).

Auf der Innenwand fällt oft eine Längszone durch ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen und ihre eigenartige Struktur auf; diese enthält dann zuweilen allein die abweichend gestellten Poren, indem die schiefen Streifen der Hinterwand nach vorne bis zu jener Zone hinübergreifen (vergl. Fig. 5). Die Fig. 27 soll eine durch Kali gequollene und zur Rechtswindung gebrachte Aussenfaser veranschaulichen, an der das bezeichnete gequollene Band hervortritt. Die Betrachtung der Faser bei verschiedenen Einstellungen lehrt, dass dieses Band auf der konvexen, die scharfmarkirten schiefen Poren auf der entgegengesetzten Seite liegen.

β) Torsion in Folge des Antagonismus tangentialer Wandcompleye verschiedener Zellen mit gekreuzten Streifen, bei stärkerer Quellbarkeit der inneren Lage (vergl. oben IIIα_1). („Aussenzone 1“ gegen „Aussenzone 2“, und Breitseiten der „Mittelwand“ gegenüber dem centralen Gewebe von *Avena sterilis*).

Zur Orientirung über die oben gewählten Bezeichnungen scheint es nöthig, von der Betrachtung des Querschnittes auszugehen. Derselbe ist in Fig. 8 der citirten Abhandlung ZIMMERMANN's etwa zur Hälfte dargestellt. Man sieht, wie sich in das massige Gewebe von den Seiten her Parenchymstreifen hineinschieben, welche nach innen einen aus tiefgebräunten Zellen zusammengesetzten, wandförmigen Mitteltheil abschneiden, der das Gefässbündel enthält, und kurz als „Mittelwand“ charakterisirt sein soll. Unter der Epidermis liegen ferner zunächst gelbliche Fasern; sie bilden mit derselben die durch den Parenchymstreifen unterbrochene „Aussenzone 1“. Die unmittelbar nach innen folgenden dunkleren z. Th. tiefbraunen Zellen setzen die ebenfalls unterbrochene „Aussenzone 2“ zusammen.

Diese letztere hat ZIMMERMANN in seiner anatomischen Beschreibung, wie es scheint, übersehen. Sie besteht aus Elementen, deren scharfgezeichnete Poren die entgegengesetzte Richtung haben, wie diejenigen der vorher beschriebenen äusseren Lage, d. h. sie bilden, wenn man die Zone vom Centrum her als Ganzes betrachtet, Abschnitte einer rechtsläufigen Schraubenlinie. Ein grosser Teil ihrer Elemente hat auf Aussen- und Innenwand gleich gerichtete Poren, be-

---

1) Miteinander bilden diese Poren also wiederum wie bei *Stipa* in ihrer Cylinderzone eine linksläufige Spirale. (Vergl. ZIMMERMANN, l. c. pag. 9.)

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

steht also aus ebenen schiefen Vollringen. Ihr Verhalten bei Vermehrung oder Verminderung des Imbitionswassers ist leicht zu konstatiren und soll durch die Figuren 12a, b und c veranschaulicht werden, welche die Aenderung in der Lage einer Querwand unter den bezeichneten Umständen darstellen. Im natürlichen Zustande bildete diese Wand mit den Längswänden nahezu einen rechten Winkel. Die Figur 12a entspricht dem lufttrockenen Zustande; die Lage der Figur 12b trat ein bei der darauf folgenden schwachen Quellung in starkem Alkohol, die Figur 12c giebt die Quellung in ziemlich koncentrirter Natronlauge an. Diese Beobachtungen beweisen, wie mich dünkt, schlagend, dass die Quellung und Schrumpfung vorwiegend normal zu den Poren, d. h. zu der Ebene der scharfen Ringe, stattfindet. Mithin ist die Folgerung unabweislich, dass an jedem Tangentialabschnitt der *Avena*-Granne, welcher die beiden Aussenzonen enthält, durch den Kontrast in der Orientirung der äusseren und inneren am stärksten hervortretenden Streifen, wie bei den Hülsen durch den Gegensatz der Hartschicht und Aussenepidermis, eine die selbständige Wirkung der Aussenzone 1, unterstützende Windung hervorgerufen werde.

Wenden wir uns nunmehr zur Mittelwand! Die Anordnung der scharf hervortretenden schiefen Poren ihrer Seitenfläche entspricht wiederum den Angaben ZIMMERMANN's, d. h. sie sind denjenigen der „Aussenzone 1“ gleichsinnig gestellt. Die sämmtlichen Elemente der Mittelwand kontrahiren sich, wie ebenfalls von ZIMMERMANN bemerkt, stark nach der Längsaxe, jedoch nicht in gleichem Maasse. Nach dem Centrum der Granne zu finden sich nämlich Zellen mit horizontalen oder ganz schwach geneigten Poren, die sich, wenn sie lufttrocken mit Alkohol[1]) zum Quellen gebracht werden, um ca. 30 pCt. verlängern,

1) Die Anwendung desselben, z. B. des Alcoh. absol., der bei häufigem Gebrauch Wasser angezogen hat, habe ich sehr bequem gefunden, da er die Zustände der Imbibition und Lufttrockenheit binnen wenigen Secunden hintereinander vor Augen führt. Im Anfange des Zusatzes bewahrte das mikroskopische Objekt, z. B. obengenannte Zellen, die lufttrockene Form mit geringer Aenderung, einige Momente aber, bevor die Flüssigkeit völlig verdunstet war, ging dasselbe plötzlich eine rasche und ziemlich ausgiebige Imbititionsbewegung ein, die nach ganz kurzem Bestande eben so rasch völlig zurückgeht, nachdem auch die Flüssigkeit aus dem Zelllumen verschwunden ist. Vielleicht wird innerhalb der Wandung in den letzten Momenten der zuerst verdunstende Alkohol durch Wassertheilchen ersetzt; jedoch muss ich bemerken, dass auch bei der Einbringung trockener Objekte in Wasser nicht selten zuerst die Trockenbewegung vermehrt wird, um dann sehr rasch gänzlich zu verschwinden (Beispiel: Aussenlage des *Erodium*-Stereoms). — Die Aufbewahrung solcher Präparate, wie der trockenen gewundenen Zellen, geschieht nach meiner Erfahrung am besten ohne irgend welches Einschlussmittel, indem man sie einfach mit einem Glasplättchen bedeckt, das an den Ecken mit einem Tröpfchen Syndetikon versehen war. So lassen sich ihre Formen am besten erkennen und in dieser Weise ist eine erneute Prüfung mit Quellungsmitteln am ehesten ermöglicht.

Bezüglich *Avena sterilis* sei noch erwähnt, dass sich auch unter den braunen

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

während die Verlängerung der äusseren nach mehreren Messungen nur ca. 20 pCt. beträgt.

Hiernach fasse ich die steiler geporten äusseren Elemente der Mittelwand als Widerstandslage gegenüber den stärkern schrumpfenden des Centrums auf. Beachtet man die angegebene Porenrichtung, so erkennt man, dass der charakterisirte Gegensatz zur Linkstorsion der Mittelwand führen muss. In der That beobachtete ich an einem Stückchen derselben von etwa 5 *cm* Länge beim Austrocknen eine derartige Torsion von mehr als 360° (aus der Drehung eines kleinen, an einem Ende angebrachten Papierfähnchens bestimmt).

Somit sind auch bei dem Säulchen der *Avena sterilis* mehrere Kräfte in gleichem Sinne thätig.

γ) Torsion in Folge gleichmässiger Torsion der Einzelelemente; Fall b pag. 415 des „Mikroskop".

EICHHOLZ (l. c. pag. 554) rechnet hierher die Grannen von *Avena elatior* und *Anemone*, während ZIMMERMANN (l. c. pag. 38 des Separatabdrucks) für die erstere die stärkere Kontraktion der inneren Elemente mit in Anspruch nimmt. Ich kann ZIMMERMANN's Ansicht bestätigen, da Längsabschnitte der Granne wiederum nach innen winden. Neben rein tordierenden Elementen fand ich übrigens auch windende (vgl. die Figuren 25 u. 26).

Dass unter den angegebenen Bedingungen wirklich Torsion eintreten muss, hat F. DARWIN bereits experimentell bewiesen, indem er eine Anzahl *Stipa*-Grannen in feuchtem Zustande zu einem Bündel vereinigte und dasselbe austrocknen liess. Der Beweis lässt sich unter einfachen Voraussetzungen auch mathematisch führen; da aber an dieser Stelle über keinen Fall zu berichten ist, in dem die betreffenden Bedingungen erfüllt wären, würde derselbe kaum hierher gehören.

Zum Schlusse habe ich noch in erster Linie Herrn Prof. Dr. SCHWENDENER, der mir brieflich wiederholt seinen Rath und sein Gutachtenzu Theil werden liess, sodann Herrn Dr. ALBRECHT ZIMMERMANN, welcher, selbst anderweit in Anspruch genommen, mir einen Theil des Pflanzenmaterials freundlichst übersandte, und endlich dem hiesigen Kreisphysikus, Herrn Dr. RHEINEN, für die gefällige Ueberlassung seines Oelimmersionssystems meinen ergebensten Dank abzustatten.

Innenzellen windende finden (vgl. Figur 28), deren Ort ich jedoch nicht anzugeben weiss. Es ist wohl nicht auffallend, dass bei der successiven Zunahme der Quellbarkeit ausserdem auch die Zellen mit schiefen ebenen Ringen oftmals eine schwache schiefe Krümmung zeigen, die ich oben nicht berücksichtigt habe.

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

Erklärung der Abbildungen.

Vorbemerkung: Die Figuren sind mit Hülfe der Oberhaeuser'schen Camera lucida gezeichnet, und zwar die Nummern 13—20, sowie 25—27 mit Objectiv II, die übrigen mit Objektiv V von Gundlach (Seibert). In den Figuren 1—10, sowie 16, 19, 24 und 27 ist versucht, das Bild der oberen von dem der unteren Einstellung dadurch zu unterscheiden, dass die Zeichnung (Streifen, Poren u. dgl.) der dem Beschauer zugekehrten Wand dunkler gehalten ist als die der abgewendeten.

Figuren 1—8 Abschnitte windender Zellen, und zwar:

Fig. 1. von *Erodium gruinum*, „Zone 2"; die Zelle von aussen her, d. h. von der konkaven Seite des trockenen Grannen-Bandes, gesehen.

„ 2. Theil einer Aussenepidermiszelle von *Pelargonium* sp., von innen gesehen.

„ 3. Abschnitt einer dem Gefässbündel benachbarten Zelle von *Stipa pennata* von aussen; unten ist das Parenchym des Gefässbündels sichtbar.

„ 4. *Avena sterilis*, Aussenzone 1 von aussen.

„ 5. Ebendaher; in der unteren Hälfte das Bild der oberen Einstellung, in der oberen das der entgegengesetzten, — von aussen gesehen.

„ 6. Ebendaher, von aussen.

„ 7. u. 8. Ebendaher, von innen.

„ 9, 10 u. 11. Zellabschnitte aus dem steilporigen Theil des Stereoms von *Pelargonium*.

„ 12. Ende einer Zelle mit schiefen „Voll"-Ringen aus dem gebräunten Innengewebe von *Avena sterilis*: a) lufttrocken, b) im Stadium der stärksten Quellung durch Alkohol, c) nach der Quellung in Kali.

Figg. 13—23 lufttrockene Zellen, und zwar:

„ 13 u. 14. von der Aussenepidermis der *Pelargonium*-Granne;

„ 15 u. 16 aus Zone 2 von *Erodium gruinum* (in Fig. 16 die eine Zelle noch feucht).

„ 17—23 von *Stipa pennata*; (die gewundene dunkler gezeichnete Partie in 20 tritt in der Natur durch tiefgelbliche Färbung hervor).

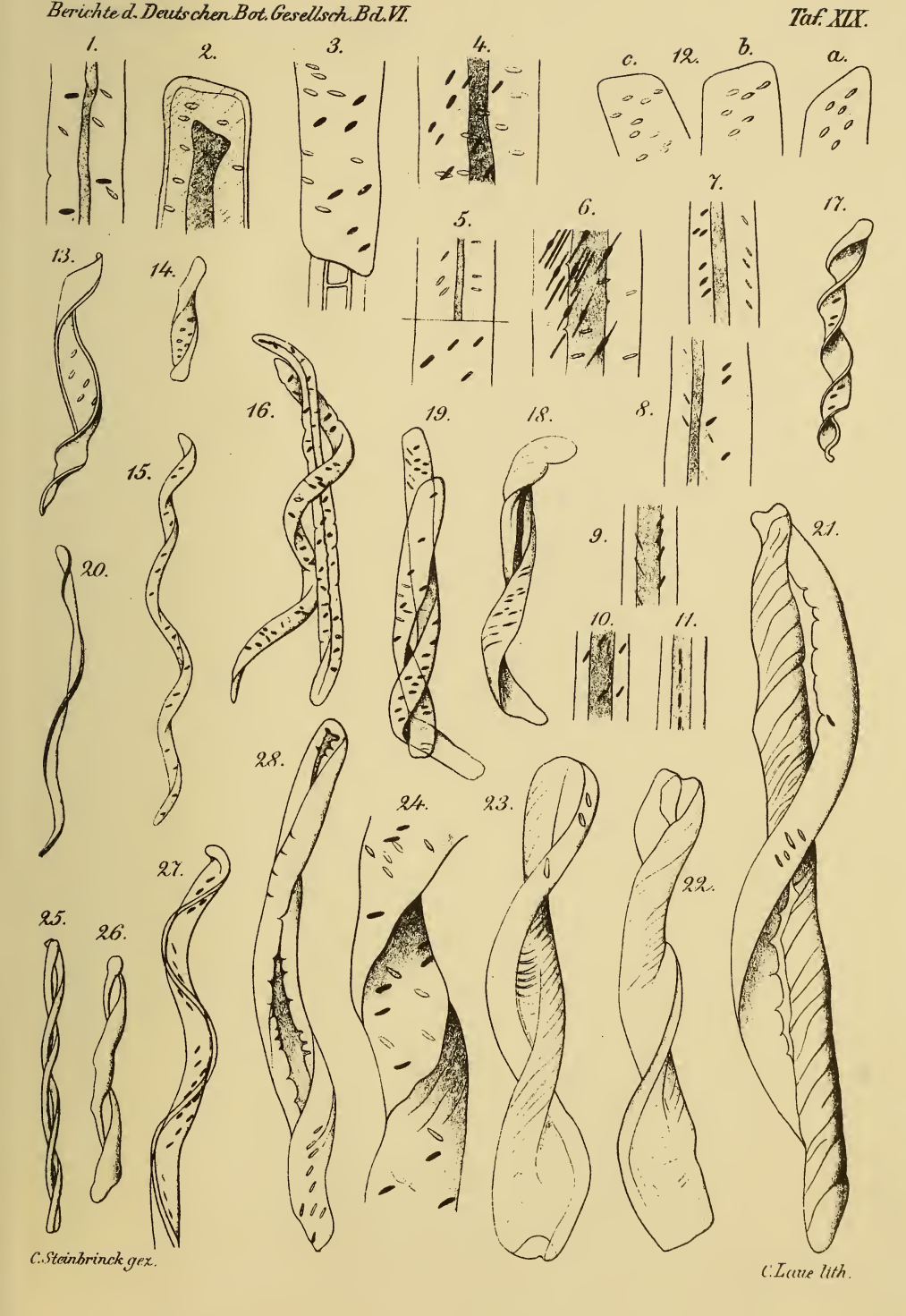
„ 24. Abschnitt (etwa ein Viertel) einer trockenen gewundenen Zelle von *Stipa pennata*, stärker vergrössert (Gundlach V).

„ 25. Tordierte } lufttrockene Zelle von *Avena elatior*.
„ 26. Gewundene }

„ 27. Durch Kali rechts-gewundene Faser der „Aussenzone 1" von *Avena sterilis* (vgl. Figg. 5 und 20).

28. Lufttrockene, gewundene braune Innenzelle von *Avena sterilis*.

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



C. Steinbrinck gez.

C. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Steinbrinck Carl

Artikel/Article: Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur. 385-398