

## Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter.

Von

Wilhelm Schmidt, Altona.

Die Pflanzen vermögen ebenso wie die Tiere Bewegungen auszuführen; doch sind diese, wenn wir von den niederen Formen absehen, meistens voneinander verschieden. Während das Tier selbsttätig einen Ortswechsel vorzunehmen vermag, muß die Pflanze ihr ganzes Leben hindurch an ein und demselben Orte vegetieren, da sie durch das Wurzelsystem fest im Boden verankert ist. Jedoch können ihre einzelnen Organe, seien es Blätter, Stengel oder Wurzel, deutlich sichtbare Bewegungen ausführen. So sehen wir den Gipfeltrieb von Schlingpflanzen in einer Schraubenlinie um die Stütze herumwachsen oder ein Blatt seine Lage zum Licht verändern u. s. w. Wie Haberlandt<sup>1)</sup> ausführt, sind in den meisten Fällen diese Bewegungserscheinungen „Lebensäußerungen der betreffenden Pflanzenteile, d. h. ihre Ausführung wird durch Kräfte bewirkt, deren Erzeugung mit dem Kraft- und Stoffwechsel der lebenden Protoplasten verknüpft ist. Äußere Einflüsse haben dabei bloß die Bedeutung von auslösenden Reizen und sind dabei häufig für die Bewegungsrichtung maßgebend.“ Andererseits gibt es Fälle, bei denen sich die Bewegungen mehr oder minder vollständig auf rein physikalische Vorgänge zurückführen lassen. Zu letzteren gehören der Hauptsache nach, soweit bis jetzt bekannt ist, die Einrollungseinrichtungen bei Laubblättern, wie sie als Schutz gegen Austrocknung bei vielen Pflanzenarten vorkommen. Gerade aber hier sind die Verhältnisse in Bezug auf die spezielleren Ursachen noch keineswegs geklärt. Mit Rücksicht auf das soeben erwähnte Beispiel stellte ich mir die Aufgabe, eine besondere Gruppe von Pflanzen, bei denen sich diese Einrollungseinrichtungen auffällig geltend machen, nämlich bei den Farnen, einer näheren Untersuchung zu unterziehen. Im Besonderen kam es mir darauf an, zu ermitteln, ob sich diese Bewegungserscheinungen mit Hilfe einer Theorie

<sup>1)</sup> Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904, p. 482.

von Steinbrinck, der sog. „Kohäsionstheorie“, erklären lassen. Gleichzeitig sollte dabei der anatomische Bau des Blattes einer Prüfung unterzogen werden.

Das Zustandekommen einer Bewegung durch Krümmung von Pflanzenteilen hat das Vorhandensein zweier antagonistisch wirkender Seiten zur notwendigen Voraussetzung. So kann z. B. durch Turgorunterschiede in einem Gewebe solche Krümmung hervorgerufen werden. Als rein physikalische Bewegungsursachen, bei denen also das lebende Protoplasma nicht beteiligt ist, kommen im Pflanzenreiche vor allem hygroskopische und Kohäsionsmechanismen in Betracht. Da beide in ihrer Wirkungsweise einen beträchtlichen Unterschied zeigen, wird es sich empfehlen, zunächst an beiden Vorgängen das Prinzipielle festzustellen.

Bewegungen infolge von hygroskopischen Mechanismen beruhen auf Zustandsänderungen von Zellmembranen. Letztere sind im frischen Zustande mit Wasser imbibiert, so daß beim Austrocknen eine Volumenverminderung oder Schrumpfung derselben eintritt. Bei Wasserzufuhr tritt dann die umgekehrte Erscheinung zutage: eine Einlagerung von Wasserteilchen in die Membran oder Quellung. Da die Energie, mit der die Krümmungen geschehen, um so größer ist, je dicker die Zellwände sind, so findet man häufig in sich krümmenden Pflanzenteilen zur Überwindung der auftretenden Widerstände starke Zellwandverdickungen. Durch Unterschiede in der Intensität der Quellung ist dann oft der zur Bewegung nötige Antagonismus gegeben. Andererseits besitzt meistens die Zellwandsubstanz die Fähigkeit, nach verschiedenen Richtungen hin verschieden stark zu quellen. Diese Eigenschaft beruht auf der Gestalt und Anordnung der Micellen, die ihrerseits aus der Schichtung, Orientierung der Tüpfel und dem optischen Verhalten erschlossen werden kann. Beispielsweise liegen die spaltenförmigen Tüpfel derart in Membranen, daß senkrecht zu ihrer Längsrichtung die Schrumpfung bzw. Quellung am größten ist. Membranen, die Quellungsdifferenzen aufweisen, sind außerdem doppeltbrechend. Im polarisierten Lichte zeigt sich, daß die kleinste optische Achse des Elastizitätsellipsoids in die Richtung der stärksten Quellung fällt. Stehen also in verschiedenen Membranen die Achsen stärkster Quellung senkrecht aufeinander, so muß es infolge dieses Antagonismus beim Eintrocknen zu Bewegungserscheinungen kommen.

Bewegungsvorgänge, die auf rein hygroskopischer Ursache beruhen, gibt es im Pflanzenreiche viele; meistens stehen sie im Zusammenhange mit dem Öffnen der Samenkapseln und bezwecken das Ausstreuen der Samen und Sporen. Als eines von vielen Beispielen sei das Öffnen der Samenkapseln von *Mesembryanthemum* genannt. Auf hygroskopischen Mechanismen beruht ebenfalls das Krümmen der Peristomzähne an den Laubmooskapseln, die bei trockenem Wetter eine Aussaat der Sporen ermöglichen, bei Regen dagegen verhindern.

Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse bei dem Einrollungsmechanismus von Blättern, namentlich von den Dünengräsern *Elymus*, *Psamma* und *Triticum*. Hier sind die Vorgänge ziemlich

kompliziert, und es haben sich die Anschauungen im Laufe der Zeit seit der Untersuchung von Tschirch<sup>1)</sup> im Jahre 1882 geändert. Die Blätter der genannten Dünengräser sind bei feuchtem Wetter flach ausgebreitet; bei Trockenheit rollen sie sich derart ein, daß die spaltöffnungslose Unterseite nach außen gekehrt ist, und somit die Oberseite mit dem Assimilationsgewebe von der Berührung mit der trockenen Außenluft abgeschlossen wird.

Tschirch bemühte sich, eine kausale Erklärung für die Einrollung zu erlangen und kam schließlich zu dem ihn selbst allerdings nicht völlig befriedigenden Resultat, daß es sich dabei um hygroskopische Erscheinungen handele. Im engeren Sinne verlegte er die Ursache der Bewegung in eine subepidermale, ziemlich mächtige Bastzellschicht, die sich unterhalb der Epidermis der Blattunterseite entlang zieht. Innerhalb dieser Schicht wies er bei den einzelnen Zellen Quellungsunterschiede derart nach, daß die der Blattoberseite zugekehrten stärker, die der Unterseite benachbarten weniger stark zu quellen vermöchten. In chemischer Beziehung konstatierte er den Unterschied, daß erstere aus reinerer Zellulose beständen, letztere dagegen auch Verholungsreaktion zeigten. Nach seiner Erklärung fällt dem zartwandigen Gewebe keine aktive Rolle zu. In seiner Arbeit gibt er, wie gesagt, selbst zu, noch nicht zu befriedigenden Resultaten gelangt zu sein, was erst durch Steinbrinck<sup>2)</sup> späterhin erfolgte.

Wojinowić<sup>3)</sup>, der den Einrollungsmechanismus bei *Selaginella lepidophylla* studierte, kam auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die beobachtete Bewegung auf hygroskopische Mechanismen zurückzuführen sei.

Mit Einrollungsbewegungen von Moosblättern beschäftigte sich Firtsch<sup>4)</sup>; er untersuchte speziell die Gattung *Polytrichum*. Die Blätter dieses Moores rollen sich beim Wasserverluste in ähnlicher Weise ein wie die oben erwähnten Grasblätter. Gleichzeitig mit dem Einrollen geschieht ein Aufrichten der zarten Blätter an das Stämmchen. Beide Bewegungserscheinungen führt Firtsch auf hygroskopische Mechanismen zurück. Die Einrollung und das Aufrichten soll dadurch geschehen, daß von zwei im Blattnerven vorhandenen Bastlagen die innere ein stärkeres Quellungsvermögen als die äußere besitzt. Auch diese Erklärung hat sich nach den neuesten Untersuchungen als nicht ganz einwandfrei herausgestellt.

In noch höherem Maße gilt dies für alle Versuche, das Öffnen der Antheren und Farnsporangien auf hygroskopische Vorgänge

<sup>1)</sup> Tschirch, Beiträge zur Anatomie und zum Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. (Pringsh. Jahrbücher. XIII. p. 544—568.)

<sup>2)</sup> Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern. (Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 26a. 1908. Heft 6.) — Derselbe, Über den Kohäsionsmechanismus von *Polytrichum*-Blättern. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1909. Heft 4.)

<sup>3)</sup> Wojinowić, Beiträge zur Morphologie, Anatomie und Biologie der *Selaginella lepidophylla* Spring. (Dissertation. Breslau 1890.)

<sup>4)</sup> Firtsch, Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von *Polytrichum juniperinum*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 1. 1883. p. 89—93.)

zurückzuführen. Das Studium dieser Erscheinungen ward zum Ausgangspunkte für die schon erwähnte Kohäsionstheorie, auf die ich jetzt näher eingehen möchte.

Diese Theorie wurde Ende der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts von Kamerling, Schrodtt und Steinbrinck aufgestellt und ist im weiteren Verlaufe von Steinbrinck auch theoretisch weiter ausgebaut und durch zahlreiche Beispiele bestätigt worden. In der Literatur hat diese neue Theorie manchen Kampf bestehen müssen, und sie besitzt auch heute noch Gegner. Besonders in Bezug auf die Öffnungsvorgänge bei Antheren und Farnsporangien war ein heißer Streit entbrannt.

Während bei den hygroskopischen Bewegungserscheinungen es sich hauptsächlich um die Zellmembran selbst handelt, spielt bei den Kohäsionsmechanismen der im Zellumen vorhandene Zellsaft die Hauptrolle. Der Vorgang des Kohäsionsmechanismus ist im wesentlichen folgender, wie er zunächst an einer einzelnen Zelle beschrieben werden soll.

Denken wir uns eine solche im turgeszenten Zustande, so sind die Wände durch den Turgor straff gespannt und schwach nach außen gekrümmt. Tritt nun ein allmähliches Verdunsten des Zellwassers ein, so wird das Volumen des Zellsaftes abnehmen; der Turgor sinkt, und infolgedessen verlieren auch die Zellwände ihre Spannung, d. h. sie werden schlaff. Geht die Verdunstung weiter vor sich, so müßte bei fortschreitender Volumenverminderung des flüssigen Zellinhalts sich dieser schließlich von der Zellwand ablösen oder in einzelne Stücke zerreißen, wenn die Zellwände die Form und somit auch die Größe des von ihnen umgebenen Raumes bewahrten.

Tatsächlich ist aber die Kohäsion der Wasserteilchen untereinander und die Adhäsion an den benachbarten Zellwänden außerordentlich groß und kann selbst Kraftäußerungen von mehreren Atmosphären entfalten, wie rein physikalisch nachgewiesen ist. Daher wird auch beim Schwinden des Füllwassers aus unserer Zelle dieses sich nicht von der Wand ablösen, sondern die an ihm adhärierenden Zellwände unter Faltung hinter sich her in das Zellumen hineinziehen. Das geschieht, wenn der Widerstand der Wand nicht groß genug ist, um die Anziehung der Flüssigkeitsteilchen unter sich und zur Wand zu überwinden, ein Fall, der in Anbetracht der soeben erwähnten Kräfteäußerungen selbst für sehr starke Wände mit Schwierigkeiten verbunden ist. Bei weiterem Verdunsten wird schließlich die Zellwand in einen derartigen Spannungszustand geraten, daß ein weiteres Einsaugen nicht mehr möglich ist; es muß dann zu einem gegebenen Augenblick die Kohäsion überwunden werden, und sich das Wasser von der Zellwand ablösen. Dabei können die hineingezogenen Wände ihre deformierte Stellung behalten, so daß sie beim völligen Verluste des flüssigen Zellinhaltes immer noch in das Lumen hineingebogen sind und jetzt ihre konkave Seite nach außen kehren, oder aber es kann die Wand infolge der in ihr vorhandenen Elastizität in ihre ursprüngliche Lage

zurückschnellen; in diesem Falle wird also die eingetretene Faltung rückgängig gemacht.

Die Kohäsionswirkung des schwindenden Füllwassers ist von Kamerling mit dem Namen „Kohäsionsmechanismus“<sup>1)</sup> belegt worden. Es wird sich dieser Kohäsionsmechanismus um so mehr geltend machen, je dünner die Zellwände sind. Es ist klar, daß bei einer Zellhülle, die aus zarten und dicken, ausgesteiften Wandpartien besteht, namentlich die dünnen Wandpartien dem Kohäsionszuge des schwindenden Füllwassers Folge leisten werden, während die dickeren nur in geringerem Maße der Deformation unterliegen. Solche ungleich verdickten Zellen spielen beim sog. Annulus der Farnsporangien eine Rolle, bei dem sich bekanntlich die Kohäsionswirkung des schwindenden Zellsaftes gut beobachten läßt. Auch ist der Farnannulus ein Beispiel dafür, daß die durch die Kohäsionswirkung in das Lumen hineingezogenen Wände nicht in ihrer Lage beharren, sondern elastisch in ihre ursprüngliche Lage zurückschnellen, wenn das verdunstende Wasser von der Wand abreißt. Mithin zeigen die Zellen des Annulus nach dem Austrocknen kein wesentlich anderes Aussehen als zu der Zeit, da sie noch alle mit Wasser gefüllt waren. Im allgemeinen kommt jedoch das Zurückschnellen der hineingezogenen Wände nur selten vor, meistens werden sie in ihrer deformierten Stellung beharren, wie sie durch die Kohäsionswirkung hervorgerufen worden ist; besonders dürfte dies für alle nicht verdickten Zellen gelten.

Dieselbe Wirkung des schwindenden Füllwassers, die sich in einer isoliert gedachten Zelle äußert, vollzieht sich auch in einem Gewebekomplex, der aus einer Vielheit von Zellen besteht. Wenn man daher Schnitte durch Blätter oder Blattstiele macht, die eingetrocknet sind, so wird man die Zellwände mehr oder weniger gefaltet und verbogen finden. Denn beim Verdunsten des Wassers ist in jeder einzelnen Zelle die Kohäsionswirkung zur Geltung gekommen und hat dabei die Deformationen der Zellwände verursacht. Ein Ausdruck dafür ist ja die bekannte Tatsache, daß vertrocknete Pflanzenteile ein wesentlich geringeres Volumen besitzen als frische. Einen derartigen Zustand, der durch den Kohäsionszug unter Deformation der Zellwände entstanden ist, bezeichnet Steinbrinck als geschrumpfelt, den Vorgang selbst als „Schrumpfung“<sup>2)</sup>; er stellt sie Volumenverringerungen gegenüber, die auf Wasserverlust und Kontraktionen von Zellmembranen beruhen, die er „Schrumpfung“ nennt. In diesem Sinne werde ich diese Ausdrücke auch gebrauchen.

Setzt man zu einem geschrumpften, völlig trockenen Gewebe, z. B. einem Querschnitt eines trockenen Blattes, Wasser hinzu, so wird man in den meisten Fällen beobachten, daß das Wasser allmählich in die Zellen eindringt und die Falten der Wände wieder

<sup>1)</sup> Kamerling, Z., Der Bewegungsmechanismus der Laubmooselateren. (Flora. 1898. p. 158.)

<sup>2)</sup> Steinbrinck, C., Über Auftreten und Wirkungen negativer Flüssigkeitsdrucke in Pflanzenzellen. (Physikal. Zeitschrift. 1900—01. p. 493 u. f.) Derselbe, Über Schrumpfelungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. (Biol. Centralbl. 1906. No. 20 u. 21.)

glättet. Gleichzeitig wird eine Volumenzunahme aller Zellen eintreten, so daß schließlich das Gewebe annähernd wieder das Aussehen des turgeszenten, lebenden Blattes hat. Die Falten sind völlig verschwunden, und alle Zellen haben wieder ihre ursprüngliche Form angenommen. Als Betriebskraft bei der Saugung spielt die Elastizität der verbogenen Zellwände im Zusammenhang mit der Kohäsion des Wassers die Hauptrolle, wie es Steinbrinck<sup>1)</sup> im einzelnen darlegt. Den Vorgang selbst bezeichnet er als „elastische Schwellung“ im Gegensatze zur „Quellung“ mit Wasser imbibierter Membranen.

Nach dem bisher Ausgeführten sind Schrumpfung sowohl wie elastische Schwellung zwei nicht zu unterschätzende Kraftquellen; es erscheint daher nicht ausgeschlossen, daß sie, abgesehen von den schon genannten Beispielen, häufiger für die Bewegungserscheinungen nutzbar gemacht werden, wie es bereits von Steinbrinck in einzelnen Fällen nachgewiesen worden ist.

Ein Pflanzengewebe, das nur aus gleichmäßig gebauten Zellen besteht, wird infolge des Kohäsionszuges eine gleichmäßige Kontraktion erleiden. Anders gestalten sich jedoch die Verhältnisse, wenn in einem Gewebe nicht alle Zellen sich gleichartig verhalten, sondern Gewebselemente verschiedener Festigkeit vorhanden sind. Beim Wasserverluste wird sich naturgemäß in dünnwandigen Zellen der Kohäsionszug kräftig wirksam zeigen, dagegen dickwandige Zellen der Einfaltung einen großen Widerstand leisten. Somit tritt zwischen beiden Gewebselementen ein Antagonismus zutage, der genau wie bei Schrumpfungsvorgängen eine Bewegung zur Folge haben wird. Wie wir später noch zeigen werden, ist es aber gar nicht nötig, daß eine verschiedene Festigkeit<sup>2)</sup> in der Form verschieden starker Wandverdickung den Grad der Kohäsionsfähigkeit sichtbar beeinflusst. Vielmehr wird ein Antagonismus bei gleicher Schrumpfungsfähigkeit auch dann zustandekommen, wenn die Richtung der maximalen Schrumpfung in beiden Gewebekomplexen verschieden ist, ähnlich wie es schon für die Quellung bekannt ist. Für diesen letzten Fall werde ich später noch ausführliche Belege bringen. Als Beispiel eines Gewebes mit Elementen verschiedener Festigkeit seien die schon früher erwähnten Dünengräser genannt, deren Einrollung Steinbrinck folgendermaßen erklärt:<sup>3)</sup> Das dünnwandige, chlorophyllführende Gewebe unterliegt beim Wasserverlust einer stärkeren Schrumpfung als die dickwandigen Zellen des subepidermalen Bastbeleges, die erheblichen Widerstand bieten; folglich muß eine Einrollung in dem Sinne erfolgen, daß die Oberseite eine konkave Gestalt annimmt. Nach den neuesten Unter-

<sup>1)</sup> l. c.

<sup>2)</sup> Es sei nicht unerwähnt, daß nach Steinbrinck auch in der einzelnen Zelle bestimmte gerichtete Kohäsionsbewegungen vorhanden sein können, ohne daß, wie beim Annulus, äußerlich Differenzen in der Dicke der Zellwände hervortreten. So nimmt er in seiner Arbeit für die Einrollung der Blätter des Mooses *Rhynchostegium murale* an (cf. Seite 3, Zitat), daß durch Verschiedenheiten in der inneren Struktur die Festigkeit der einzelnen Zellwände bedingt wird.

<sup>3)</sup> Cf. Zitat S. 3.

suchungen Steinbrincks gehören die Einrollungseinrichtungen bei den Polytrichumblättern<sup>1)</sup> ebenfalls zu den Kohäsionsmechanismen. Diese Blätter bieten noch insofern besonderes Interesse, als sie zeigen, daß selbst die einschichtigen Zellagen des seitlichen Blatt-randes durch den Kohäsionszug zu Krümmungen veranlaßt werden können.

Nach diesen Ergebnissen schien es sehr wahrscheinlich, daß noch manche Bewegungen von Pflanzenorganen durch die Kohäsionstheorie zu erklären sind, und darum habe ich bei meinen speziellen Untersuchungen an mehr oder weniger ausgesprochen xerophilen Farnen eine Prüfung der Anwendbarkeit dieser Theorie in den Vordergrund gestellt. Der weitere Verlauf der Untersuchungen bestätigte die Richtigkeit meiner Annahme.

## I. Die Steinbrincksche Methode zum Nachweis von Kohäsionsmechanismen und ihre Anwendung bei Farnen.

Um den Nachweis zu erbringen, daß es sich in einem speziellen Falle um Vorgänge in obigem Sinne handelt, kommt es darauf an, durch besondere Versuchsanordnung eine Störung des regulären Kohäsionsverlaufes herbeizuführen. Unterbleibt alsdann eine Bewegung unter Bedingungen, die hygroskopische Quellungserscheinungen noch zulassen, so ist damit der Beweis für die Wirksamkeit des erstgenannten Faktors erbracht.

Wie Steinbrinck<sup>2)</sup> näher ausführt, stehen uns zur Erreichung dieses Zieles mehrere Wege zur Verfügung, die wir nunmehr an einigen Farnbeispielen näher prüfen wollen.

Die erste Methode beruht auf dem Verhalten sehr dünner Querschnitte. Fertigt man zum Zwecke mikroskopischer Untersuchungen Querschnitte von einem Blatte an, das sich einzurollen befähigt ist, so werden auch sie sich krümmen, da in ihnen die meisten Zellen intakt geblieben sind und sich somit der Kohäsionszug geltend machen kann. Ganz dünne Schnitte, bei denen alle Zellen durch das Messer geöffnet sind, verhalten sich jedoch anders. Findet nämlich jetzt in ihnen Verdunstung statt, so wird mit einer Verkleinerung des Flüssigkeitstropfens im Innern der Zelle ein entsprechendes Quantum Luft hineindringen können, ohne daß an der äußeren Struktur eine wesentliche Änderung der Zellform eintritt. Dies würde auch dann noch gelten, wenn die Verdunstung bis zur Lufttrockenheit des Präparats fortgeschritten ist. Dementsprechend müßte dann auch eine Krümmung des Schnittes ausbleiben, obgleich mit der Lufttrockenheit die Bedingungen für einen intensiven Schrumpfungsprozeß der Membranen gegeben wären.

<sup>1)</sup> Cf. p. 478.

<sup>2)</sup> Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus. p. 405 u. f.

Da es häufig schwierig ist, solche ganz dünnen Schnitte herzustellen, so kann man sich selbst mit etwas dickeren Schnitten begnügen, sofern die Zahl der intakt gebliebenen Zellen nicht zu groß ist. Hierbei ist zwar ein völliger Ausschluß der Kohäsionswirkung nicht erzielt; doch ist sie immerhin so sehr abgeschwächt, daß nur geringfügige Krümmungen geschehen können.

Ich wende mich nun der Beschreibung der nach dieser Methode ausgeführten Versuche an meinen Farnen zu.

Als erstes Beispiel diene *Ceterach officinarum*. Zur vorläufigen Orientierung mag es genügen — eine genauere morphologische und anatomische Beschreibung bringe ich später —, daß sich die ziemlich dicken Fiedern dieser Pflanze bei Wasserverlust derart einrollen, daß die Oberseite zur Konkavseite wird, sodaß die mit Spreuschuppen bedeckte Unterseite im eingetrockneten Zustande allein sichtbar ist. Die Einrollung selbst erfolgt hauptsächlich in der Querrichtung zur Fiederachse, seltener allseitig muschelförmig. Ich benutzte ausschließlich Herbarmaterial, das durch Kochen aufgeweicht wurde.

Meine Untersuchung begann damit, daß ich mich von der Reaktionsfähigkeit des Materials schlechthin überzeugte. Es zeigte sich, daß aufgeweichte Fiedern in unverletztem Zustande, auf dem Fließpapier dem Austrocknen überlassen, innerhalb kurzer Zeit sich einrollten. Genau so verhielten sich ca. 1 mm breite durchweichte Fiederquerschnitte. Beim Benetzen mit Wasser ging die Krümmung zurück. Ließ ich jedoch die Dicke der Schnitte abnehmen, so fand ich, daß auch die Einrollung geringer wurde.

Zu einer völligen Unbeweglichkeit kam es allerdings selbst bei den dünnsten Schnitten, die ich überhaupt herstellen konnte, niemals. Die auftretenden Bewegungen durften aber nicht direkt als Einrollungsbewegungen aufgefaßt werden; sie riefen nur unregelmäßige Drehungen bezw. Torsionen an dem Schnitt hervor.<sup>1)</sup> Offenbar sind diese durch geringfügige Schrumpfung, wie sie sich an jedem Präparat mehr oder minder bemerkbar machen müssen, zustande gekommen, die jedoch der Anwendbarkeit der Steinbrinckschen Theorie nicht widersprechen dürften.

Außer mit *Ceterach* habe ich noch eine Reihe von Versuchen ausgeführt mit *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria*.

Die Fiedern eines Blattes von *Polypodium vulgare* rollen sich beim Wasserverlust an der Luft derart ein, daß die Unterseite konvex gekrümmt wird und die Einrollungsrichtung mit der Längsachse der Fieder zusammenfällt. Dickere Fiederlängsschnitte krümmen sich deutlich, und zwar im Sinne der ganzen Fieder. Ganz dünne Schnitte dagegen lassen keine ausgesprochene Einrollungsrichtung erkennen, sondern ziehen sich unregelmäßig zusammen und drehen sich zum Teil aus der Ebene heraus. Zerlegt

<sup>1)</sup> Besonders hervorheben möchte ich jedoch noch, daß in diesem Falle die Objekte nicht an der Unterlage festgeklebt waren und dadurch eine Krümmung verhindert worden wäre, ein Umstand, der stets besonders berücksichtigt werden muß.

man übrigens die Fieder in der Querrichtung in mehrere Millimeter breite Streifen, so rollen sich diese in der Richtung ihrer kurzen Achse, also wieder gleichsinnig mit der intakten Fieder, ein. Häufig kann man dabei die Beobachtung machen, daß gleichzeitig eine geringe Spiraldrehung erfolgt, die offenbar auf den Widerstand zurückzuführen ist, den die diagonal verlaufenden Seitennerven erster Ordnung den Krümmungsbewegungen entgegenstellen. Krümmungsbestrebungen in der Querrichtung der unverletzten Fieder traten an diesen Streifenpräparaten nicht deutlich hervor.

Bei *Asplenium trichomanes* rollen sich die gegenständigen Fiederblättchen an der Luft so ein, daß die Unterseite die konkave Seite im Krümmungszustande bildet. Von lebenden Fiedern hergestellte Querschnitte krümmen sich im richtigen Sinne. Sehr dünne Schnitte ziehen sich ganz unregelmäßig zusammen.

*Asplenium ruta muraria* zeigt beim Eintrocknen die Hauptkrümmung in der Längsachse der Fieder, doch verläuft sie in entgegengesetzter Richtung wie bei *Polypodium vulgare*, da die untere Seite der Fieder bei der Einrollung zur konkaven wird. An der Stelle, wo die Spreite allmählich in den Blattstiel übergeht, tritt eine weitere Krümmung in der Fiederquerrichtung auf; es sind dort die Seitenränder der Fieder nach oben gebogen, so daß der betreffende basale Teil der Oberfläche eine konkave Form annimmt. Jedoch ist die erstgenannte Einrollungsrichtung die bei weitem überwiegende und auffälligere. Auch bei diesem Farn erfolgt beim Trocknen an der Luft an dickeren Längsschnitten eine Krümmung im richtigen Sinne, während sie an dünnen unterbleibt.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Versuche kurz zusammen, so ergibt sich, daß dicke Schnitte sich krümmender Fiedern sich genau wie intakte Blätter verhalten, daß dagegen proportional der Abnahme der Schnittdicke auch die resultierende Einrollung zurückgeht, wie es die Steinbrincksche Theorie erfordert; bei ganz dünnen Schnitten geschieht eine ganz unregelmäßige Kontraktion.

Eine andere Methode, die Wirkung der Kohäsion auch in größeren Zellkomplexen auszuschließen, beruht auf folgender Überlegung Steinbrincks<sup>1)</sup>. Wenn wir einen dickeren Schnitt eines eingerollten trockenen Blattes wieder befeuchten, so beobachten wir unter dem Mikroskop, daß in jeder Zelle neben dem eindringenden Wasser noch Gasbläschen vorhanden sind, die mehr oder minder schnell durch das Wasser ersetzt werden. Lassen wir jedoch noch vor diesem Zeitpunkt eben denselben Schnitt rasch von neuem wieder austrocknen, so ist klar, daß durch dieses Gasbläschen in der betreffenden Zelle eine Kohäsionswirkung nicht voll zur Geltung kommen kann. Steinbrinck hat darauf hingewiesen, daß, wenn man diesen Vorgang mehrere Male hintereinander wiederholt, der Erfolg immer ausgesprochener wird. Welche spezielleren Einzelheiten sich beim Eindringen von Luft in die Zellen abspielen, ist übrigens, wie Steinbrinck in einer

besonderen Arbeit nachgewiesen hat, noch nicht in allen Fällen vollkommen geklärt.

Auf demselben Prinzip beruht es, wenn man in einer etwas anderen Form durch Beschweren eines zwischen Fließpapier trocknenden Schnittes eine Krümmung desselben verhindert und beobachtet, daß dann nach vorübergehendem Befeuchten eine Einrollung ausbleibt. Auch hierbei ist unter dem Mikroskop das Vorhandensein von Gasblasen in den Zellen festzustellen. In allen diesen Fällen kann man sich von dem Luftgehalt des Schnittes auch dadurch überzeugen, wenn er auf Wasser geworfen wird. Er schwimmt auf der Oberfläche, und es kann stundenlang dauern, bis soviel Wasser in die Zellen gedrungen ist, daß er untersinkt. Trocknet der Schnitt darauf an der Luft, so rollt er sich genau wie ein frischer Schnitt ein.

Ich wandte diese Methode bei aufgeweichten Schnitten von *Ceterach officinarum*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* an. Ein vollständiges Geradebleiben, wie es Steinbrinck an Schnitten von *Elymus arenarius* beobachtete, wurde allerdings nicht festgestellt. Jedoch war die eintretende Krümmung nur gering und stand in keinem Verhältnis zu der starken Einrollung von nicht besonders behandelten Schnitten. Nach völliger Durchtränkung mit Wasser rollten sich die Schnitte wieder wie gewöhnlich ein.

Wie die erste Versuchsreihe zeigen auch die eben beschriebenen Experimente, daß zwar eine völlige Unbeweglichkeit der Schnitte nicht erzielt ist, jedoch durch eine geringe Kohäsionswirkung auch nur eine entsprechend kleinere Einrollung zustande kommt.

Außer den beiden geschilderten Methoden benutzte Steinbrinck<sup>1)</sup> noch ein drittes Verfahren, um einen Ausschluß der Kohäsionswirkung zu erreichen. Bei seinen Versuchen legte er Antheren in absoluten Alkohol und ließ sie im Vakuum trocknen. Es unterblieb dabei ein Öffnen der Antheren. Steinbrinck erklärt diese Tatsache damit, daß im Vakuum der absolute Alkohol so rasch verdampft, daß es zu einer Kohäsionswirkung nicht kommen und daher auch kein Öffnen erfolgen kann.

Auch für unsere Farnfiedern und Schnitte benutzte ich diese Methode, doch mit so ungleichmäßigem Erfolge, daß eine Schlußfolgerung aus den Beobachtungen nicht gezogen werden kann. Ich ließ ganze Fiedern und Schnitte von *Ceterach officinarum*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* 24 Stunden in 96 prozentigem und weitere 24 Stunden in absolutem Alkohol, der mit kalciniertem Kupfersulfat getrocknet war, liegen. Dann wurden sie rasch auf Fließpapier gelegt und in einem Fläschchen an eine Wasserstrahlluftpumpe angeschlossen. In allen Fällen trat darauf beim Austrocknen eine deutliche Einrollung ein. Die Ursache wird vermutlich darin liegen, daß in dem immerhin mehrere Zellagen starken Geweben sich eine Kohäsionswirkung

<sup>1)</sup> Steinbrinck, C., Über Schrumpfelungsmechanismen . . . . . (Biol. Centralbl. 1906. p. 724.)

wohl entfalten konnte, da der Alkohol nicht so plötzlich daraus entwich.

## II. Eine neue Methode zum Nachweis von Kohäsionsvorgängen beim Einrollen von Blättern.

Der ganze Verlauf der bisherigen Untersuchungen spricht im allgemeinen jedenfalls dafür, daß in der Tat Kohäsionsmechanismen die Ursache der festgestellten Bewegungen sind. Es soll nicht bestritten werden, daß die Beobachtungen nicht immer ganz einwandfreie Resultate lieferten; doch liegt dies wohl hauptsächlich an dem benutzten Material, das oft große Schwierigkeiten beim Gebrauch bereitete, insofern als die Steinbrincksche Methode für ganz anders geartete Objekte ausgearbeitet war. Immerhin erwies es sich als zweckmäßig, sich nach einem Verfahren umzusehen, das dem mehr oder weniger zarten Bau und überhaupt der ganzen Eigenart der Farnblätter besonders Rechnung trug. Dieses glaubte ich in der Anwendung von wasserentziehenden Mitteln und Lösungen gefunden zu haben. Es zeigt sich nämlich, daß bei Benutzung von konzentriertem Glycerin und gesättigten Kochsalzlösungen man an Blättern genau dieselben Bewegungen und Membranveränderungen durch Wasserentziehung veranlassen konnte, als ob sie an der Luft trockneten.

Schon Prantl<sup>1)</sup> und Schrod t<sup>2)</sup> hatten bei ihren Untersuchungen beobachtet, daß der Annulus der Farnsporangien in Glycerin zum Schnellen und Ausstreuen der Sporen gebracht wurde.

Es dürfte sich empfehlen, bevor ich zur Beschreibung meiner Versuche mit Farnfiedern komme, als Einleitung eine kurze Schilderung des Öffnungsvorganges zu geben.

Setzt man zu geschlossenen Sporangien, sei es, daß sie im reifen Zustande direkt vom Blatt genommen sind, oder man durch längeres Liegenlassen in Wasser dafür sorgt, daß die Annuluszellen mit Flüssigkeit gefüllt sind, konzentriertes Glycerin hinzu, so stülpen sich die Außenwände zusehends in das Zellumen hinein. Gleichzeitig erfolgt ein solch kräftiges Zurückbiegen des ganzen Ringes, so daß die ursprünglich konvexe Außenseite eine konkave Form annimmt. Schließlich aber hört die Krümmung auf und der Annulus schnell mit einem Ruck in seine Anfangslage zurück; im selben Moment sind die vorher durch Wassergehalt durchsichtigen Zellen des Annulus mit dunklen Gasblasen angefüllt. Das Auftreten dieser Blasen geschieht im allgemeinen fast gleichzeitig; doch lassen sich kleine Zeitunterschiede häufig nachweisen, wobei das Zurückschnellen in kurzen Zeitintervallen erfolgt. Läßt man die Sporangien

<sup>1)</sup> Prantl, K., Die Mechanik des Ringes am Farnsporangium. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1886.)

<sup>2)</sup> Schrod t, J., Neue Beiträge zur Mechanik der Farnsporangien. (Flora. 1887. No. 12 u. 13.)

längere Zeit in Glyzerin liegen, so nehmen die Blasen immer mehr an Größe ab und verschwinden schließlich, während Flüssigkeit an ihre Stelle tritt. Der ganze Vorgang läßt sich ungekünstelt so erklären, daß durch das Glyzerin das Wasser rascher aus den Zellen herausgesogen wurde, als das Glyzerin einzudringen vermag. Die Folge ist natürlich eine Kohäsionswirkung, d. h. eine Veränderung der ganzen Zelle unter Einstülpung der Außenwand. Bei der Überwindung der Kohäsion des schwindenden Wassers entsteht beim Zurückweichen der Außenwand ein Hohlraum, der neben etwas Wasserdampf vielleicht noch Spuren von Luft enthält, die dann durch das allmählich eindringende Glyzerin ersetzt werden.

Bei Benutzung von konzentrierten Kochsalz- und Rohrzuckerlösungen ließen sich dieselben Erscheinungen feststellen.

Was man an den Sporangien an der Zellreihe des Annulus beobachten kann, läßt sich auch an lebenden Geweben wahrnehmen. Gar häufig kann man bei Herstellung von Dauerpräparaten durch Anwendung zu stark konzentrierten Glyzerins die Beobachtung machen, daß die Schnitte sich sehr stark zu deformieren und zusammenzuschrumpfen beginnen, auch sieht man ein Einfalten der Wände, soweit das Deckgläschen eine Bewegung nicht hindert, die jedoch beim längeren Verweilen im Glyzerin zurückgeht. In diesem Falle ist die Ursache der Deformation der Wasserentzug des Glyzerins, das jedoch allmählich in das ganze Gewebe eindringt, wobei dieses elastisch entfaltet wird. Besonders stark sind die Deformationen am lebenden Material, doch treten sie auch beim abgestorbenen oder eventuell fixierten auf, wenn auch meist nicht so intensiv. Es dürfte sich in gewissem Grade ein geringer, wenn auch nicht prinzipieller Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasten geltend machen, der wohl folgende Ursache haben wird. In einer wasserhaltigen, abgestorbenen Zelle hängt die Wirkung des Kohäsionszuges lediglich von der Schnelligkeit ab, mit der die umgebende, wasserentziehende Flüssigkeit durch die durchlässige Zellmembran eintritt. Bei der lebenden Zelle liegen die Verhältnisse etwas anders. Beim Eindringen durch die Zellwand trifft das Glyzerin auf den ihr anliegenden Protoplasmaschlauch, der, solange er lebt, keine nennenswerten Mengen davon aufnimmt. Bei der nun eintretenden Plasmolyse wird der sich kontrahierende Protoplasmaschlauch zu einem gewissen Grade die Zellwände hinter sich her in das Lumen hineinreißen, obwohl die Verbindung zwischen beiden zweifellos nicht besonders fest ist, etwa so wie beim Umblättern einer Buchseite oft mehrere Seiten mitgerissen werden. Der Kohäsionsvorgang wird somit sicher begünstigt. Andererseits wird sowohl beim lebenden als auch beim abgestorbenen Gewebe die Kohäsionswirkung um so rascher zurückgehen, je leichter das wasserentziehende Mittel durch die Zellwand eintreten kann. Bei ersterem werden innerhalb der Zellen die konzentrierten Salzlösungen resp. Glyzerin sich zwischen Protoplasma und Wand ausbreiten und so eine elastische Entfaltung derselben bewirken, während das Protoplasma noch im kontrahierten Zustande im Innern der Zelle ruht. Natürlich kann es dann keine

weitere Wirkung mehr ausüben, selbst wenn die Plasmolyse zum Schluß mehr oder minder ausgeglichen würde. Im allgemeinen kann man jedoch annehmen, daß bei längerem Liegen in den wasserentziehenden Lösungen, je nach der Giftigkeit derselben, das Protoplasma bald zum Absterben gebracht wird.

Es erscheint nun sehr wahrscheinlich, daß derartige Schrumpfungsvorgänge, die man an einem Schnitt durch ein Blatt beobachten kann, sich auch an ganzen Blättern zeigen werden. In der Tat erfahren ganze Farnblätter solche Schrumpfungen in wasserentziehenden Medien; doch gleichzeitig erfolgt — und das ist der springende Punkt — eine Einrollung derselben, so daß die beobachtete Bewegung ohne Zweifel im kausalen Zusammenhang mit der Schrumpfung steht und direkt als ein Beweis dafür angesehen werden kann, wie wir noch später ausführen werden.

Die gleichen Beobachtungen lassen sich übrigens auch an Schnittpräparaten ausführen, wofür ich später noch Belege bringen werde. Indessen haben die Schnittverletzungen gewisse Nachteile im Gefolge, die das Resultat bisweilen ungünstig beeinflussen. Ich betrachte es daher als einen Vorteil meiner Methode, daß Versuche mit Schnitten sozusagen nur als Kontrolle angewandt zu werden brauchten, ich also mein Hauptaugenmerk auf Experimente mit ganzen Blättern richten konnte.

Bevor ich zur Schilderung der Versuche mit ganzen Farnblättern übergehe, seien einige Bemerkungen über die angewandten Lösungen wasserentziehender Mittel vorangestellt.

Im allgemeinen erwiesen sich konzentriertes Glyzerin und gesättigte Kochsalzlösung am geeignetsten, um Bewegungen hervorzurufen. Bei Benutzung der Salzlösungen wurde immer Salz in ungelöstem Zustande in solcher Menge darin belassen, daß eine Verdünnung der Lösung unter den Sättigungspunkt nicht eintreten konnte, selbst wenn das Wasser aus den Blättern in die konzentrierte Lösung übertrat. Außer Kochsalz wurde noch die Wirkungsweise anderer Salze untersucht; dabei zeigte sich, daß gesättigte Chlorcalcium- und Zinksulfatlösungen ähnlich wie Kochsalz wirkten, die zweitgenannte jedoch weniger kräftig. Bei einigen wenigen Versuchen mit gesättigter Rohrzucker- und Kaliumnitratlösung wurden Bewegungen an Blättern nicht erzielt. Dieses Ergebnis bedarf, soweit namentlich die erste Lösung in Betracht kommt, wohl noch der Nachprüfung, da ich bei dem Sporangienannulus mit ihr eine Kohäsionswirkung erzielen konnte. Zweifellos müssen sich aber die einzelnen Substanzen verschieden verhalten, weil, wie wir schon eingangs erwähnten, die größere oder schnellere Geschwindigkeit, mit der sie die Membranen zu durchdringen vermögen, in Betracht kommt. Eigentümlichkeiten der letzteren sind wahrscheinlich auch nicht außer acht zu lassen.

Wie schon gesagt, hatte ich die besten Bewegungserscheinungen mit Glyzerin und gesättigter Kochsalzlösung hervorrufen können; ich benutzte daher ausschließlich diese beiden Mittel.

Selbstverständlich hatte auch die Stärke der Konzentration der Lösung einen Einfluß auf die Bewegungen. Zwar konnte bei

geringem Wasserzusatz zum Glyzerin noch ein Schnellen der Farnannuli erzielt werden; auch gelang es, bei geringem Wasserzusatz zu der konzentrierten Kochsalzlösung, z. B. an *Asplenium trichomanes*-Fiedern noch Einrollungen zu erhalten; doch durften die Lösungen nicht unter 90% der Sättigung sinken.

Diese Feststellung, daß das Medium nicht völlig wasserfrei sein mußte, um Bewegungen zu veranlassen, erschien mir in Bezug auf spätere Erörterungen nicht unwichtig.

## I. Versuche mit vollständigen Farnfiedern.

Die Versuche mit ganzen Blattfiedern, denen ich mich nunmehr zuwende, zerfallen in mehrere Versuchsserien, die erst in ihrer Gesamtheit ein abschließendes Urteil in Bezug auf die uns interessierenden Fragen gestatten. Je nach der Beschaffenheit des Materials wird es sich darum handeln, den Versuchen mit lebenden Blättern solche mit toten gegenüberzustellen. Ich beginne mit ersteren.

### a) Versuche mit lebenden Farnfiedern.

Als erstes Objekt sei *Asplenium trichomanes* besprochen. Die Fiedern sind gegenständig angeordnet und rollen sich beim Trocknen an der Luft so ein, daß die Unterseite die konkave Seite im Krümmungszustande bildet. Vorher jedoch klappen die senkrecht von der Spindel abstehenden Fiedern paarweise nach der Unterseite meistens bis zur völligen Berührung zusammen und neigen sich dabei mehr oder weniger schräg nach der Basis zu.

Zu dem Versuche wurde das Blatt in mehrere Stücke mit je mehreren Fiederpaaren zerlegt; ein Teil von ihnen, und zwar solche von möglichst gleichem Alter, diente stets zur Kontrolle, d. h. es wurde ihr Verhalten beim Eintrocknen an der Luft unter normalen Verhältnissen geprüft.

Beim Einlegen von Blattstücken sowohl in konzentriertes Glyzerin als auch in gesättigte Kochsalzlösung erfolgte genau dieselbe Bewegung wie beim Liegen an der Luft: eine Einrollung der Fiedern und ein Zusammenklappen an die Spindel. Der Eintritt und die weitere Ausführung der Bewegung geschah mäßig schnell, so daß erst nach  $\frac{1}{4}$ —1 Stunde der erste deutliche Erfolg eintrat. Beendet war die Bewegung erst nach mehreren Stunden. Im eingerollten Zustande blieben die Fiedern ungefähr 1 bis 2 Tage, darauf zeigte sich ein allmähliches Zurückgehen der Krümmung, die dann im Verlaufe von einigen weiteren Tagen völlig verschwunden war. Dieses Resultat war nach unserer Theorie zu erwarten, da ja das wasserentziehende Mittel allmählich in die Zellen eindringen, dadurch die ursprüngliche Form wieder hergestellt und die elastische Entfaltung der Gewebe bewirkt werden mußte.

Die Methode mit Kochsalz und Glyzerin wurde noch an mehreren anderen Farnen, deren Einrollung an Luft an entsprechenden Kon-

trollabschnitten gleichzeitig geprüft wurde, mit demselben Erfolge angewandt:

Die Fiedern von *Polypodium vulgare* rollen sich dabei in ihrer Längsrichtung ein, so daß die Oberseite konkav gekrümmt ist. In gleicher Richtung krümmen sich unter diesen Umständen Fiedern 2. Ordnung von *Aspidium marginale*.

Nicht uninteressant erschien es, zur Kontrolle die ganze Methode an dem von Steinbrinck<sup>1)</sup> untersuchten Dünengras *Elymus arenarius* zu wiederholen. An lebenden größeren Stücken erhielt ich bald nach dem Hineinlegen die ausgesprochensten Einrollungserscheinungen, die wiederum genau so wie an Luft verliefen.

Alle diese Versuche zeigen die Möglichkeit, durch Anwendung wasserentziehender Mittel an lebenden Farnfiedern Einrollungsvorgänge hervorzurufen, die in genau derselben Weise verlaufen wie beim Austrocknen an der Luft und für die Richtigkeit unserer Annahme sprechen, daß Kohäsionsmechanismen als Ursache der Einrollung in Betracht kommen. Sie sind aber insofern noch nicht streng beweisend, da mit der eventuellen Mitwirkung des Turgors bzw. mit den Eigenschaften des lebenden Protoplasten gerechnet werden muß, von denen ja, wie wir schon sahen, an und für sich die Kohäsionsvorgänge unabhängig sind. Unter diesen Umständen war es wichtig, auch Parallelversuche mit abgetöteten Blättern anzustellen.

Daß übrigens in geringem Grade der Turgor bei der Einrollung beteiligt ist, läßt sich in der Tat nachweisen, wenn man ausgebreitete Blätter im toten resp. lebenden Zustande miteinander vergleicht; Voraussetzung ist dabei, daß ihnen genügend Wasser bis zur vollen Durchtränkung zur Verfügung steht. Es zeigt sich nämlich, daß das abgetötete Blatt gegenüber dem lebenden eine schwache Andeutung von Einrollung besitzt; besonders schön läßt sich diese Tatsache bei *Elymus arenarius* feststellen, wenn man ein aufgekochtes Blattstück mit einem vollständig flach ausgebreiteten lebenden vergleicht. Eine Angabe hierüber habe ich nirgends finden können. Eine schwache Einrollung beobachtete ich ebenfalls bei *Asplenium trichomanes*. Wie schon gesagt, ist der Unterschied in beiden Fällen immerhin gering, so daß man selbst im toten, wasserdurchtränkten Zustande ein solches Blatt ohne Bedenken als ausgebreitet bezeichnen kann.

Dem Turgor bleibt es demnach allein vorbehalten, beim lebenden Blatte die ausgesprochene Ausdehnung in der Fläche zu bewirken, während die Haupteinrollungswirkung auf anderer Ursache beruhen muß. Umgekehrt ist im eingerollten Zustande ein Unterschied zwischen einem lebenden und trocknen Blatt nicht zu erkennen.

#### b) Versuche mit toten Fiedern.

Bei den Parallelversuchen mit abgetöteten Blättern, denen ich mich nunmehr zuwende, stellte sich heraus, daß es von großer

<sup>1)</sup> Steinbrinck, C., Über den Einrollungsmechanismus . . . . cf. Citat p. 478.

Wichtigkeit war, auf welchem Wege die Abtötung erfolgte und in welchem Zustande sich die abgetöteten Blätter befanden.

Ich beginne zunächst meine Darstellung der Versuche mit Blättern, die durch Aufkochen in Wasser aller Eigenschaften des lebenden Blattes beraubt waren. Als Beispiel möchte ich *Asplenium trichomanes* nennen. Zur Kontrolle wurde zunächst ein abgekochtes Blattstück an der Luft getrocknet: es rollte sich ein.

Ein Teilstück desselben Blattes in Glyzerin oder Kochsalzlösung gelegt, zeigte dagegen keine Spur von Krümmung, auch nach tagelangem Verweilen darin nicht. Dieses Ergebnis erscheint zunächst überraschend; doch ist es, wie wir bald sehen werden, durchaus in Übereinstimmung mit der Theorie, durch die ein Ausbleiben der Krümmung wohl erklärt werden kann. Wir müssen bedenken, daß im Innern des Blattes durch das Kochen Veränderungen vor sich gegangen sind, die die Kohäsionswirkung sehr wesentlich beeinflussen. Diese Veränderungen beziehen sich weniger auf die Zustandsänderungen der Membranen als auf den Umstand vielmehr, daß durch das Kochen die Luft aus den Intercellularen verdrängt worden ist und diese sich mit Wasser angefüllt haben. Gerade diese letzte Tatsache ist es, die uns den Schlüssel für die Erklärung liefert, warum eine Einrollung nicht erfolgte.

Schon in den einleitenden Betrachtungen der Arbeit wurde erörtert, daß zur Voraussetzung einer Einrollungsbewegung immer ein Antagonismus vorhanden sein muß. Wir sahen, daß dieser bei *Elymus* in deutlich sichtbarer Form zum Ausdruck kam, indem hier die stark verdickten Zellen des subepidermalen Bastbeleges beim Schrumpfen naturgemäß einen größeren Widerstand leisteten als das zartwandige Gewebe der Oberseite. Ebenfalls war in der Einleitung schon angedeutet worden, daß ein Antagonismus in einem Gewebe auch dann zustande kommen muß, wenn zwei Partien desselben nach verschiedenen Richtungen hin ein besonders ausgeprägtes Schrumpfbestrebenseigen besitzen.

Ein solches muß vor allen Dingen durch die Form der Zellen beeinflußt werden; es ist leicht verständlich, daß eine langgestreckte zylindrische Zelle sich beim Schrumpfen der Hauptsache nach senkrecht zur Längsrichtung kontrahieren wird. Diese Tatsache läßt sich z. B. an einem Algenfaden von *Chaetomorpha* beobachten, dessen langgestreckte Zellen in der eben angedeuteten Weise beim Austrocknen infolge von Kohäsion hauptsächlich in der Querrichtung kollabieren. Seine Erklärung findet dies dadurch, daß die Längswände den Kohäsionsbestrebungen gegenüber verhältnismäßig nur einen geringeren Widerstand zu leisten vermögen als die Querswände, und also durch den geringsten Widerstand die Richtung der Schrumpfung bestimmt wird. Dieselben Verhältnisse würden für ein Gewebe zutreffen, das aus lauter parallelen, langgestreckten Zellen besteht, von dem wir vorläufig noch annehmen wollen, daß es keine Intercellularen enthält. Ein solches Gewebe würde ebenfalls hauptsächlich in der Querrichtung schrumpfen. Sind nun zwei derartige Gewebeteile zu einem größeren Gewebekomplex derart vereint, daß die Längsrichtung der Zellen senkrecht aufeinander

stehen, so müssen auch, entsprechend der antagonistisch gerichteten Schrumpfelungsrichtung Krümmungen zustande kommen. — Bei dem soeben besprochenen theoretischen Fall sind wir zunächst von einem völlig intercellularfreien Gewebe ausgegangen. Für die Praxis gelten hier aber noch gewisse Voraussetzungen. Die einzelnen Zellwände sind auf beiden Seiten von Flüssigkeit umgeben und werden daher einem Druck, der parallel zu ihrer Fläche erfolgt namentlich bei großer Längenausdehnung nur dann einen erheblichen Widerstand leisten, wenn sie durch eine gewisse Dicke einigermaßen gegen Verbiegung geschützt sind. Unterschiede in dem Widerstande der verschiedenen Zellwände gegenüber den Kohäsionsbestrebungen nach dem obigen Schema können also in ausgedehntem Maße nur bei dickwandigeren Zellen auftreten. Haben wir es dagegen mit dünnwandigen Zellen zu tun, und hierzu gehören die meisten unserer Farnblätter, so wird praktisch ein derartiger Unterschied und eine Ausprägung einer bestimmten Schrumpfelungsrichtung fehlen, und somit auch gleichzeitig eine Einrollung des Ganzen unterbleiben müssen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in dem Falle, wenn Intercellularen das ganze Gewebe mehr oder minder durchsetzen, so daß jede Zelle teilweise an einen Intercellularraum stößt. Findet nunmehr in solcher Zelle die Kohäsionswirkung statt, so wird die Richtung des geringsten Widerstandes senkrecht zu dem Flächenstück stehen, das an den Intercellularraum grenzt, indem die Kontraktion unter entsprechender Vergrößerung des Intercellularraums erfolgt. Nun ist es aber eine bekannte Erscheinung, daß die Intercellularen mit Vorliebe die Längswände von gestreckten Zellen begleiten. Hieraus folgt, daß die Schrumpfung hauptsächlich senkrecht zu der Längsrichtung der Zelle geschieht. Ganz gleichgiltig, ob die Zellwände dick oder dünn sind, muß also in solchem Falle ein Antagonismus und eine Einrollung zustande kommen können.

Die allgemeine Betrachtung, die wir soeben ausgeführt haben, läßt sich nun ohne Schwierigkeiten auf einen Spezialfall anwenden, nämlich unsere Farnblätter. Bei den meisten von mir untersuchten Farnen kam ausschließlich zartwandiges Gewebe in Betracht, Intercellularen waren reichlich vorhanden. Im übrigen war ein Antagonismus meist dadurch geschaffen, daß unter der Epidermis der Oberseite senkrecht dazu gestreckte Palisaden oder palisadenartige Zellen lagen, während die Schwammparenchymzellen der Unterseite mehr oder weniger eine Streckung parallel der Oberfläche aufwiesen. Wir verstehen jetzt, daß bei Kohäsion durch Wasserentzug, sei es durch Verdunstung, sei es durch wasserentziehende Mittel eine antagonistische Kohäsionswirkung zustande kommen mußte, solange Luft in den Intercellularen vorhanden war.

Ist nun aber auf der anderen Seite im abgetöteten Blatt die Intercellularluft durch Wasser ersetzt, so liegt gewissermaßen der von uns schon vorhin besprochene Fall eines zartwandigen, interstitienlosen Gewebes vor. Indem nämlich die abgetöteten Spaltöffnungen geschlossen sind, können wir einen jeden Intercellular-

raum als eine große mit Wasser gefüllte Zelle betrachten. Ja, wir können sogar noch weitergehen und das ganze Blatt mit der Form eines *Caulerpa prolifera*-Sprosses vergleichen, bei dem die Cellulosebaken im Innern durch ein zartwandiges Zellwandgerüst ersetzt sind. Gegenüber Kohäsionswirkungen, die durch wasserentziehende Mittel hervorgerufen werden, wird in diesem Falle die Richtung des geringsten Widerstandes zusammenfallen mit dem Lot zur Laminafläche. Ebenso wie ein *Caulerpa*-Sproß würde sich also ein solches Blatt senkrecht zur Oberfläche kontrahieren, dagegen kein merkliches Krümmungsbestreben zeigen.

Einer gewissen Erklärung bedarf noch die Rolle, die den Spaltöffnungen zukommt.

Zweifellos ist der erwähnte Verschuß nicht so weitgehend, daß jede Kommunikationsmöglichkeit mit dem umgebenden, wasserentziehenden Mittel absolut unterbrochen ist. Das wird zur Folge haben, daß dieses unter allmählicher Verdünnung mit in die Inter-cellularen hineingelangt, dabei aber infolge eben dieser Verdünnung nicht mehr fähig ist, wie schon früher ausgeführt worden war, eine intensive Kohäsionswirkung hervorzurufen. — Es ist übrigens erklärlich, daß mit oder ohne Mitwirkung der Spaltöffnungen nach tagelangem Liegen das ganze Innere des Blattes durch die wasserentziehenden Mittel ersetzt ist. In Bezug auf die Kohäsionswirkung ist jedoch absolut nichts verändert worden, wie es dem passiven Verhalten des Blattes auch entspricht.

Andererseits sind die Spaltöffnungen wichtig für die Erklärung des Verhaltens wasserdurchtränkter, abgetöteter Blätter bei dem Eintrocknen an Luft. Hier findet, wie erwähnt, eine Einrollung statt. Dies ist so zu verstehen, daß bei allmählichem Wasserverlust das Wasser der Inter-cellulargänge zuerst aufgebracht wird, indem an seine Stelle Luft durch die Spaltöffnungen eintritt. Erst wenn dieses vollkommen durch letztere ersetzt ist, findet bei weiterem Austrocknen eine Einrollung statt. Hier liegen also in letzter Linie die Verhältnisse so, als ob von Anfang an die Inter-cellularen mit Luft gefüllt gewesen wären.

Meine ganzen vorstehenden Ausführungen knüpfen an das Beispiel von *Asplenium trichomanes* an. In analoger Weise wie dieser Farn verhielten sich auch *Polypodium vulgare* und *Aspidium marginale*, bei denen lebendes und abgetötetes Material verglichen werden konnte.

Ferner wäre anzuführen das Verhalten solchen Materials, das längere oder kürzere Zeit trocken aufbewahrt und demzufolge mehr oder weniger abgestorben war, wie z. B. *Ceterach officinarum*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium ruta muraria*. — Das Material von *Ceterach* war älteres Herbariummaterial, also ganz sicher tot, das übrige nur einige Monate bis  $\frac{1}{2}$  Jahr alt; von *Asplenium trichomanes* wissen wir,<sup>1)</sup> daß es ca.  $\frac{1}{2}$  Jahr lebensfähig ist. —

Bisher war in den Versuchen die Bedeutung des Luftgehaltes der Inter-cellularen für das Zustandekommen der Einrollbewegungen

<sup>1)</sup> Wittrock, V., Biologiska ormbunkstudier. p. 19.

toter Blätter erkannt worden. Es erweist sich nunmehr als notwendig, zum Beweise des Gesagten weitere Versuche mit wasserentziehenden Mitteln auszuführen, bei denen das Blatt zwar abgetötet, aber die Intercellularen lufthaltig sind. Bei Anstellung der Versuche bieten sich übrigens eine ganze Reihe von Schwierigkeiten, da das gewöhnliche Abtötungsverfahren mit heißer Luft, Wasserdampf und giftigen Lösungen meist Eindringen von Wasser oder Zellsaft in die Intercellularen mit sich bringt. Je nachdem ich totes oder lebendes Material vor mir hatte, erwiesen sich zwei Methoden als besonders leicht gangbar. Bei lebenden Blättern wurde die Abtötung durch ein sehr stark wirkendes Gift, nämlich Ammoniakdämpfe bewirkt.

Zur Ausführung des Versuches wurden Fiedern von *Polypodium vulgare* und *Aspidium marginale* in ein hohes Standglas, auf dessen Boden sich etwas konzentrierte Ammoniakflüssigkeit befand, hineingehängt und luftdicht verschlossen. Durch das giftige Gas wurde das Protoplasma sehr schnell getötet unter gleichzeitiger Zerstörung des Chlorophylls; nach dieser Behandlung hatten die anfänglich grünen Fiedern eine braune Farbe angenommen. Die Wirkung selbst war schon in  $\frac{1}{4}$  Stunde erreicht; doch habe ich in einzelnen Fällen, um ganz sicher zu gehen, die Blätter  $\frac{3}{4}$  Stunden lang dem Gase ausgesetzt. Wurden nunmehr die Blätter möglichst schnell, um einen Wasserverlust durch Verdunsten zu verhüten, in die wasserentziehenden Mittel gebracht, so trat eine typische Einrollung ein. Die Intercellularen erwiesen sich als durchaus offen und waren mit Luft gefüllt geblieben, was man an der Farbe im durchscheinenden Lichte leicht erkennen konnte; beim Eintauchen der lufthaltigen Fiedern in die wasserentziehenden Mittel hatte sich somit eine Kohäsionswirkung wohl entwickeln können.

Ein Parallelversuch wurde außerdem mit mehreren Zentimeter langen Teilstücken von *Elymus arenarius* angestellt. In Anbetracht der größeren Dicke der Blätter blieben sie stets  $\frac{3}{4}$  Stunden in Ammoniakgas. Sowohl in Glyzerin als auch in Kochsalzlösung trat die erwartete Einrollung sehr gut ein. — Am nächsten Tage hatten die Fiedern wieder ihre normale, ausgebreitete Form angenommen.

Die zweite Methode bezweckte, eingerollte tote Fiedern in einen dem lebenden Blatte ähnlichen Zustand überzuführen, d. h. das Blatt unter Ausschluß der Intercellularen mit Wasser zu durchtränken. Auch hier waren die auftretenden Schwierigkeiten je nach dem Pflanzenmaterial zum Teil sehr erhebliche; für gewisse Fälle erwies sich daher diese Methode als nicht geeignet. Selbst bei Fiedern, die in gewöhnlicher Weise in kaltem Wasser aufgeweicht worden waren, hatten sich die Intercellularen meist mit Wasser gefüllt. Deswegen mußte zum Aufquellen ein besonderer Weg eingeschlagen werden, den ich kurz beschreiben will.

Eine eingerollte Fieder von *Ceterach officinarum* legte ich mit der spaltöffnungslosen Oberseite auf feuchtes Fließpapier. Das Wasser drang nunmehr langsam durch die Membranen in die einzelnen Zellen ein, in denen es sich kapillar ausbreitete. So lange das Fließpapier nicht zu feucht war, blieben dabei die Inter-

cellularen von dem Wasser verschont. Es ging dann die Einrollung mehr und mehr zurück unter gleichzeitiger Volumenzunahme der Fieder. — Nebenbei bemerkt, kam mir hierbei der ganze biologische Sinn der Einrollungsvorrichtung dadurch zu statten, daß die konvexe Außenseite natürlich stets spaltöffnungsfrei war.

Für zartere Fiedern, z. B. *Asplenium trichomanes* wandte ich noch eine andere Art des Aufweichens an, indem ich sie mit der konvexen spaltöffnungslosen Seite auf eine freie Wasseroberfläche legte. Dabei erwies es sich als sehr wichtig, daß eine Benetzung der nach oben gekehrten Seite nicht eintreten durfte, und es sich außerdem verbot, die Fiedern länger auf dem Wasser liegen zu lassen, als zum Flachwerden noch eben notwendig war. In gleicher Weise gilt dies auch für das oben erwähnte feuchte Fließpapier.

Derartig behandelte Fiedern wurden auf die übliche Weise der Wirkung wasserentziehender Mittel ausgesetzt. Bei dem dickblättrigen *Ceterach* war die Wirkung ausgezeichnet: die Einrollung trat in prompter Weise ein. Bei *Asplenium trichomanes* und dem auf gleiche Weise behandelten *Asplenium ruta muraria* war die Wirkung nicht so auffällig, doch immerhin deutlich. — Übrigens wandte ich bei dieser Versuchsgruppe ausschließlich Glyzerin an.

Der Nachweis für die Bedeutung der Interzellularräume wurde noch durch eine dritte Methode erbracht; bei dieser wurden die lebenden Fiedern resp. Blattstücke in Benzin oder Xylol gelegt, in dem sie 10 Minuten bis zu mehreren Stunden verblieben. In dieser Zeit waren sie sicher abgetötet, was schon an dem Mangel an grüner Farbe — sie erschienen nur gelb — erkennbar war. Eine wesentliche Änderung ihrer Flächenausbreitung war in diesem Zustande nicht eingetreten. Wurden sie nunmehr in die wasserentziehenden Mittel gelegt, so trat wieder ein Einrollen bzw. Zusammenklappen der Fiedern auf, im selben Sinne wie beim intakten Blatte. Bei längerem Verweilen in der Lösung erfolgte ein allmähliches Zurückgehen bis zur völligen Entfaltung. Als Material dienten sowohl *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare*, *Aspidium marginale* als auch die Graminee *Elymus arenarius*.

Der beschriebene Erfolg könnte auf den ersten Blick unerwartet scheinen; denn äußerlich betrachtet, liegen die Verhältnisse genau so wie in dem Fall, wo das Blatt abgetötet und die Interzellularen mit Wasser injiziert waren; denn es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß Xylol als auch Benzin völlig in sie hineingedrungen waren. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber insofern, als die Flüssigkeit, die die Interzellularen füllt, nicht mit Wasser mischbar ist; die Interzellularräume enthalten somit ein Medium, das bei den ganzen Diffusionsvorgängen sich passiv verhält. Während bei früheren Versuchen durch die wasserentziehenden Mittel in gleicher Weise den Zellen als auch den Interzellularen Wasser entzogen wurde, war es in diesem Falle nur bei den Zellen selbst möglich. Hier mußte also genau dieselbe Art der Kohäsionswirkung zustande kommen, als ob Flüssigkeit in den Zellen allein und Luft in den Interzellularen vorhanden gewesen wäre.

## 2. Versuche mit Schnitten von Farnfiedern.

Es war naheliegend, daß im Anschluß an die geschilderten Versuche mit größeren intakt gebliebenen Blattabschnitten oder einzelnen Fiedern weitere Versuche mit dünnen Quer- resp. Längsschnitten derselben angestellt wurden, die es womöglich erlaubten, die einzelnen Phasen der Einrollung bzw. der Veränderung der Zellformen unter dem Mikroskop zu beobachten. Leider traten hierbei infolge der Schnittflächen so weitgehende Veränderungen auf, daß die Versuche nicht immer so klar und eindeutig ausfielen, wie die Experimente mit ganzen Blättern. Doch verlohnt es sich trotzdem, auf die Untersuchungen einzugehen.

Ich beginne auch hier wieder mit der Darstellung des Verhaltens der

### a) Schnitte durch lebende Farnfiedern.

Solche Schnitte vermögen sich in wasserentziehenden Mitteln einzurollen, und es lassen sich dabei im Prinzip die Veränderungen der Zellenform, wie sie durch den Kohäsionsmechanismus hervorgerufen werden, deutlich nachweisen. Versuche dieser Art machte ich mit *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare*, *Aspidium marginale* und dem Grase *Elymus arenarius*. Ähnlich wie bei den Steinbrinckschen Versuchen hängt auch hier die Stärke der Reaktion von der Dicke der Schnitte ab; je dünner man die Schnitte macht, um so weniger kräftig wird die Einrollung. Diese Tatsache wird eben dadurch verständlich, daß in diesen Schnitten nur eine geringe Zahl intakter Zellen vorhanden ist, in denen sich eine Kohäsionswirkung geltend machen kann.

Die angestellten Versuche wurden mit Glyzerin und Kochsalz ausgeführt; doch erwies sich ersteres im allgemeinen als wirksamer.

Benutzte ich zu den Versuchen

### b) Schnitte von toten Blättern,

so fielen die Resultate verschieden aus und zwar je nach der Vorbehandlung des Materials. Wurde dieses im aufgekochten Zustande verwandt, so trat an daraus hergestellten Schnitten keine Krümmung ein, wie ich dies an *Asplenium trichomanes*, als auch an *Polypodium vulgare*, *Aspidium marginale* und *Ceterach officinarum* feststellen konnte. Wurde jedoch totes Material, wie auf Seite 494 beschrieben, in der Weise zum Aufquellen gebracht, daß Wasser in die Interzellularen nicht eindringen konnte, oder lebendes durch Ammoniak getötet und von ihm Schnitte hergestellt, so kam teilweise eine sehr gute Krümmung zustande. Die besten Ergebnisse lieferten hierbei *Ceterach officinarum* und *Polypodium vulgare*; eine schwächere Wirkung zeigte sich bei *Asplenium trichomanes*.

Für die Erklärung des scheinbar zweideutigen Verhaltens des toten Materials ist folgendes zu beachten.

Offenbar spielt der Luftgehalt der Interzellularen, der sich natürlich noch längere Zeit in den Schnitten erhält, bei diesen

Vorgängen eine wichtige Rolle, da hierdurch die Wirkung der wasserentziehenden Mittel in Bahnen gelenkt wird, wie sie sonst bei natürlichen Verhältnissen am ganzen Blatt vorliegen, d. h. in der Richtung von der oberen und unteren Epidermis her. Ist dagegen Wasser in den Intercellularen vorhanden, so findet eine Mischung mit dem wasserentziehenden Mittel statt, so daß dieses stärker verdünnt wird und eine Kohäsionswirkung nicht mehr hervorrufen kann. Hinzu kommt, daß in diesem Falle das wasserentziehende Mittel zu schnell durch die zarten Membranen der inneren Gewebe eindringt, sofern diese tot sind. Am lebenden Material ist für den positiven Erfolg die eventuelle Mitwirkung der Plasmolyse, wie wir schon früher darauf hinwiesen, in Betracht zu ziehen.

Zur definitiven Beantwortung unseres engeren Problems ist es nötig, noch auf die Frage einzugehen, inwieweit etwaige Membranschumpfung bei den beobachteten Bewegungen als Ursache hat in Betracht kommen können, eine Frage, die wir schon früher im negativen Sinne beantwortet hatten. Zu diesem Zwecke müssen wir zunächst untersuchen, inwieweit eine Quellung von Cellulosemembranen durch die von uns angewandten wasserentziehenden Mittel hervorgerufen oder unterdrückt zu werden vermag. Es ist eine bekannte Tatsache, daß z. B. in Alkohol Cellulose keine Quellung erfährt. Auch wissen wir nach Reinke<sup>1)</sup>, daß Stärkekörner in konzentriertem Glyzerin nicht aufquellen. Um nun eine Vorstellung von der Wirkung des von mir zu den Experimenten benutzten Glyzerins zu erhalten, habe ich einige Versuche mit den Klappen der Fruchtkapsel von *Mesembryanthemum* ausgeführt, die sich durch auffällige hygroskopische Bewegungen auszeichnen. Legt man die ganze Kapsel oder, um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeit zu erzielen, Schnittpräparate von ihnen in Wasser, so führen die Klappen Bewegungen aus, die einer Drehung um einen Winkel von ca. 270° entsprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach würde dieser Winkel noch erheblich größer werden, wenn nicht der untere Teil der Kapsel einer weiteren Drehung der Klappen ein Hindernis entgegensetzen würde. Werden nun derartige Schnitte in das von uns angewandte Glyzerin gelegt, so kehren die Klappen wieder in die Trockenstellung zurück. Von vornherein trockene Schnittpräparate führen selbst nach tagelangem Liegen überhaupt keine Bewegungen darin aus.

Wenn auch die Möglichkeit, ja die Wahrscheinlichkeit besteht, daß das pflanzliche Material sich nicht immer gleich verhalten wird, so werden wir ohne Bedenken annehmen dürfen, daß in Glyzerin keine oder nur in untergeordnetem Maße Quellung eintritt.

Nicht ganz so extrem wie Glyzerin verhalten sich die Lösungen von Salzen selbst im konzentrierten Zustande. So wissen wir nach Reinke<sup>2)</sup>, daß in konzentrierter Glaubersalzlösung Quellung unter

<sup>1)</sup> Reinke, J., Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen. (Botan. Abhandl. von Hanstein. Bd. IV. Heft 1. p. 89.)

<sup>2)</sup> l. c. p. 93.

Ausscheidung von Kristallen stattfindet in ähnlicher Weise, wie es schon früher für tierische Membranen bekannt war. Hiermit stimmten wieder die Versuche mit der von mir angewandten konzentrierten Kochsalzlösung insofern überein, als beispielsweise ganz trockene Schnitte in ihr tatsächlich aufquollen, wenn auch nur im begrenzten Maße. Die Klappen beschrieben bei der Bewegung einen Winkel von ca. 90—120°. Aufgequollene Schnitte kehrten in diese Mittellage zurück.

Für unsere Versuche werden wir daher mit der Tatsache rechnen müssen, daß in konzentrierter Kochsalzlösung eine geringe, in Glyzerin gar keine Quellung möglich ist.

Wie stehen nun unsere Experimente mit den Farnblättern diesen eben geschilderten Versuchen gegenüber? Wir haben gesehen, daß, gleichviel, ob das Material tot oder lebendig war, wir immer bei den Blättern in beiden Lösungen eine Ruhelage zum Schlusse erhielten, die einer vollen Flächenentfaltung der Blätter entsprach; zu diesem Zeitpunkte waren die Membranen völlig von den wasserentziehenden Medien durchtränkt; käme nun irgendwie Schrumpfung als Einrollungsursache in Betracht, so hätten notwendigerweise die Blätter in Glyzerin eine völlig eingerollte, in Kochsalzlösung eine halb eingerollte Ruhelage einnehmen müssen. Da dies nicht geschah, konnte als Ursache also Schrumpfung nicht in Betracht kommen.

Wollten wir aber selbst die Annahme machen, daß ausnahmsweise die Membranen in den von uns angewandten Medien in gleicher Weise wie in Wasser quellen, so wäre nicht verständlich, warum bei mehreren Versuchen zeitweilig eine vorübergehende Einrollung zustande kam.

Wir sehen also, daß in keiner Weise die von uns beobachteten Bewegungen durch Schrumpfungsvorgänge erklärt werden können.

### III. Anatomisch-morphologischer Teil.

In dem bisherigen Verlauf der Untersuchungen haben wir die Tatsache feststellen können, daß bei unseren Farnen als Einrollungsursache die Kohäsionsmechanismen in Betracht kommen. Den Begriff der Einrollung hatten wir bisher nur allgemein gefaßt und darunter die auftretenden Bewegungserscheinungen an den Blättern schlechthin verstanden. Es wäre wünschenswert, sich noch des Näheren darüber klar zu werden, warum die Einrollung in einer für jede Art charakteristischen Weise erfolgte, z. B. bei *Ceterach officinarum* die Oberseite zur konkaven und nicht wie bei *Asplenium trichomanes* zur konvexen Seite wurde. Eine Beantwortung dieser Frage bietet allerdings außerordentlich erhebliche Schwierigkeiten, da wir über die genaueren mechanisch-physikalischen Vorgänge im Innern der Blätter noch wenig wissen. Es kann sich daher in unserem Falle nur um einen Versuch handeln, in

einigen wenigen Beispielen das prinzipiell Wichtigste bei den Einrollungsvorgängen festzustellen.

Um die Aufgabe lösen zu können, wird es sich im folgenden darum handeln, eine anatomische Untersuchung der sich krümmenden Blätter vorzunehmen. Wir werden zusehen, ob besondere Eigentümlichkeiten im Blattinnern in Beziehung zur Einrollung gebracht werden können. —

In Bezug auf Morphologie und Biologie sich einrollender Farnblätter liegen schon zwei Arbeiten vor, auf die ich später Rücksicht nehmen werde.<sup>1)</sup>

In den Vordergrund meiner Darstellung werde ich *Ceterach officinarum* stellen, bei dem sich in Bezug auf die Einrollung ziemlich eindeutige Resultate erhalten lassen.

Zur genaueren Orientierung diene folgendes:

Der genannte Farn ist wie die übrigen von mir untersuchten Arten ein Angehöriger der Familie der Polypodiaceen. Er besitzt nach Ascherson<sup>2)</sup> fiederteilige Blätter, die 6—20 cm hoch werden. Die Spreite ist lederartig, im Gegensatz zu unseren gewöhnlich zarten Farnen relativ dick, oberseits kahl und auf der Unterseite sowie am Stiel mit dachziegelartig sich deckenden, am Blattrande wimperartig hervorragenden Spreuschuppen bekleidet. Fiederabschnitte finden sich jederseits neun bis zwölf. *Ceterach* ist ein typischer Xerophyt der Süd- und Westalpen, jedoch namentlich des Mediterrangebiets, und liebt trockene sonnige Felsen und alte Mauern.

Wie Borzi näher ausführt, zeigt sich bei *Ceterach* ausgezeichnet das Phänomen des Xerotropismus. Hierunter versteht der Autor die Erscheinung, daß lebende Pflanzen bei Wassermangel ihre Lage und Form zu ändern vermögen. Bei diesem Vorgange kann die Lebenstätigkeit der Pflanze vollkommen aufhören und diese in den Zustand des latenten Lebens übergehen. Bei Wasseraufnahme verschwindet jedoch die Starrerscheinung, und die Pflanze nimmt ihre alte Lebenstätigkeit wieder auf.

*Ceterach*-Fiedern rollen sich, wie schon früher erwähnt wurde, so ein, daß die Oberseite sich konkav krümmt, während die mit den charakteristischen braunen Schuppen besetzte Unterseite konvexe Form annimmt. Das Aufrollen bei Hinzusetzen von Wasser erfolgt unter starker Volumenzunahme sowohl in der Fläche als auch am Querschnitt; die letzte Erscheinung ist besonders an mikroskopischen Schnittpräparaten sehr deutlich.

Wir wenden uns nunmehr der anatomischen Untersuchung eines Blattes zu; es erweist sich entsprechend seiner Dicke unter dem Mikroskope aus einer großen Anzahl von Zellen zusammengesetzt.

<sup>1)</sup> Borzi, A., Xerotropismo nelle felci. (Nuovo Giornale Bot. Ital. Vol. XX. 1888. No. 4.) — Wittrock, V., Biologiska ormbunkstudier. (Acta Horti Bergiani. Band I. No. 8. Stockholm 1891.)

<sup>2)</sup> Ascherson und Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Band 1. p. 53.

Fassen wir zunächst das Assimilationsgewebe ins Auge, so sehen wir auf dem Querschnitte typisch ausgeprägte Palisadenzellen, die in ein bis zwei Lagen angeordnet sind. Die einzelnen Zellen sind ziemlich langgestreckt und ungefähr viermal so lang wie breit. Im Flächenschnitte erscheinen sie von vier- bis sechseckiger kreisartig abgerundeter Gestalt. Infolge der reichlich vorhandenen Intercellularen, die die Zwickel in Gestalt von drei- bis viereckigen Sternen ausfüllen, berühren sich die Zellen nur in schmalen Streifen. Die betreffenden gemeinsamen Zellwandpartien sind in eigenartiger Weise nach beiden Seiten hin leistenartig verdickt und reichlich mit Tüpfeln durchsetzt. Da die Verdickung in der Mitte am stärksten ist, erscheinen die Leisten auf dem Querschnitte in der Form einer bikonvexen Linse. Hierdurch macht das ganze Gewebe den Eindruck eines Systems von Kreisen, die sich alle mit ihren Konturen ein wenig schneiden.

Mit dieser eigenartigen Zellwandform, die auf dem Längsschnitt verhältnismäßig schwach hervortritt, haben wir es mit einer Erscheinung zu tun, die im Pflanzenreiche nur selten vorkommt. Haberlandt<sup>1)</sup> gibt solche leistenförmigen Verdickungen für die Palisadenzellen der Cycas-Blätter an, die offenbar den Zweck haben, das ganze Gewebe gegen radialen Druck zu schützen.

Das Schwammparenchym der Unterseite bei *Ceterach* besteht aus mehreren Lagen dünnwandiger Zellen; sie zeigen die bekannten sternförmigen Ausstülpungen und sind parallel zur Blattfläche abgeflacht. Die Epidermis der Ober- und Unterseite wird von ziemlich großen, farblosen Zellen gebildet, deren Außen- und Innenwände vorgewölbt sind. Die Wände der Epidermis der Unterseite sind zartwandig wie das übrige Gewebe, nur die Epidermiszellen der Oberseite sind dickwandig, namentlich auf den Radial- und Außenwandungen; auch sind sie höher als die Epidermiszellen der Unterseite.

Vergleichen wir hiermit einen Querschnitt durch ein völlig trockenes Blatt — zur Vermeidung von Zerrungen durch das Messer wurde das Material in Paraffin gebettet und nach Entfernung desselben durch Xylol in venetianischem Terpentin untersucht — so fällt uns überall die Wirkung der Kohäsion auf. Im Schwammparenchym ist die Zerknitterung so stark, daß man die einzelnen Zellen kaum noch unterscheiden kann. Wichtig ist es dagegen, daß die Palisadenzellen ihre Längsstreckung bewahrt und sich hauptsächlich in der Querrichtung kontrahiert haben, so daß die Längswände häufig nahe nebeneinander herlaufen. Stellenweise sind die Palisaden durch weite Hohlräume unterbrochen, die wohl infolge der Kontraktion durch Vergrößerung eines an und für sich schon größeren Intercellularraums entstanden sind. Bei der Epidermis der Oberseite macht sich entsprechend der Lage auf der Konkavseite des Blattes eine starke Zerknitterung der Außen- und Innenwände bemerkbar; auf der Epidermis der konvexen Unter-

<sup>1)</sup> Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanatomie*. 1904. p. 236.

seite dagegen sind diese genannten Wände flach, und die Zellen selbst hauptsächlich senkrecht zur Fläche zusammengedrückt.

Wir sehen also an diesem Schnitte die Hauptforderungen unserer Theorie bestätigt, derart, daß Kohäsionsmechanismen nicht nur schlechthin, sondern in gewisser antagonistischer Weise gewirkt haben. Ein Vergleich mit dem lebenden Schnitt zeigt uns, daß hier, genau wie wir es als theoretische Forderung schon früher aufgestellt haben, in den Palisadenzellen und dem Schwammparenchym zwei Gewebe vorliegen, deren Streckung der Zellelemente sowie die Hauptschrumpfelungsrichtung senkrecht aufeinander stehen. Letztere liegt bei den Palisadenzellen parallel, dagegen beim Schwammparenchym senkrecht zur Oberfläche des Blattes. Bei den Palisaden wird die Schrumpfung in der angegebenen Richtung noch unterstützt durch die Leisten, die als Versteifung dienen und anders geartete Kontraktionsbestrebungen als senkrecht zu ihrer Achse verhindern. Wir können sie somit als besondere Anpassung für die Einrollungsbewegungen betrachten.

Die angegebene Erklärung findet direkt noch einen Beweis durch eine Reihe von Versuchen, die eine andere Frage gleichzeitig beantworten sollen.

Es fragt sich nämlich, ob Palisaden und Schwammparenchym die einzigen wirkenden Antagonisten sind, oder ob noch andere Gewebelemente ein entsprechendes Verhalten aufweisen. Um dies zu entscheiden, wurden die Blätter durch Flächenschnitte derart zerlegt, daß verschiedenartige Gewebelemente allein oder mit anderen kombiniert waren, beispielsweise, daß die Epidermis der Oberseite allein oder auch im Zusammenhange mit dem Palisadengewebe blieb. Wann und nach welcher Richtung trat nun beim Eintrocknen eine Einrollung ein? Es erwies sich dabei als nicht praktisch, die Versuche selbst mit diesen Flächenschnitten vorzunehmen, da dann eine Kontrolle über die vorhandenen Gewebelemente nicht genügend ausgeübt werden konnte. Dies war aber möglich, wenn von ihnen wieder Querschnitte angefertigt wurden, deren Einrollung unter dem Mikroskope direkt verfolgt werden konnte.

Ich fasse zunächst den Fall ins Auge, wo die Epidermis der Oberseite und intakte Palisadenzellen kombiniert vorhanden sind. Derartige Schnitte zeigen eine typische Krümmung, die jedoch der des ganzen Blattes direkt entgegengesetzt ist, d. h. die konvexe Seite wird von der Epidermis gebildet. Die Ursache liegt hier in einem Antagonismus zwischen Epidermis- und Palisadenzellen. Letztere kontrahieren sich, wie schon früher erwähnt wurde, parallel zur Blattoberfläche, während erstere, die doch parallel zur Oberfläche abgeflacht sind, senkrecht dazu schrumpfen. Die Epidermis vertritt hier gewissermaßen die Schwammparenchymzellen, so daß infolgedessen, in Übereinstimmung mit der Theorie, eine Krümmung im entgegengesetzten Sinne eintreten mußte.

Waren bei einem zweiten Versuche die oberen Epidermiszellen mit angeschnittenen Palisadenzellen kombiniert, so erfolgte auch eine Einrollung in der gleichen Richtung, wie oben angegeben

wurde. Abgesehen von der später zu besprechenden Wirkung der intakten Epidermiszellen allein, ist dies so zu verstehen, daß in den Resten der Palisadenzellen infolge von Kapillarwirkung, Adhäsion und Kohäsion eine gewisse Kontraktion parallel zur Fläche zustande kommt, etwa wie die Haare eines nassen Pinsels beim Verdunsten des Wassers sich dicht aneinander legen. Selbstverständlich kann es sich in unserem Falle nur um minimale Kraftäußerungen handeln, die aber ausreichen, die in diesem Falle sehr zarten Schnitte zu krümmen.

Bei einem dritten Versuche waren allein die intakten Zellen der Oberseitenepidermis oder nur ihre Außenwände übrig; auch hier kam es zu einer Krümmung, die der normalen entgegengesetzt war. Bei den Epidermisaußenwänden haben wir es zweifellos nur mit Quellungserscheinungen zu tun, indem ein Antagonismus zwischen der Cuticula und den übrigen Schichten in ähnlicher Weise besteht, wie es allgemein an Epidermisaußenwänden zu beobachten ist. Bleibt die Epidermis intakt, so liegt ungefähr derselbe Fall vor wie beim Farnannulus, insofern als die Radialwandungen und die Außenwand stärker verdickt und fester gebaut sind als die dünneren Innenwandungen. Die Kohäsion muß dann eine Krümmung derart hervorrufen, daß die Seite, auf der die zarten Zellwände liegen, zur konkaven wird; dies ist in unserem Falle die Innenseite.

Ein letztes Experiment gab Aufschluß über das Verhalten der unteren Epidermis zusammen mit dem Schwammparenchym; hierbei stellte sich eine Krümmung im richtigen Sinne ein, d. h. die Epidermis wurde zur konvexen Seite. Während diese sich fast ausschließlich senkrecht zur Oberfläche, dagegen so gut wie gar nicht in der Fläche kontrahiert, ist es beim Schwammparenchym nicht der Fall. Der Hauptsache nach wird letzteres zwar auch senkrecht zur Oberfläche schrumpfen, doch kann es sich infolge seines lockeren Baues auch etwas in der Querrichtung zusammenziehen. Letzteres Moment führt zu einem Antagonismus zwischen Epidermis und Schwammparenchym im Sinne der angegebenen Bewegung.

Sämtliche Zellen der Ceterachfieder wirken somit im Sinne der normalen Krümmung mit Ausnahme der oberen Epidermis, die bis zu einem gewissen Grade die Einrollung hemmt. Jedoch spielt sie gegenüber dem stark ausgeprägten Antagonismus zwischen Schwammparenchym und Palisadenzellen keine Rolle.

Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie im direkten Gegensatz zu einer Erklärung steht, die Borzi<sup>1)</sup> in der schon zitierten Arbeit bringt. Sie geht davon aus, daß die Epidermis der Oberseite sich kontrahieren soll, während er dem Schwammparenchym ein ziemlich ausgesprochenes Ausdehnungsvermögen zuschreibt. In diesem Sinne sagt Borzi: „La sezione inferiore del mesofillo fogliare, ricca com' è di meati intercellulari e di lacune aerifere, costituita da cellule a pareti lisce e sottili, possiede evidentemente un' attività espansiva assai pronunciata, e l'epidermide che vi cor-

<sup>1)</sup> l. c. p. 479.

risponde, formata da elementi esili ed estensibile, agevola cotesta azione.“

Irgend etwas über die näheren Untersuchungen dieses Vorganges, insbesondere des problematischen Ausdehnungsvermögens des Schwammparenchyms erfahren wir gar nicht.

Ein weiteres Eingehen auf diese Erklärung dürfte sich daher erübrigen.

Im Anschluß an *Ceterach* wurde noch die Anatomie der Blätter einiger anderer Farne untersucht, die eine typische Einrollbewegung zeigen und mit denen im experimentellen Teil gearbeitet worden war. Es sind dies *Polypodium vulgare*, *Asplenium ruta muraria* und *Asplenium trichomanes*. In diesen Farnblättern waren dickwandige Gewebselemente, die eine Einrollung in einer gewissen Richtung etwa wie bei *Elymus arenarius* begünstigt hätten, nicht vorhanden. Bei ihnen haben wir es also mit solchen Organen zu tun, deren Einrollung nur durch das verschiedene Schrumpfelungsbestreben zweier antagonistischer Seiten zustande kommen kann. Da namentlich bei den zarteren Blättern oft schon ganz geringe Schrumpfelungsunterschiede genügen dürften, um eine Einrollung zu bewirken, so ist es verständlich, daß die ihnen entsprechenden Strukturunterschiede der Gewebe nur sehr klein sind und daher häufig einer genaueren Analyse der in Betracht kommenden Faktoren gewisse Schwierigkeiten bereiten. Ich werde mich aus diesem Grunde zum Teil nur auf eine kurze Skizzierung des prinzipiell Wichtigsten beschränken.

Als erstes Beispiel möchte ich *Polypodium vulgare* wählen.

Die Blätter dieses Farns<sup>1)</sup> sind verhältnismäßig fest gebaut, steif, fast lederartig und besitzen eine tief-fiederspaltige Spreite. Die Fiederabschnitte sind in großer Zahl bis zu 28 jederseits vorhanden und von lineal-länglicher Gestalt. Bei uns im Norden findet sich *Polypodium* in Knicks, an Abhängen und Felsen allgemein; es behält auch im Winter seine grünen Blätter, verliert sie jedoch im wärmeren Mediterrangebiet.

Bei Wasserverlust rollen sich die Fiedern der Blätter derartig in der Längsrichtung ein, daß die Oberseite konkav wird. Wittrock<sup>2)</sup> hat in der schon zitierten Arbeit geschildert, daß auch bei eintretender Kälte die Fiedern sich in derselben Richtung einzurollen vermögen; doch ist in dieser „Kältestellung“ die Krümmung nicht so intensiv wie in der „Trockenstellung“.

Betrachten wir einen Querschnitt durch eine lebende Fieder senkrecht zum Mittelnerven unter dem Mikroskop, so vermischen wir ein typisch ausgeprägtes Palisadengewebe wie es bei *Ceterach* vorhanden ist. An seiner Stelle findet sich eine Lage Zellen, die ungefähr die Gestalt von etwas abgerundeten Quadraten bez. Rechtecken besitzen. Letztere erscheinen undeutlich palisadenartig senkrecht zur Blattfläche gestreckt. Auf einem Flächenbilde sieht man, daß ihre Gestalt durch starke Wellung der Radialwände außerordentlich unregelmäßig ist. Diese Wellung steht im Zusammen-

<sup>1)</sup> Nach Ascherson. l. c. p. 94.

<sup>2)</sup> l. c. p. 4.

hange mit den Intercellularen, die in der Form von viereckigen bis rundlichen Röhrchen ebenfalls in radialer Richtung das Gewebe durchsetzen und zwar derart, daß sie hauptsächlich der Mitte der Radialwände eingefügt sind und so nach beiden Seiten hin in Form von Membranfalten in die Zellumina sich hineinwölben. Das Schwammparenchym der Unterseite zeigt sternartige Zellformen, deren ziemlich langgestreckte Äste hauptsächlich parallel zur Oberfläche sich ausbreiten. Das Intercellularsystem ist sehr stark ausgebildet im Gegensatze zum zuerst genannten Gewebe, mit dem es durch Übergänge verbunden ist. Die Epidermis wird von Zellen gebildet, die sehr starke Außenwände besitzen. Besonders dick ist die obere Epidermis in allen ihren Teilen, bei der unteren dagegen nur die Außenwand. Besonders die Epidermiszellen, bis zu einem gewissen Grade auch die inneren Zellen des Blattgewebes, zeigen eine Streckung in der Längsrichtung der Nerven. Während die obere Epidermis mit dem darunterliegenden Gewebe im festen Zusammenhange steht, hängt die Epidermis der Unterseite in eigenartiger Weise, wie es schon Wittrock<sup>1)</sup> beschrieben hat, meist nur am Blattrande und unter dem Mittelnerven mit dem Parenchym zusammen. Im übrigen ist sie bis auf kleine vereinzelte Anheftstellen völlig locker und leicht beweglich, wovon man sich schon äußerlich an einer Fieder leicht überzeugen kann.

Für die Erklärung der Einrollung kommen im wesentlichen drei Punkte in Betracht. Fassen wir zunächst einmal die Verteilung der Intercellularen ins Auge, so fällt uns auf, daß diese zwischen den palisadenartigen Zellen senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Wie schon früher erwähnt wurde, wird in diesem Falle eine Kontraktion senkrecht zu den Intercellularen, d. h. parallel zur Oberfläche begünstigt, um so mehr als die sie umschließenden Verbiegungen der Radialwände von vornherein schon präformierte Falten darstellen, die gegen seitlichen Druck einen viel geringeren Widerstand leisten als gegen Druck in senkrechter Richtung dazu. Die eben genannten Falten bringen es übrigens mit sich, daß die kleinsten Zellendurchmesser parallel zur Blattfläche orientiert sind, so daß auch dieser Umstand eine Kontraktion in der Querrichtung begünstigt.

Wir hatten gesehen, daß die Schwammparenchymzellen mit ihren sternförmigen Fortsätzen hauptsächlich parallel zur Fläche ausgebreitet sind. Wie schon früher beschrieben wurde, ist die Folge davon, daß die Hauptschrumpfelungsrichtung senkrecht, in geringerem Grade dagegen parallel zur Fläche erfolgen muß. In den Schrumpfelungsrichtungen von Palisadengewebe und Schwammparenchym besteht somit ein typischer Antagonismus, der im Sinne der Einrollungsrichtung wirken muß.

Als weiteren Faktor haben wir im Anschluß an das Gesagte noch das Verhältnis von Zellmasse zu Intercellularen zu berücksichtigen.

<sup>1)</sup> l. c. p. 4.

Rein theoretisch betrachtet, wird ein Gewebekomplex die stärkste Schrumpfung erfahren, je geringer die Intercellularen ausgebildet sind, d. h. in demselben Maße wie die schrumpfenden Zellmassen überwiegen. Wenden wir diese Überlegung auf unseren Fall an, so liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Ich verglich auf einem Flächenbilde die Größe der Intercellularräume mit der Masse der palisadenartigen Zellen; das Verhältnis belief sich auf ungefähr 1 : 3. Beim Schwammparenchym stellte sich unter gleichen Voraussetzungen das Verhältnis 1 : 1 heraus. Unter diesen Umständen mußte auch in demselben Maße die Schrumpfung innerhalb der Fläche in den palisadenartigen Zellen erheblich stärker als im Schwammparenchym ausfallen. Die Verhältnisse auf dem Querschnitt näher zu verfolgen, ist unnötig, da ja eine Schrumpfung senkrecht zur Fläche direkt für die Einrollung nicht in Betracht kommt.

Außer den beiden bisher genannten Faktoren spielt noch ein drittes Moment bei der Einkrümmung eine Rolle: die Epidermis der Unterseite, die, wie schon eingangs erwähnt wurde, nur ganz locker der Unterseite aufliegt. Bei eintretendem Wassermangel wird sie sehr schnell völlig austrocknen, da ein Wasserersatz vom inneren Gewebe her infolge der geringen Zahl von Verwachungsstellen mit ihm so gut wie garnicht stattfinden kann. In diesem Zustande bildet sie für das Wasser, das aus dem Schwammparenchym verdampfen will, einen undurchlässigen Schirm; ein Wasserverlust auf der Unterseite ist somit außerordentlich gehemmt, und es kann die Transpiration daher nur noch auf der Oberseite durch die Epidermis erfolgen. Folglich müssen dann die oberen Gewebepartien im Blatte eher ihr Wasser hergeben als das Schwammparenchym, sie somit auch schon früher als letzteres zu schrumpfen beginnen. Für unseren Spezialfall kann dieser Vorgang jedoch nur eine Rolle spielen, wenn es nicht zum völligen Austrocknen des Blattes kommt, was ja übrigens in der Natur vorwiegend geschehen dürfte. Es vollziehen sich hierbei dieselben Vorgänge, wie wenn wir eine frische Pflanzenwurzel auf einer feuchten Unterlage, z. B. Papier, dem Eintrocknen überlassen und die bekannte Beobachtung machen, daß sie sich aufwärts krümmt. Die Erklärung ist darin zu erblicken, daß die obere Seite durch Transpiration mehr Wasser verliert und somit auch eher schrumpft, als die auf dem feuchten Papier liegende Unterseite.

Nachträglich sei noch bemerkt, daß die Epidermis der Unterseite auch zu schrumpfen vermag; da jedoch die flachen Zellen senkrecht zur Längenausdehnung sich zusammenziehen, kann es zu einer bemerkenswerten Kontraktion innerhalb der Fläche nicht kommen.

Ähnlich läßt auch Wittrock<sup>1)</sup> bei seiner Erklärung für das Zustandekommen der „Kältestellung“ bei den Polypodium-Fiedern die untere Epidermis nur passiv an der Einrollung teilnehmen. Diese soll dagegen der Hauptsache nach durch Kontraktion der

<sup>1)</sup> l. c. p. 4.

oberen Epidermis bewirkt werden. Genau wie in Borzis Abhandlung ist dies eine problematische Erklärung, die einer Begründung entbehrt.

Inwieweit die obere Epidermis bei den Kohäsionsbewegungen beteiligt ist, habe ich nicht näher untersucht.

Die Art der Schrumpfung, wie man sie an einem Querschnitt durch ein trockenes, eingerolltes Blatt unter dem Mikroskop erkennt, entspricht ganz den vorstehenden Ausführungen.

In den folgenden Zeilen möchte ich noch in aller Kürze die zwei Farne *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* besprechen, bei denen beim Einrollen das Verhalten der Epidermis besonders in den Vordergrund tritt. Dieses Gewebe ist außerdem noch dadurch bemerkenswert, daß es wegen der Anwesenheit von Chlorophyll im Dienste der Assimilation tätig ist.

Ich beginne mit der Beschreibung des ersten Farns. Schon früher wurde geschildert, daß sich die gegenständig an einem Mittelstreif angeordneten, außerordentlich zarten und dünnen Fiedern derart einrollen, daß ihre Unterseite konkav gekrümmt wird und gleichzeitig die Fiedern an die Spindel klappen.

Unter dem Mikroskop betrachtet, erweisen sich die Gewebe ebenfalls als sehr zart, da sie meistens nur aus wenigen Zellagen bestehen, die der Zahl nach bis auf vier inkl. der beiden Epidermen herabsinken können. Ein Gegensatz zwischen Schwammparenchym und Palisadenzellen ist nicht ausgebildet; durch zahlreiche Inter-cellularen, die zwischen den unregelmäßig gestalteten Zellen liegen, wird das ganze Gewebe zu einem höchst lockeren. Die Epidermis der Unterseite besitzt in allen ihren Teilen zarte Wände; wie man auf einem Flächenbilde erkennt, sind die Radialwände äußerst stark verbogen, während bei den entsprechenden Wandungen der Oberseitenepidermis diese Faltung wesentlich geringer ist. Letztere zeigen sich auf dem Querschnittsbild im gewissen Grade palisadenartig ausgebildet, da sie auf ihrer Innenseite trichterförmige Ausstülpungen aufweisen, von denen unter Umständen zwei zu einer Zelle gehören können. An den Radialwänden schieben sich daher die Inter-cellularen zuweilen sogar fast bis zur Epidermisaußenwand vor; diese zeichnet sich durch ihre große Dicke vor den Wänden aller übrigen Zellen auffällig aus.

Da die inneren Gewebe ziemlich gleich gebaut sind, wird in ihnen ein Antagonismus in Bezug auf Schrumpfung, in dem Sinne, wie wir ihn früher besprochen haben, kaum zustande kommen. Dagegen muß angenommen werden, daß die obere Epidermis infolge der Festigkeit der dicken Außenwand bei der Eintrocknung eine Kontraktion in der Fläche nur in geringem Grade erfährt und hierdurch zu sämtlichen übrigen Geweben, die sich durch Schrumpfen verkürzen, in Antagonismus tritt. Diese Tatsache wird bestätigt durch den Befund eines von einer eingerollten Fieder hergestellten Querschnittes. Die Außenwände der oberen Epidermiszellen sind fast vollständig flach, während die Radial- und Innenwandungen sehr stark verbogen sind. Noch mehr gilt dies für die übrigen

Gewebe und besonders für die untere Epidermis, der Außen- und Innenwände harmonikaartig gefaltet sind.

Dasselbe Prinzip, das bei *Asplenium trichomanes* die Einrollung bewirkt, dürfte auch bei *Asplenium ruta muraria* zur Geltung kommen. Die Blätter krümmen sich so, daß die Epidermis der Unterseite die konkave Seite einnimmt. Auch hier finden wir eine obere Epidermis mit besonders dicken Außenwänden, während die Wände sämtlichen übrigen Gewebes zart sind. Die Radialwände der unteren Epidermis sind wieder stark gewellt, während bei der oberen so gut wie gar keine Wellungen vorkommen. Im Innern des Blattes besteht eine Differenzierung der Gewebe, die auf den ersten Blick nach unseren früheren Erfahrungen eine Einrollung in entgegengesetzter Richtung als in der angegebenen erwarten läßt; denn es finden sich typische Palisaden- und Schwammparenchymzellen, von denen die ersteren ungefähr zwei Drittel des ganzen Blattquerschnittes einnehmen.

Eine nähere Betrachtung lehrt uns jedoch Folgendes. Die Palisadenzellen, die in zwei Reihen vorkommen, erscheinen sowohl auf dem Querschnitte als auf dem Flächenbilde außerordentlich locker und unregelmäßig. Namentlich auf dem letzteren sieht man, daß die Zellen sich zwar häufiger berühren, trotzdem aber isoliert sind und seltener einzelne Verwachungsstellen aufweisen. Das Schwammparenchym zeigt den charakteristischen Bau mit ziemlich reichlich vorhandenen Interzellularen.

Kommt es jetzt zum Eintrocknen bzw. Schrumpfen, so wird sich zwar jede einzelne der Palisadenzellen senkrecht zu ihrer Längsrichtung, d. h. parallel zur Fläche kontrahieren. Dies geschieht aber so selbständig für sich wegen der zwischen ihnen liegenden Interzellularräume, daß eine Verkürzung des ganzen Palisadengewebes jedenfalls nicht mehr innerhalb der Fläche erfolgt als bei dem Schwammparenchym. An einer derartigen Verkürzung nimmt aber die obere Epidermis überhaupt nicht Teil und infolgedessen muß es wieder zu einem Antagonismus zwischen ihr und dem übrigen Gewebe kommen wie bei *Asplenium trichomanes*. Dies wird bestätigt durch dieselben Bilder im trockenen Zustande, wie wir sie bei *Asplenium trichomanes* sahen.

Absichtlich habe ich mich bei den letzten Farnen sehr kurz gefaßt, und es sind manche Spezialfragen nicht näher verfolgt worden, z. B. warum die Fiedern von *Asplenium trichomanes* an die Spindel klappen und in gewissen Fällen eine Einrollungsrichtung bevorzugt wird, wie etwa bei *Asplenium ruta muraria* die Längsrichtung. Diese Frage zu lösen, muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben; mir kam es bei den Untersuchungen nur darauf an, das prinzipiell Wichtigste an den Einrollungsvorgängen festzustellen.

Nach Abschluß meiner Arbeit ist in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik eine Abhandlung von Hannig<sup>1)</sup>: „Über

<sup>1)</sup> Band 47. 1910. Heft 2. p. 186.

den Öffnungsmechanismus der Antheren“ erschienen. Der Autor wendet darin z. T. dasselbe Prinzip an, das wir unseren Ausführungen zugrunde gelegt haben, indem er durch wasserentziehende Mittel die Antheren zum Öffnen bringt.

Ein Eingehen auf die Arbeit war nicht mehr möglich.

---

### Zusammenfassung der Resultate.

1) Die Einrollung der von mir untersuchten Farnblätter von *Ceterach officinarum*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium ruta muraria* beruht auf Kohäsions- und nicht auf hygroskopischen Mechanismen.

2) Zum Nachweis der Kohäsionsmechanismen wurden in einer Reihe von Versuchen die von Steinbrinck angegebenen Methoden mit Erfolg angewandt.

3) Besonders günstige Erfolge wurden mit einer neuen Methode erzielt, die es erlaubte, nicht nur an Schnitten, sondern vor allem auch an intakten Farnblättern Beobachtungen anzustellen, und auf der Anwendung wasserentziehender Mittel beruhte.

4) Bei der Einrollungsbewegung darf die Wirkung des Turgors nicht völlig außer acht gelassen werden, da es ihm vorbehalten bleibt, am lebenden Blatte als letztes Entfaltungsstadium die völlige Ausbreitung in der Fläche zu bewirken. Dies gilt nicht nur für die oben genannten Farnblätter, sondern auch für *Elymus arenarius*, ein Gras, das ebenso wie die Ringe am Farnsporangium zur Kontrolle der unter 3. angegebenen Methode diente.

5) Die Einrollungsbewegung ließ sich ungezwungen in Beziehung zu dem anatomischen Bau des Blattes bringen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [BH\\_26\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wilhelm

Artikel/Article: [Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter. 476-508](#)