Über hygroskopische Krümmungsbewegungen bei Kompositen.

Von **Otto Kleiner** (Prag).

Mit Tafel IV.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. deutschen Universität Prag.
Nr. 91 der zweiten Folge.

Die Imbibitionsbewegungen sind, obwohl sie zu den auffallendsten und bekanntesten Erscheinungen gehören und mit Vorliebe demonstriert werden, nach der anatomischen Seite hin eigentlich wenig bekannt. Wie die Richtung der Bewegung eines Organes mit seinem anatomischen Baue zusammenhängt, welche Gewebe oder Zellen die Bewegung auslösen, wie die betreffenden Elemente angeordnet sind und ob sie einen bestimmten Bau, vielleicht einen bestimmten Chemismus zeigen, ist in vielen Fällen noch nicht untersucht worden. Auf Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. H. Molisch, hin versuchte ich es, dieser Frage nachzugehen und sie einer Lösung näher zu bringen.

An Arbeiten über hygroskopische Bewegungen ist die Literatur nicht arm. Zahlreiche behandeln das Öffnen und Schließen von Früchten, andere befassen sich mit derartigen Fragen im allgemeinen und suchen sie theoretisch zu erklären. Die hygroskopischen Bewegungen von Involukralblättern im besonderen hat Ráthay[1]) studiert und sie in seiner Abhandlung „Über Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involukren“ beschrieben und auf Grund des anatomischen Baues erklärt.

Um eine Wiederholung der Literaturangaben zu vermeiden, verweise ich auf Haberlandts[2]) „Physiologische Pflanzenanatomie“, wo sich eine Zusammenstellung der einschlägigen Literatur befindet.

I.

Über Pflanzenorgane, die sich durch Imbibition schließen.

1. Involukralblätter.

Die Objekte, welche wegen ihrer Fähigkeit, hygroskopische Bewegungen zu vollführen, der Untersuchung unterzogen wurden, waren die Involukralblätter von *Carlina acaulis* L., *Carlina vulgaris* L., einigen *Gnaphalium*-Arten und von *Helichrysum bracteatum* Willd.

Die Involukralblätter von *Carlina* und *Gnaphalium* bilden bei trockenem Wetter einen Strahlenkranz, indem sie vom Köpfchen

---

[1]) E. Ráthay: „Über Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involukren.“ Aus dem LXXXIII. Bd. d. Sitzber. der k. Akademie der Wissenschaften in Wien, I. Abt. Maiheft. Jhg. 1888.

[2]) G. Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. Verl. von W. Engelmann. Leipzig 1896. Bewegungen toter Organe. p. 488.

nach außen abstehen. Wenn sie in feuchte Luft kommen oder mit Wasser benetzt werden, krümmen sie sich nach einwärts, so daß die Spitzen der Blätter zusammenstoßen und diese über den Blüten ein schützendes Dach bilden. (Eine Abbildung einer geöffneten und einer geschlossenen *Carlina acaulis* L. ist bei Kerner[1]) zu finden.

a) ***Carlina acaulis* L.**

Die Form und Anatomie der Involukralblätter von *Carlina acaulis* hat Ráthay[2]) schon beschrieben:

Sie sind „beiläufig 40 mm lang, lineallanzettlich, unterhalb der Spitze etwas verbreitert und in ihrem dritten Viertel von dieser an gerechnet schwach gewimpert, sonst aber kahl.“ „Sie bestehen aus einer Epidermis, einem Parenchym, einem Sklerenchym und aus fünf dünnen Gefäßbündeln“. „Ihr Sklerenchym findet sich ausschließlich in ihrem mittleren, zwischen ihrer Basis und ihrer Spitze gelegenen Teile und stellt in ihm einen zweischneidigen und spitzigen, einer Messerklinge ähnlichen Gewebekörper dar, der seine Spitze der Spitze des Involukralblattes zuwendet und mit seiner flachen Seite unmittelbar der Epidermis der letzteren anliegt.“

Es bestehe aus 2—4 Reihen von longitudinal angeordneten, langgestreckten verdickten Zellen. Diese sowie das Parenchym seien verholzt. Dann sagt Ráthay wörtlich: „Schließlich sei bemerkt, daß die Epidermis der Involukralblätter auf der Unterseite der letzteren dort, wo sie das Sklerenchym überdeckt, aus Zellen mit verknitterten und gebräunten Wandungen besteht und daß dieser Umstand die Ursache ist, weshalb bei *Carlina acaulis* die Involukralblätter auf einem Teile ihrer Unterseite eine braune Farbe besitzen.“ Ferner gibt er (in Fig. 4) eine Zeichnung, welche die Stellung eines ausgetrockneten und die eines imbibierten Blattes zeigt.

Aus dieser Zeichnung, sowie aus den zitierten Worten möchte man schließen, daß das Sklerenchym auf eine Zone von nur etwa 15 mm beschränkt sei. Nach meinen Erfahrungen, die auch durch die Fig. 1 bekräftigt werden, ist diese Zone größer. Denn eine schwache, aber deutlich wahrnehmbare Bewegung vollzieht sich auch im untersten Teile. Auch dort, wo die Epidermis nicht zerknittert und gebräunt ist, sondern aus starkwandigen Zellen besteht, findet sich ein Sklerenchym vor.

Dieses reicht bis fast an die Basis und wird basalwärts immer schwächer, bis es schließlich nur aus einer Reihe verdickter Zellen besteht. Schon aus diesem anatomischen Befunde kann man schließen, daß hier ebenfalls eine wenn auch schwache Krümmung eintreten muß. Dies ist tatsächlich der Fall, wie es aus Fig. 1 ersichtlich ist. Man kann sich von der Bedeutung des Sklerenchyms für die Bewegung auch dadurch überzeugen, daß man aus diesem Streifen herausschneidet und sie vor und nach der Imbibition mißt. Es läßt sich da eine Verlängerung von durchschnittlich 7% feststellen, während ein Streifen aus dem gegenüberliegenden Parenchym nur eine solche von etwa 2% zeigt. Auf die Erklärung, wie die hygroskopischen Bewegungen zustande kommen, will ich bei einem später zu besprechenden Objekte eingehen.

---

[1]) A. Kerner v. Marilaun: Pflanzenleben. I. Aufl., II. B., p. 116. Leipzig, Bibliographisches Institut 1887.

[2]) E. Ráthay, l. c., p. 2.

b) ***Carlina vulgaris*** **L.**

Es war naheliegend, zu untersuchen, ob eine verwandte Pflanze eine ähnliche Bewegung auf Grund eines ähnlichen anatomischen Baues vollziehe.

Die Involukralblätter von *Carlina vulgaris* L. sind ungefähr 16 mm lang und laufen von der etwa $1^1/_2$ mm breiten Basis in eine Spitze aus. Sie haben im wesentlichen denselben anatomischen Bau wie die von *C. acaulis*. Das Sklerenchym ist etwas unterhalb der Mitte am stärksten und nimmt gegen die Spitze sehr an Dicke ab, gegen die Basis hin weniger. Es besteht in der Mitte aus 3—4 Reihen von Zellen, welche kleiner, aber stärker verdickt sind als bei *C. acaulis*. Die Messungen an Sklerenchymstreifen ergeben eine Verlängerung um 12%, die mit Streifen aus dem, dem Sklerenchym gegenüber liegenden Gewebe nur um 3%. Das Mesophyll besteht aus einem lockeren Parenchym mit großen Interzellularen. Auch hier ist die Unterseite des Blattes besonders im mittleren Teile braun gefärbt, weil die Epidermiszellen zerknittert sind und sich an das Sklerenchym angelegt haben. Entsprechend der Ähnlichkeit zwischen dem Bau von *C. acaulis* und dem von *C. vulgaris* besteht auch eine Ähnlichkeit in ihren Krümmungsbewegungen.

c) ***Gnaphalium*-Arten.**

Während bei den Involukralblättern von *Carlina* das Sklerenchym besonders in der Mitte oder etwas unterhalb der Mitte am stärksten ist, tritt es bei den *Gnaphalium*-Arten am stärksten im unteren Drittel des Blattes auf und erreicht bei manchen Arten eine sehr beträchtliche Dicke. Es besteht aus 3—8 Reihen stark verdickter Zellen, reicht bis hart an die Basis und verschmälert sich nach oben hin, bis es im oberen Drittel verschwindet. Das Mesophyll ist ein sehr lockeres Gewebe, die inneren Epidermiszellen sind ziemlich stark.

Die einzelnen *Gnaphalium*-Arten zeigen gewisse Unterschiede im Baue ihres Sklerenchyms. Bei den einen, wie *Gn. pusillum* H. K. und *Gn. silvaticum* L. besteht es in der Mitte bis aus 8 Reihen kleiner, englumiger Zellen; gegen die Seiten hin nimmt der sklerenchymatische Körper an Dicke ab, bis ihn nur 2 Zellreihen bilden. Bei anderen *Gnaphalium*-Arten, wie *Gn. fuscatum* Pers., ist das Sklerenchym nur 4 Zellenreihen stark, welche dafür wieder größer sind, so daß der Verdickungskörper auch eine ziemliche Mächtigkeit erlangt.

Gnaphalium dioicum L. zeigt dieselben Krümmungserscheinungen wie die anderen Arten. Meistens kann man bei starker Austrocknung nicht nur die gewöhnliche Krümmung im unteren Drittel des Blattes wahrnehmen, sondern noch eine zweite im mittleren Drittel. Der untere Teil des Involukralblattes ist braungrün gefärbt. Noch etwas über diesen gefärbten Teil hinaus reicht das Sklerenchym, welches ziemlich rasch und gleichmäßig absetzt. Die zweite Krümmung vollzieht sich dort, wo das Sklerenchym aufhört. Diese Krümmung ist wohl darauf zurückzuführen, daß die unverdickten Zellen

der Unterseite von dem mit ihnen verbundenen Sklerenchym beim Austrocknen mitgezogen werden. Da in derselben Zone des Blattes auf der Oberseite ein solcher Zug nicht besteht, kommt ein Antagonismus zustande. Diese zweite Krümmung vollführt also die Bewegung passiv.

d) ***Helichrysum bracteatum*** **Willd.**

Helichrysum bracteatum ist bei uns eine beliebte Zierpflanze, deren Blütenstände mit Vorliebe als Immortelle zu Kränzen verwendet werden. Ihre talergroßen Blütenstände sind nämlich von zahlreichen glänzenden, weiß oder gelb, rot, violett gefärbten strohigen Involukralblättern umgeben, welche jahrelang unverändert bleiben. Die Größe der Köpfchen und der Involukralblätter schwankt natürlich; die äußeren Blätter sind durchschnittlich etwa 15—23 mm lang, 5—8 mm breit. Von außen nach innen zu werden die Blätter immer schmäler. Ein Köpfchen von *Helichrysum* ist nach einem Regen, also befeuchtet, vollständig geschlossen. Wenn es wieder trocknet, gehen die Involukralblätter auseinander; bei einem ganz gereiften Köpfchen krümmen sich alle Blätter so weit, bis sie ganz umgeschlagen sind. Sie besitzen also hygroskopische Eigenschaften. Diese Bewegung wird aber nicht wie bei *Carlina* und *Gnaphalium* durch Krümmung eines großen Teiles des Blattes bedingt, sondern sie erscheint auf eine relativ kleine Zone beschränkt, die wie ein Gelenk fungiert. Die Fähigkeit der Blätter, sich bei Austrocknung nach außen, bei Imbibition sich einwärts zu bewegen, nimmt von außen nach innen zu ab, indem sich die innersten und jüngsten Blätter nicht so energisch krümmen wie die äußeren. Da also die Krümmung bei den äußeren Blättern am stärksten auftritt, so sollen diese besonders berücksichtigt werden.

An einem ausgebildeten Involukralblatte von *Helichrysum bracteatum* kann man schon makroskopisch 3 Teile unterscheiden. (Fig. 3).

Der unterste Teil I ist gekennzeichnet durch eine braungrüne Zeichnung von der Form, wie es Fig. 2 zeigt. Die Braunfärbung ist zurückzuführen auf hier vorhandenes Chlorophyll. Das Chlorophyll ist nur in den durch die Zeichnung hervortretenden Partien zu finden. Ein Querschnitt durch diese Zone zeigt uns die innere Epidermis, welche aus einer Reihe von mäßig verdickten Zellen besteht; das Mesophyll, ein gewöhnliches Parenchym mit Chlorophyll; die äußere Epidermis; diese wird von einfachen, oft geknitterten Zellen gebildet und weist dort, wo das Parenchym chlorophyllhältig ist, Spaltöffnungen auf. Zwischen äußerer Epidermis und Parenchym liegt ein Sklerenchym. Dieses ist in den Teilen, welche makroskopisch nicht gefärbt sind, regelmäßig aus 2—3 Lagen verdickter Zellen zusammengesetzt. Dort dagegen, wo sich Chlorophyll vorfindet, ist es unregelmäßig und besteht aus Gruppen verdickter Zellen, die mit den benachbarten Gruppen oft gar nicht zusammenhängen, und besonders dort unterbrochen sind, wo Spaltöffnungen und Atemräume vorkommen.

Die II. Zone erkennt man makroskopisch daran, daß sie im trockenen Zustande des Blattes stark gekrümmt ist. Sie erstreckt sich etwa über 2 mm. Die inneren Epidermiszellen zeigen an der Außenwand eine kleine, ins Zellumen hineinragende, polsterförmige Verdickung. Das Parenchym ist weitmaschig mit kleinen Interzellularen. An der Unterseite, also außen, befindet sich ein starkes Sklerenchym. Es besteht gewöhnlich aus 3 stark verdickten Zellagen. Die Zellen der äußersten Reihe sind am stärksten verdickt und deutlich geschichtet. Das

Lumen ist ein wenig exzentrisch, mehr gegen das Blattinnere gelegen. (Fig. 3). Nach innen zu nimmt die Verdickung ab, die Lumina werden größer. Auch gegen die Seiten hin läßt die Verdickung nach. Zahlreiche Poren und Porenkanäle ermöglichen ein rasches Aufnehmen und Weiterleiten des Wassers.

Der III. obere Teil, der für die Bewegung keine Bedeutung hat, zeigt einen einfachen Bau. (Fig. 4). Die inneren Epidermiszellen haben größere polsterförmige, zentripetal vorspringende Verdickungen. Das Parenchym besteht aus ziemlich starkwandigen Zellen, die äußeren Epidermiszellen sind mäßig verdickt, mit kleinen zapfenförmigen Vorragungen. Der obere Teil zeigt also keinen antagonistischen Bau. Die Zellwände dieses Teiles bestehen aus Zellulose, die des mittleren sind verholzt.

Eine notwendige Voraussetzung für hygroskopische Bewegungen besteht nach Haberlandt[1]) „in der Ausbildung antagonistisch wirkender Seiten des Bewegungsapparates, mag derselbe bloß eine einzelne Zelle oder ein ganzes Gewebe darstellen."

„Eine Krümmung kann nur dann erfolgen, wenn das Quellungsvermögen zweier einander gegenüberliegender Längsstreifen der Membranen ein ungleich großes ist, und zwar in dem Sinne ungleich, daß bei eintretender Quellung der eine Längsstreifen länger wird als der andere."

Bei allen von mir untersuchten Fällen bei *Carlina*, *Gnaphalium* und *Helichrysum* trifft nun das zu, was Haberlandt in der zitierten Stelle zum Ausdrucke bringt, daß nämlich die Krümmung ermöglicht wird durch antagonistische Ausbildung eines ganzen Gewebes, indem die Involukralblätter an der Außenseite ein starkes Sklerenchym besitzen, an der Innenseite dagegen nicht.

Bei Benetzen eines Blattes mit Wasser wird Wasser von allen Zellen aufgenommen, imbibiert, und zwar umso intensiver, je voluminöser die quellenden Wandungen sind.[2]) Da die Längendimension einer Zelle größer ist als die der Breite — die Zellen sind spindelförmig — so beträgt die Ausdehnung in die Länge bedeutend mehr als nach der Breite. Da die Zellen lückenlos aneinander schließen, so muß bei einer Längenausdehnung jeder Zelle das ganze Gewebestück sich verlängern. Die Verlängerung wird umso größer sein, je größer die Quellung ist, also je voluminöser die Zellwände sind. Es wird demnach dort, wo das Sklerenchym vorhanden ist, eine bedeutend stärkere Ausdehnung erfolgen als auf der gegenüberliegenden Innenseite des Blattes. Weiter kann man auf Grund des anatomischen Baues der Involukralblätter von *Helichrysum* schließen, daß im III. Teile keine große Ausdehnung stattfinden wird, weil die Zellen nicht verdickt sind, daß dagegen im sklerenchymatischen II. Teile die stärkste Verlängerung eintreten muß.

Diese aus dem anatomischen Baue abgeleitete Forderung findet ihre Bestätigung durch Messungen.

Wenn man aus dem sklerenchymatischen Teile der II. Zone ein Stück herausschneidet und die Vergrößerung bei Wasseraufnahme mißt, so ergibt sich eine Verlängerung um etwa 20%. Ein Stück aus dem inneren, also oberen Teile der II. Zone herausgeschnitten, zeigt nur eine unbedeutende Verlängerung (etwa 3%). Natürlich läßt sich auch immer eine Verbreiterung feststellen, doch ist diese

[1]) G. Haberlandt, l. c., p. 469.
[2]) Haberlandt, l. c.

für die Krümmungsbewegung bedeutungslos. Entsprechend dem anatomischen Baue zeigen Streifen aus der I. Zone eine kleinere, aus der III. Zone eine sehr geringe Streckung infolge der Quellung.

Bei Befeuchtung eines Blattes, sei es, daß man es direkt mit Wasser benetzt oder in einen dunstgesättigten Raum bringt, dehnt sich der stark sklerenchymatische Teil stark aus, während der gegenüber liegende, nicht verdickte Teil der Innenseite sich sehr wenig ausdehnt. Es muß also durch diesen Antagonismus eine Krümmung zustande kommen. Da sich bei *Helichrysum* das Sklerenchym nur auf eine Zone von etwa 3 mm erstreckt, fungiert diese wie ein Gelenk, wie aus Fig. 5 ersichtlich ist, welche die Stellung eines Blattes vor und nach der Imbibition zeigt. Daß nur dieses Gelenk für die Bewegung maßgebend ist, davon kann man sich auch dadurch überzeugen, daß man einmal nur die Zone des Sklerenchyms, ein andermal nur die übrigen Blatteile benetzt. Im ersten Falle wird man die volle Krümmungsbewegung erhalten, im zweiten fast gar keine.

Dasselbe, was zur Erklärung der Bewegung beim Befeuchten gesagt wurde, gilt natürlich auch im umgekehrten Sinne für den Vorgang des Austrocknens imbibierter Blätter. Denn diejenigen Teile, welche das meiste Wasser aufgenommen haben, können auch das meiste abgeben. Die bei Befeuchtung am stärksten quellenden Zellen werden sich beim Austrocknen auch am stärksten zusammenziehen und verkürzen und so die umgekehrte Bewegung verursachen.

Besonders die äußersten Involukralblätter von *Helichrysum*, welche das stärkste Gelenk haben, vollführen eine große Krümmung. Bei Wasseraufnahme bewegen sie sich nach innen mit großer Energie und drücken die inneren Blätter noch zusammen, so daß das Köpfchen vollständig geschlossen wird.

Alle bis jetzt besprochenen Krümmungsbewegungen sind einander sehr ähnlich. Die mehr oder weniger strohigen Involukralblätter haben die Eigenschaft, bei Wasseraufnahme sich nach innen, bei Wasserabgabe nach außen zu krümmen. Diese Krümmungen werden ermöglicht durch den antagonistischen Bau der Blätter, indem bei allen an der Außenseite ein Sklerenchym auftritt, an der Innenseite dagegen nicht. Das Sklerenchym ist entweder auf eine kleine Zone beschränkt, wie bei *Helichrysum*, dann vollzieht sich die Bewegung gelenkartig, oder es erstreckt sich über einen großen Teil des Blattes, welcher die Krümmung vollführt, wie bei *Carlina* und *Gnaphalium*.

Mit dem Zwecke dieser Einrichtung machen uns Kerner[1]) und Ráthay[2]) bekannt. Sie dient bei *Carlina* dazu, den Pollen vor vorzeitiger Dislokation und Befeuchtung zu schützen, hauptsächlich aber dazu, eine möglichst große Verbreitung der Früchte dadurch zu unterstützen, daß der Pappus vor schädlicher Befeuchtung

---

[1]) A. v. Kerner, l. c., p. 115.
[2]) Ráthay, l. c., p. 10.

geschützt wird. Wenn bei schönem trockenen Wetter die Involukren geöffnet sind, kann schon ein leichter Windstoß die Früchtchen mit ihrem Pappus herausreißen und weit forttragen. Ohne die Eigenschaften, welche hygroskopische Involukralblätter besitzen, würde jedoch bei einem Regen der Pappus durchnäßt, die Haare würden wie bei einem Pinsel zusammenkleben und so würde die Verbreitung der Früchte eher gehindert als gefördert.

(Schluß folgt.)

Über *Artemisia salina* Willd. erweitert.

(Syn. *A. Seriphium* Wallr.).

Von E. Sagorski (Pforta).

Ich bezeichne mit diesem Namen die Gesamtart, welche besonders an den Salinen Thüringens und Ungarns, aber auch am Ufer der Ostsee wächst.

Die Diagnose Willdenows in Spec. plant. III, p. 1834 (1804) lautet:

„A. foliis incanis, radicalibus pinnatis, pinnis tripartitis lineari-filiformibus, caulinis pinnatis pinnis lineari-filiformibus, rameis simplicibus linearibus, caule erecto paniculato, ramulis erectiusculis, floribus oblongis pedunculatis nutantibus. Habitat in locis salsis Germaniae, Hungariae. — Caulis sesquipedalis erectus paniculatus. Folia incana, radicalia pinnata..... Flores cani pedunculati nutantes, pedunculis bracteatis. Calyces oblongi, squamis margine membranaceis. Receptaculum nudum. A praecedente (*Artemisia maritima* L.) diversa defectu tomenti nivei densi. foliorum forma, floribus pedunculatis. ramulis erectis et absentia odoris Mari. Paniculae rami ante anthesin nutant et flores subsessiles apparent, durante anthesi vero eriguntur et flores pedunculati evadunt.“

Aus den gesperrt gedruckten Eigenschaften geht hervor, daß Willdenow unter seiner *A. salina* nicht den ganzen Formenkreis der Art verstand, sondern nur die Form, welche von Koch in der Syn. ed. III, p. 317 als *A. maritima* L. *γ*) *salina* Willd. mit der ungenügenden Diagnose „capitula pendula“ bezeichnet worden ist. Dagegen war Willdenow, wenigstens als er seine Diagnose schrieb, das Vorkommen der Form *α*) Kochs, die dieser fälschlich als *β*) *maritima* Willd. mit der Diagnose „capitula erecta, sed rami ramulique apice nutantes“, soweit wenigstens die Formen an den Salinen gemeint sind, unbekannt. Dagegen hat er diese Form später als *A. salina* W. vielfach ausgegeben. Nach dem Vorgehen Kochs wurde diese Form von vielen Autoren unrichtig als *A. maritima* L. oder *A. maritima* Willd. bezeichnet, während Willdenows Art die wirkliche *A. maritima* L. ist, welche in Deutschland nur an wenigen Stellen der Meeresküste, z. B. bei Cuxhaven, in Ungarn aber überhaupt nicht vorkommt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 057

Autor(en)/Author(s): Kleiner Otto

Artikel/Article: Über hygroskopische Krümmungsbewegungen bei Kompositen. 8-14