Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen an Formen von *Fontinalis antipyretica.*

Von **Heinrich Fuchsig** (Wien).

(Aus der Biologischen Station Lunz, Nied.-Österr.)

(Mit 1 Textabbildung.)

Bei der Bestandesaufnahme der im Lunzer Seengebiete vorkommenden Wassermoose konnte ich in den fließenden und stehenden Gewässern verschiedene Formen von *Fontinalis antipyretica*, darunter im Untersee eine in der Tiefe von 8—15 m sehr gemeine, an mehreren Stellen auch bis 25 m Tiefe vorkommende neue Form feststellen, die ich in der betreffenden Arbeit (4) als f. *lacustris* beschrieben habe. Da diese Tiefenform, wie ich sie hier kurz nennen will, unter ganz anderen Lebensbedingungen steht als die anderen Formen und auch der Habitus dieser Form von dem der übrigen ziemlich abweicht, stellte ich im Sommer 1925 an der biologischen Station in Lunz vergleichende anatomische und physiologische Untersuchungen an, um festzustellen, ob unter den geänderten Lebensbedingungen auch anatomische und physiologische Unterschiede auftreten. In erster Linie wurde zum Vergleich mit der Tiefenform die in starker Strömung wachsende Form *tenuis-latifolia*, dann auch die im stehenden Wasser und in schwacher Strömung vorkommende Form *latifolia* herangezogen. Während die Bachformen oft sehr starker Strömung ausgesetzt sind, bei niedrigem Wasserstand zeitweise trocken liegen und immer genügend Licht und Luft für die Assimilation, bzw. Atmung, zur Verfügung haben, ist die Tiefenform keinen so starken Strömungen ausgesetzt und steht bezüglich Atmung und Assimilation nicht unter so günstigen Lebensbedingungen wie jene. Es war anzunehmen, daß diese verschiedenartigen Lebensbedingungen nicht nur im morphologischen, sondern auch im anatomischen Bau Verschiedenheiten werden erkennen lassen.

Die Formen von *Fontinalis antipyretica* sind morphologisch insbesondere durch die Form, Stellung und Zahl der Blätter unterschieden. Ein Stämmchen der Bachform weist eine bedeutend reichere Verzweigung mit einer viel größeren Anzahl von Blättern auf; die Länge des Hauptstämmchens beträgt bei der Bachform 10—50 cm, bei der Tiefenform herrscht das Längenwachstum gegenüber den wenigen Verzweigungen bedeutend vor; die Anzahl der Seitensprosse verhält sich durchschnittlich wie 1:6, wobei aber die Gesamtlänge der Seitensprosse sich wie 1:3 verhält, so daß auch die zur Ausbildung gelangenden Seitensprosse bei der Tiefenform ebenfalls stärkeres Längenwachstum aufweisen; die Beblätterung ist bei der Bachform eine dichtere; auf

50 Blätter der Bachform kommen 30 Blätter der Tiefenform; die größere Anzahl der Blätter bedeutet für die Bachform im Vergleich zur Tiefenform eine Vergrößerung der assimilierenden Fläche, aber auch eine Anpassung an das Wachstum in stärkerer Strömung, durch die besonders an Wasserfällen die unteren Blätter oft beschädigt und abgerissen werden, wodurch die Zahl der Blätter nicht unbedeutend ver-

Tabelle über den Trockenversuch vom 8. August 1925.

Zeit	Gewichtsabnahme der		Witterung
	Bachform	Tiefenform	
	in g		
7^{30}—8^{30}	1·29	2·20	leichte Wolken, Sonne durchscheinend
8^{30}—9^{30}	1·18	1·62	sonnig
9^{30} 10^{30}	1·06	1·34	„
10^{30}—11^{30}	0·44	0·58	„
11^{30}—12^{30}	0 37	0·41	
12^{30}—13^{30}	0·25	0·30	„
13^{30}—14^{30}	0·18	0·15	meist sonnig
14^{30}—15^{30}	0·14	0·10	„ „
15^{30}—16^{30}	0·12	0·09	leicht bewölkt
16^{30}—17^{30}	0·10	0·08	„
17^{30}—18^{30}	0·07	0 05	„ „
18^{30}—19^{30}	0·03	0·02	„ „
Abnahme Summe	5·23	6·94	—
Anfangsgewicht	12·00	12·00	—
Endgewicht	6·77	5·06	—

ringert werden kann; diese Schädigungen am Grunde des Stammes dürften vielleicht auch die stärkere Sproßbildung zur Folge haben, da die in stärkster Strömung wachsenden Formen die zahlreichste, die in stehendem Wasser vorkommenden die schwächste Verzweigung aufweisen. Die Ansatzstelle der Blätter ist bei der Bachform durch einige Zellen mit verdickten Wänden gekennzeichnet, die bei der Tiefenform

fehlen; darauf dürfte auch zurückzuführen sein, daß die Blätter der Bachform auch nach längerer Trockenlegung fest am Stämmchen haften, während bei der Tiefenform schon nach zwölfstündiger Trockenlegung die Blätter bei leichtem Abstreifen des Stammes abfallen, wahrscheinlich auch dadurch verursacht, daß die Blätter der Bachform, aus dem Wasser herausgebracht, sich eng an den Stamm anschmiegen, während die schlaffen Blätter der Tiefenform mehr oder weniger seitlich abstehen bleiben und daher rascher das Wasser abgeben (welken) als jene; durch die Fähigkeit, sich an den Stamm anschmiegen zu können, sind die Blätter der Bachform auch in der Lage, außerordentlichen Strömungen standzuhalten. Auf diese Weise werden weitere anatomische Anpassungen im Bau der Blätter überflüssig, da sowohl, was Schubfestigkeit als auch Assimilation und Atmung anbelangt, morphologisch alle „Vorsorgen" getroffen sind. Um die Größe der Wasserabgabe bei Trockenlegung zu vergleichen, wurden Trockenversuche in größerer Zahl vorgenommen: Gleiche Mengen von der Tiefenform und der Bachform *tenuis-latifolia* wurden nach Entfernung des anhaftenden Oberflächenwassers durch zwölf Stunden im Freien trocken gelegt; dabei wurden stündlich Wägungen vorgenommen; im wesentlichen nahmen alle zehn Versuche gleichen Verlauf, wie der in der Tabelle angeführte Versuch vom 8. August. Daraus ergibt sich, daß die Bachform zunächst viel langsamer das Wasser abgibt als die Tiefenform; erstere ist also imstande — wahrscheinlich infolge des Anschmiegens der Blätter an den Stamm — das Wasser länger zurückzuhalten als die Tiefenform, die ihren Wasservorrat sehr rasch abgibt; so kommt es, daß nach der sechsten oder siebenten Stunde des Versuches die Wasserabgabe der Bachform etwas größer ist als die der Tiefenform. Um festzustellen, worauf diese Verhältnisse zurückzuführen sind, wurden die Blätter und Stämmchen beider Formen vor und nach der Trocknung anatomisch untersucht. Die Blattzellen sind bei beiden Formen gleich gebaut, die Wände da und dort gleich dick, so daß also die verschiedene Wasserabgabe nicht auf verschiedene Wandverdickungen zurückgeführt werden kann. Nur die Zellecken sind bei der Bachform manchmal verdickt. Möglicherweise ist dies auch eine Anpassung an die zeitweise Trockenlegung, wobei die Versteifung der Zellen durch diese Eckenverdickungen für die Pflanze von Vorteil ist. Die Blätter nach der zwölfstündigen Trocknung zeigten ebenfalls keine wesentlichen Unterschiede; erst nach einer 72stündigen Trocknung im Freien waren die Wände der Blattzellen der Tiefenform vielfach kollabiert, während dies bei der Bachform nicht der Fall war. Es wäre noch möglich, daß die verschiedene Wasserabgabe in der verschiedenen Konsistenz der Wände beruhe. Um dies nachzuweisen, wurden Färbungsversuche vorgenommen: Reaktionen auf

Verholzung blieben, wie zu erwarten war, ergebnislos; mit Eisenchlorid trat keine Blaufärbung ein; Gerbsäure ist also keine vorhanden; die Zellulosereaktion mit Jod nach erfolgter Behandlung mit Schwefelsäure ging sehr schwach vor sich; bei Behandlung mit Kalilauge färbten sich die Zellwände gelb, bei der Bachform lebhafter, bei der Tiefenform schwächer; bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung tritt keine Verfärbung ein, nach vorhergehendem Auskochen in Kalilauge eine leichte Violettfärbung; es scheinen also fettartige Körper in der Wand eingelagert zu sein; dafür würde auch der Umstand sprechen, daß nach längerem Trocknen im Zellinhalt eine Ansammlung von Ölkörpern zu konstatieren war, u. zw. bei der Bachform in größerer Menge als bei der Tiefenform; die Behandlung mit Millonschem Reagens zeitigte eine leichte kirschrote Färbung der Wände, die bei der Bachform etwas rascher und lebhafter auftrat als bei der Tiefenform, so daß auf die Einlagerung von Sphagnol geschlossen werden kann, das wahrscheinlich einen Schutzstoff gegen zu starke Transpiration darstellt (13). Möglicherweise wird zu dem im Zellsaftraum der Blattzellen schon vorhandenen Fettknäuel (1) noch ein Teil des ursprünglich in der Zellwand vielleicht als Sphagnolzelluloseäther chemisch gebundenen Öles durch eine chemische Metamorphose aus der Wand durch das Zellumen ausgeschieden. Behandlung mit Ferrocyankalium und Salzsäure ergibt eine Blaufärbung des Zellinhaltes und auch eine leichtere Blaufärbung der Zellwände, was auf das Vorhandensein von Eisenverbindungen schließen läßt. Nach längerer Trocknung erscheinen die Zellwände hell- bis dunkelbraun; bei der Tiefenform tritt diese Verfärbung früher ein als bei der Bachform; behandelt man diese gebräunten Zellwände mit Chlorzinkjodlösung, werden sie heller, mit Kalilauge färben sie sich gelb. Die Braunfärbung der Blätter beim Trockenliegen dürfte teils auf die Oxydation der in der Pflanze enthaltenen Eisenverbindungen zurückzuführen sein, teils auf eine Veränderung des Sphagnols. Diese Braunfärbung der Wände geht, falls die Trocknung nicht zu lange vorgenommen wird und die noch lebensfähige Pflanze ins Wasser gebracht wird, etwas zurück. Die Lebensfähigkeit bei Trockenlegung blieb bei der Bachform noch nach 72stündiger, tagsüber in der Sonne erfolgter Trocknung erhalten (die Pflanzen erholten sich wieder und bildeten neue Sprosse), während die Tiefenform schon nach 48stündiger Trocknung ihre Lebensfähigkeit einbüßte. Die oben erwähnte Anhäufung (Koagulierung) von großen, stark lichtbrechenden und Chlorophyll intensiv speichernden Tropfen in den *Fontinalis*-Blattzellen bei Trocknung, deren Fettnatur (Lipoide und Eiweißkörper-Hydroide) Boresch (1, 2) nachzuweisen gelungen ist, scheint mir eine große biologische Bedeutung zu haben: 1. Es dürfte die Zellwand durch Abgabe von Öl nach innen eine Ver-

änderung erfahren, wodurch sie entweder direkt durch diese chemische Umwandlung wasserundurchlässiger wird oder dadurch, daß sie sich innen mit einer wasserundurchlässigen Fettschichte überzieht. 2. Die stärkere Ausbildung dieser Fettknäuel in den Zellen der Bachformen, deren Blätter durch die stärkere Strömung und durch die zeitweise Trockenlegung eher mechanischen Schädigungen ausgesetzt sind, spricht dafür, daß diese Öle, die bei Verletzungen der Zellen die Wundstellen verschließen oder auch aus ihnen schlauchförmig heraustreten und so die Risse verstopfen, Schutzeinrichtungen gegen das Eindringen von Fäulnis-, bzw. Verwesungserregern darstellen. In jungen Blattzellen fehlen noch die Fettknäuel, in den Blattzellen der Tiefenform sind sie in geringer Menge vorhanden; am stärksten ist die Ölablagerung in den Blattzellen der in kräftiger Strömung wachsenden Formen. 3. Auch für die Schwimmfähigkeit der Pflanze dürften diese Fettstoffe nicht ohne Einfluß sein.

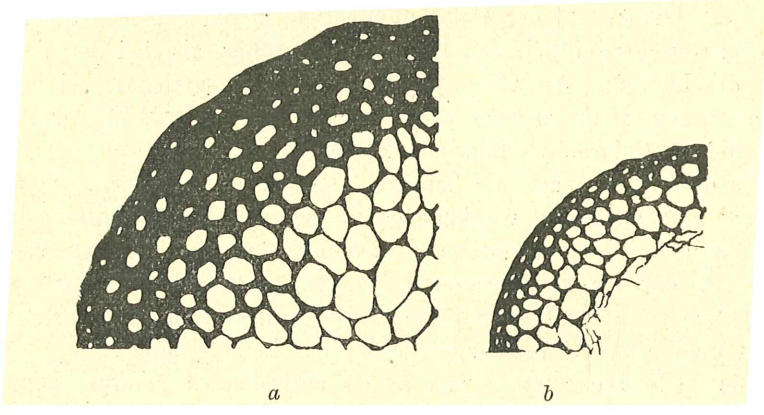
Als Unterstützung des Gasaustausches treten in den Stämmen der forma *lacustris* sehr häufig, durch Kollabierung der „Markzellen" entstandene, große Lufträume auf (Fig. *b*), die ich bei der Bachform nur selten gefunden habe. Auf diese Weise werden die Schwierigkeiten des direkten Gasaustausches mit dem umgebenden Wasser für die Tiefenform vermindert und die Schwimmfähigkeit der oft sehr langen Sprosse erhöht.

Einen auffallenden Unterschied im anatomischen Bau der beiden Formen zeigt der Stammquerschnitt. Der Stamm der Bachform, die an Stellen starker Strömung, besonders an Wasserfällen, vorkommt, muß bedeutende Biegungs- und Zugfestigkeit besitzen, während die Tiefenform keinen starken Biegungs- und Zugkräften ausgesetzt ist. Dementsprechend zeigt auch der Stammquerschnitt dieser Bachform, deren kräftigere Stämme einen Durchmesser von 0·8—1·2 mm aufweisen, eine Außenschichte (Epidermis) sehr dickwandiger, kleinlumiger, rot- bis schwarzbrauner Zellen; auch die darunterliegenden 3—4 Reihen von Zellen besitzen stark verdickte Wände; dann folgt eine Übergangsschichte mit schwächer verdickten Zellwänden; die inneren (Mark-) Zellen sind noch kräftig in den Ecken verdickt (Fig. *a*). Der Querschnitt der Tiefenform zeigt zwar auch eine Epidermschichte wenn auch nicht so stark wandverdickter Zellen, jedoch schon die zwei anschließenden Zellreihen besitzen schwächere Zellwände; die folgenden 3—4 Zellreihen sind nur eckenverdickt, während die Markzellen meist ganz dünnwandig und vielfach kollabiert sind (Fig. *b*). Den geringen Ansprüchen an Zug- und Biegungsfestigkeit bei der Tiefenform genügt der periphere Mantel von verdickten Zellen, während die Bachform eine Versteifung des Markgewebes durch Eckenverdickung aufweist, um

den gesteigerten Ansprüchen an Zugfestigkeit im fließenden Wasser zu genügen; viel stärker ist hier auch die Inanspruchnahme des Stammes auf Biegungsfestigkeit, daher auch das Auftreten eines bedeutend stärkeren, mechanischen Zylinders, während die Ausbildung des mechanischen Mantels bei der Tiefenform mehr in der nötigen Druckfestigkeit gegen das umgebende Wasser als in der Zugfestigkeit seinen Grund haben dürfte.

Die bezüglich Zug- und Torsionsfestigkeit vorgenommenen 20 Versuche hatten folgendes Ergebnis:

Bei einem Querschnittsradius von 0·31—0·42 mm betrug die letzte Belastung vor dem Zerreißen bei frischen Stämmen der Bachform 132—350 g, so daß der Festigkeitsmodul (Belastung pro Flächeneinheit, bei der das Zerreißen erfolgt) pro mm² 438·4—631·8 g betrug, bei



Ausschnitte aus Stammquerschnitten von *Fontinalis antipyretica* bei 100facher Vergrößerung. — *a* f. *tenuis-latifolia* („Bachform"), Halbmesser 480 μ; *b* f. *lacustris* („Tiefenform"), Halbmesser 280 μ.

der Tiefenform 235·6—466·3 (letzte Belastung bei einem Querschnittsradius von 0·26—0·30 mm war 66·6—90 g), der mittlere Festigkeitsmodul bei der Bachform **535·1** g, bei der Tiefenform **350·9** g. Noch stärker war der Unterschied, wenn diese Zugfestigkeitsversuche nach 24stündigem Trockenliegen vorgenommen wurden; der mittlere Festigkeitsmodul pro mm² betrug da bei der Bachform **700·4** g, bei der Tiefenform **301·4** g. Es nahm also die Festigkeit mit dem abnehmenden Wassergehalt zu (die Versuche wurden so vorgenommen, daß die Stämme oben eingeklemmt wurden, unten an einer Klemmpinzette eine Wagschale befestigt wurde, auf die die Gewichte aufgelegt wurden).

Noch auffallender waren die Unterschiede in der Torsionsfestigkeit; während die frischen Stämmchen bei einer Belastung von 30 g bei der Bachform erst bei 30—43 Umdrehungen rissen, erfolgte bei der Tiefenform schon nach 17—21 Umdrehungen die Zerreißung (Querschnittsdurchmesser 0·58—0·64 mm). Nach der Trocknung hatten beide an Torsionsfestigkeit eingebüßt; die Stämme der Bachform rissen dann schon nach 25—28 Umdrehungen, die der Tiefenform bei 14—19 Umdrehungen.

Die in stehendem Wasser (z. B. Mittersee) an der Oberfläche vorkommenden Formen nehmen im anatomischen Bau des Stammes und in der Zug- und Torsionsfestigkeit eine Mittelstellung zwischen Bach- und Tiefenform ein.

Noch verschiedenartiger als die mechanischen Beeinflussungen der beiden Formen sind die Lebensbedingungen bezüglich der Assimilation. Und doch zeigen sich da keine wesentlichen Unterschiede im anatomischen Bau. Die Anzahl der Chlorophyllkörner in einer Zelle ist bei der Bachform durchschnittlich ein klein wenig größer als bei der Tiefenform; die Lagerung der Chlorophyllkörner ist die gleiche; bei beiden Formen treten auch im Stamm, unterhalb der äußeren Zellschichten, einige Reihen Chlorophyll führende Zellen auf.

Es dürften demnach die bei den Assimilationsversuchen, die noch erweitert und ausgebaut werden sollen, sich ergebenden Unterschiede darauf beruhen, daß entweder die Tiefenform an ihre Umwelt so angepaßt ist, daß sie mit geringeren Mengen an Kohlensäure auskommt oder, daß sie, die nicht so starkem Temperaturwechsel unterworfen ist, wie die Bachform, in spezifischer Weise auf Licht reagiert.

Die beim Trocknen in den Zellen auftretenden Ölkörper könnten vielleicht teilweise als Assimilationsprodukte gedeutet werden.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungen haben ergeben, daß bei den Formen von *Fontinalis antipyretica*, insbesondere bezüglich der Ausbildung der mechanischen Zellen, eine weitgehende Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen auftritt; auch bezüglich der Durchlüftung und der Schutzeinrichtungen gegen zu starke Wasserabgabe sind bei den zeitweise trockenliegenden Bachformen Anpassungen vorhanden; bezüglich der Assimilation sind bei den Formen keine anatomischen Unterschiede zu finden, so daß für die Tiefenformen wohl eine spezifische Reaktion auf die eigenartigen Lichtverhältnisse in der Tiefe des Sees anzunehmen ist.

Wien, im August 1925.

Literaturübersicht.

1. Boresch K., Über den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von *Fontinalis antipyretica*. Biochem. Zeitschr., Bd. 101, 1919 und Zeitschr. f. Bot., 6., 1914, S. 97.
2. Burgerstein A., Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904.
3. Cardot J., Monographie des Fontinalacées, Cherbourg 1892.
4. Fuchsig H., Die im Wasser wachsenden Moose des Lunzer Seengebietes. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Band XII, 1925, Heft 3/4.
5. — — Untersuchungen über die Transpiration und den anatomischen Bau der Fiederblätter und Phyllodien einiger *Acacia*-Arten. Englers Bot. Jahrb., Bd. 51, 1914.
6. — — Häufigere Schutzeinrichtungen der Pflanzen gegen zu starke Transpiration, Wien 1913 (62. Jahresber. d. St.-Realsch. im VII. Bez.).
7. Haberlandt G., Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1924.
8. — — Beitr. z. Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Berlin 1886.
9. Geitler L., Die Mikrophyten-Biocoenose der *Fontinalis*-Bestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1922, S. 683.
10. Goebel K., Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. 2. Teil. Jena, 1915.
11. Grebe C., Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Hedwigia, Bd. LIX, 1917.
12. Kohl F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1905.
13. Molisch H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1923.
14. Potonié R., Über die xerophilen Merkmale der Pflanzen feuchter Standorte. Naturwissenschaftl. Wochenschrift, Bd. 28, 1913.
15. Ruttner F., Das elektrolytische Leitvermögen des Wassers der Lunzer Seen. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, 1914.
16. — — Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluß submerser Gewächse (Anzeiger d. Akad. d. Wissenschaften in Wien), 1921, Nr. 11.
17. Thienemann A., Die Gewässer Mitteleuropas, Handbuch f. d. ges. Binnenfischerei Mitteleuropas, 1921.

Ein Beitrag zur Blattanatomie der Gattung *Plantago* L.

Von **Friedrich Rosenkranz** (Wien).

(Mit 1 Textabbildung.)

Gelegentlich einer kleinen anatomischen Untersuchung am Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*) wurde ich auf eine Eigentümlichkeit im Blattbau aufmerksam: Das Palisadengewebe zeigt nämlich bei dieser Art stets eine Abweichung von der normalen Lage zur Blattoberfläche. Ich entschloß mich, dieser Erscheinung näher nachzugehen, zumal da mir eine Stelle aus Haberlandt[1]) damit nicht im Einklang zu stehen

[1]) Haberlandt G., Vergleich. Anatomie d. assimil. Gewebesyst. d. Pfl. Jahrb. f. wissensch. Botan., XIII., 1882, S. 151: „Das Konstante in der Stellung der Palisadenzellen besteht in der Rechtwinkeligkeit zur Oberfläche des Organes."

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: 1926

Band/Volume: 075

Autor(en)/Author(s): Fuchsig Heinrich

Artikel/Article: Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen an Formen von Fontinalis antipyretica. 114-121