Ueber die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe.

Von

C. Steinbrinck.

(Hierzu Tafel VII und eine Textfigur).

Die Untersuchungen über die hygroskopischen Mechanismen der Pflanzen sind, wenigstens soweit diese mit der Samenaussaat in Beziehung stehen, im Laufe des letzten Jahrzehnts zu einem gewissen Abschluss gediehen. Sie haben nämlich klargelegt, dass die Spannungen, welche in den absterbenden oder todten Geweben der betreffenden Organe durch die Aenderung des Wassergehaltes entstehen, so verschiedenen Ursprungs sie auch im einzelnen sind, doch ganz vorwiegend auf einer und derselben physikalischen Eigenthümlichkeit der Pflanzenmembran beruhen und zwar darauf, dass deren Grössenzu- und abnahme bei der Imbibition und bei Wasserverlust nach ihren einzelnen Dimensionen eine ungleiche ist. Die besagten Untersuchungen haben ferner gelehrt, dass sich die für die Mechanik jener Organe hauptsächlich in Betracht kommenden Linien der stärksten und schwächsten Schrumpfung und Quellung auf mikroskopischen Schnitten aus der Lage ihrer Wandflächen, resp. Schichten, sowie aus derjenigen der Poren, Streifen oder Verdickungsbänder gewöhnlich leicht ablesen lassen, weil die ersterwähnte Linie zur Schichtung senkrecht steht, die zweite den Streifen, Poren oder Bändern parallel läuft. In diesem Ergebniss ist der Schlüssel gefunden worden, der uns das Verständniss für die ungemein reiche Mannigfaltigkeit in der anatomischen Ausbildung jener Organe, vor allem für die Eigenart der Anordnung und Wandstructur ihrer Gewebselemente eröffnet hat.

Auf diesem begrenzten Gebiete ist somit ein Fortschritt ähnlicher Art, wenn auch von beschränkterer Bedeutung erzielt worden, wie er zu verzeichnen war, als das Räthsel des wechselvollen Aufbaues der mechanischen Gewebe in den vegetativen Organen durch die Heranziehung der statischen Gesetze aufgehellt, oder da die zahllos-verschiedenen Blüthen-einrichtungen als Hülfsmittel zur Sicherung der Bestäubung erkannt wurden. Ja wenn man berücksichtigt, dass die bezeichnete Lage der Hauptaxen des Schrumpfungs- und Quellungsellipsoides der Pflanzenmembran in ihrer micellaren Constitution und, soweit sich bis jetzt beurtheilen lässt, nur in dieser ihre vollständige Erklärung findet, so wird man zugeben müssen, dass wenige biologisch für die Pflanze bedeutungsvolle Bewegungsvorgänge in gleichem Masse bis nahe an die Grenzen unserer Erkenntniss heran in ihren Ursachen verfolgt sind, wie diejenigen, welche sich in den austrocknenden aufspringenden Samenbehältern und allerlei Hülfsorganen

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0195-1

derselben, wie Fruchtstielen, Grannen und Hüllblättern abspielen. Denn Dank der genialen und ihrer Zeit vorauseilenden Conception Nägelis sind wir in den Stand gesetzt, diese Bewegungen auf die Anordnung, Form und Grösse der kleinsten Substanztheilchen zurückzuführen und damit einer Hauptforderung der neueren Naturwissenschaft zu genügen.

Ich habe mich über dieses Forschungsresultat, das wir den aneinanderschliessenden Arbeiten Mehrerer verdanken, bereits in einer kürzlich erschienenen, allgemein-orientirenden Abhandlung [1]) ausgelassen. Dort sind aber die speciellen Resultate meiner letzten diesbezüglichen mikroskopischen Untersuchungen nur flüchtig angedeutet. Dieselben sollen daher hier ausführlicher mitgetheilt und begründet werden. Sie dürften vermuthlich darum ein weiteres Interesse beanspruchen, weil sie zugleich geeignet sind, auf die bisher noch nicht genügend aufgeklärten hygroskopischen Mechanismen der Staub- und Sporenbehälter einiges Licht zu werfen, deren Kleinheit ein eingehendes Experimentiren mit ihren einzelnen Wandungen und Wandcomplexen erschwert hat, und die z. Th. recht complicirte Erscheinungen zeigen. Wer z. B. auch nur die umfassendste Arbeit über die Antheren [2]) zur Hand nimmt, einen Blick auf die verwirrende Mannigfaltigkeit der anatomischen Darstellungen ihrer Tafeln wirft und sich dann aus dem Texte Aufschluss zu holen sucht, warum die dargestellte Wandstructur in einem Einzelfalle gerade die angemessenste ist, der wird sehr häufig eine Enttäuschung empfinden, namentlich wenn er erfahren hat, wie bei nicht minder complicirten Verhältnissen anderer Organe, z. B. den Grannen von Erodium und Pelargonium, Stipa und Avena die Wandstructur der Zellen bis ins Einzelnste durch die angeführte constante Orientirung des Quellungsellipsoides ihre Aufklärung findet. Wer aber mit diesen Specialitäten nicht vertraut ist, der möge sich erinnern, in welchem Masse sich z. B. die subtilsten Details der Blüthenorgane, z. B. ihre lokale Behaarung oder Farbenzeichnung durch Sprengels, Darwins, Hermann Müllers u. A. Forschungen unserem Verständniss in ihrer biologischen Wirksamkeit enthüllt haben. Wenn man aber ausser Leclerc noch andere Autoren zu Rathe zieht, so findet man z. B. über den Mechanismus der Berberideen-Klappen bei Schinz [3]), Schrodt [4]) und Leclerc jedesmal eine andere Darstellung.

Mir scheint es nun kaum glaubhaft, dass die Zellmembran in den Staubbeuteln einer Pflanze andere physikalische Eigenschaften besitzen solle, als in deren Fruchtgeweben. Es wird also die Aufgabe in Angriff

---

1) Zur Theorie der hygroskopischen Flächen-Quellung und Schrumpfung etc. Bonn 1891, F. Cohen.

2) Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères; Ann. des sciences nat. 7. Série T. I. Paris 1885. pag. 97 ff.

3) Schinz, Untersuch. über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Dissertation. Zürich 1883.

4) Schrodt, Das Farnsporangium und die Anthere. Flora 1885. pag. 455 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0196-7

genommen werden müssen, auch in den Pollensäcken die Lage des Quellungsellipsoides aufzusuchen, und zu prüfen, in wie weit die Orientirung desselben für sich allein über die auftretenden hygroskopischen Spannungen Aufschluss zu geben vermag. Leclerc hat in dieser Beziehung zu wenig experimentirt und sich zu sehr auf das anatomische Bild allein verlassen. Schinz und Schrodt sind zwar in diesem Punkte weit sorgfältiger gewesen; ihre Resultate widersprechen einander jedoch zum grossen Theil; zudem haben beide 1883 bez. 1885 die Anordnung des Quellungsellipsoids noch nicht genügend in ihrer mechanischen Bedeutung zu würdigen vermocht.

Mit Rücksicht hierauf habe ich ausser einer Anzahl von Perikarpien auch einige Pollensäcke der Untersuchung unterworfen. Ich wählte die sowohl von Schinz[1]) als von Schrodt[2]) behandelten Pollenbehälter der Cycadeen, weil in den Figuren der Schinz'schen Tafel die Schichtung ihrer dynamischen Zellen eingetragen ist, und deren Streifung wenigstens z. T. angedeutet erscheint, somit aus denselben unmittelbar eine Diagnose auf die wirksamen hygroskopischen Spannungen geschöpft werden konnte. Es möge hier gleich bemerkt werden, dass dieselbe sich, ebenso wie bei den untersuchten Perikarpien, im Sinne der eingangs aufgestellten Behauptung bestätigt hat.

Was dagegen die Auswahl der in der folgenden speciellen Mittheilung herangezogenen Trockenfrüchte anbetrifft, so war sie durch die Resultate bedingt, zu welchen Leclerc in einer anderen früheren einschlägigen Abhandlung[3]) gelangt ist.

Da der genannte Anatom nämlich bei einer Reihe von Früchten das Verhalten beim Aufspringen aus der Richtung ihrer Zellwände nicht zu erklären vermochte, so hatte er sich die Ansicht gebildet, dass dasselbe auf der ungleichen Verdickung der wirksamen Membranen beruhe, indem durchweg die Regel gelte, dass Zellwände von bedeutender Mächtigkeit sich auch nach ihrer Fläche beim Wasserverlust in höherem Masse contrahirten, als solche von geringerer Dickenausdehnung. Er sonderte die in Frage stehenden Perikarpien in dieser Beziehung in zwei Gruppen. Bei der einen sollten die hygroskopischen Spannungen auf die ungleiche Wandstärke verschiedener Zelllagen zurückzuführen sein, bei der anderen darauf, dass die eine von zwei opponirten derselben Zelllage angehörigen Wandfluchten die andere in ihrer Dicke überträfe. Ausser dem Verfasser[4]) dieser Zeilen hatte bald nach der Veröffentlichung der Abhandlung

1) l. c. pag. 20 ff. und Tafel II.

2) Beiträge zur Oeffnungsmechanik der Cycaden-Antheren. Flora 1888. No. 29 mit Tafel IX.

3) Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Ann. des scienc. nat. 6. Série. Bot. Tome 18. 1884.

4) Ber. der Deutsch Bot. Ges 1884. pag. 398 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0197-3

Leclerc's der verstorbene Schüler Schwendeners Eichholz[1]) gegen diese Auffassung Einspruch erhoben, und bei der nachträglichen Untersuchung von 8 unter den 10 zur ersten Gruppe gestellten Fällen [2]) gelang es auch, das Spiel des hygroskopischen Mechanismus durch die Orientirung des Quellungsellipsoids völlig zu deuten. Ueber die von Leclerc in die zweite Gruppe eingereihten Perikarpien aber liegen bisher noch keine weiteren eingehenden Veröffentlichungen vor. Leclerc rechnete zu ihr die Kapseln der Caryophyllaceen, von denen er Dianthus, Saponaria, Silene und Agrostemma untersucht hatte, sowie diejenigen von Linaria, Antirrhinum, Helianthemum und Juncus. Diese bilden daher den Hauptgegenstand der nachfolgenden Auseinandersetzung. Statt Juncus habe ich allerdings die verwandte Luzula herangezogen, weil sie mir zufällig zu Gebote stand, und von den Caryophylleen anstatt Agrostemma aus demselben Grunde Lychnis, Gypsophila und Spergula geprüft. Bei allen hat sich die Abhängigkeit der hygroskopischen Spannungen von der Schichten- und Streifen- oder Porenlage deutlich herausgestellt. Allerdings haben sich auch Fälle gefunden, in denen ein Antagonismus zwischen Wänden derselben Streifen- oder Porenrichtung zu constatiren war, jedoch war dann auch eine verschiedene Sculptur derselben zu beobachten, die auf ungleiche Grösse der einzelnen Quellungscoeffizienten schliessen liess (vgl. Saponaria, Lychnis, Spergula pagg. 214, 215, 216).

Es verdient übrigens sogleich bemerkt zu werden, dass Leclerc selbst seine oben angeführte Auffassung hinsichtlich der Perikarpien der zweiten Gruppe preisgegeben zu haben scheint. Denn in seiner späteren Abhandlung über die Antheren kehrt die Behauptung von der stärkeren Contraction dickerer Wände nirgends wieder; im Gegentheil gründet er seine Erklärung bei diesen durchweg auf den Gesichtspunkt, dass die dünneren Zellwandungen der Faserschicht in den Staubbeuteln in höherem Grade schrumpfen als die verdickten, weil sie aus Cellulose, die Verdickungen dagegen aus Holzstoff beständen. — —

Nach meiner Untersuchung lassen sich nun die Kapseln der oben aufgezählten Gattungen in zwei Abtheilungen sondern, je nachdem ihre hygroskopischen Spannungen vorwiegend durch die Normalschrumpfung der Schichten oder der Streifen als actives Agens hervorgerufen werden. Zur ersteren zählen Linaria, Antirrhinum und Helianthemum; ihr schliessen sich auch die Pollensäcke der Cycadeen an. Zur zweiten gehören Luzula und die Caryophylleen; nur Lychnis vespertina nimmt unter diesen eine Mittelstellung ein.

---

1) Untersuch. über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen u. Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Dissert. 1885. Pringsh. Jahrb. Bd. XVII. pag. 543.

2) Leclerc zählte hierher die Kapseln von Campanula, Primula, Acanthus, Buxus und das Stereom der Papilionaceen-Hülsen, ferner die Grannen von Erodium, Geranium, Avena, Scandix und die Fruchtschuppen von Picea.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0198-9

I.

1) Kapsel von Linaria vulgaris Mill. [1]).

Die Kapsel von Linaria öffnet sich bekanntlich am Scheitel mit 6—10 Zähnen, die sich von der Scheidewand her der Länge nach auswärts zurückschlagen. Das Parenchym der reifen Frucht spielt im Oeffnungsmechanismus keine wesentliche Rolle, denn der derbwandige Complex der beiden innersten Zelllagen, bestehend aus der Innenepidermis und der einreihigen »Hartschicht« (Kraus) unterliegt für sich allein denselben Krümmungen wie die Kapsel in toto. Die Fig. 1 der Tafel VII zeigt diesen Complex aus einem Kapselzahn im radialen Längsschnitt; die Pallisadenzellen gehören der »Hartschicht« an. In der entsprechenden Fig. 2 Tafel 7 seiner Abhandlung hat Leclerc du Sablon sich darauf beschränkt, in die Umrisslinien der Zellen die Lumina einzutragen, und gelangte so dazu, die in unserer Fig. links gelegenen mächtigen Verdickungsmassen der äusseren tangentialen Wand der Radialzellen zuzuschreiben. Er nennt diese paroi très épaisse, die opponirte Innenwand dagegen paroi mince und fährt fort: »La partie externe de cette assise se contractera donc plus, par la dessication, que la partie interne; l'épiderme interne, formé de cellules plates et à parois minces, se contractera, de son côté moins que l'assise sousépidermique; l'ensemble de la couche lignifiée tendra donc à se recourber vers l'extérieur etc.« Ich hatte 1873 in meiner Dissertation den Verdickungsmassen eine überwiegende Quellungsfähigkeit zugeschrieben, da sie sich im Lichtbrechungsvermögen und in der Färbung, welche sie mit Hansteins Anilinviolett annahmen, von den inneren Wandpartieen unterschieden. Bisher sind aber genauere Beobachtungen über das wirkliche Verhalten der einzelnen Wandcomplexe bei der Schrumpfung und Imbibition nicht angestellt worden. Meine nächste Aufgabe war daher die, hierin Klarheit zu schaffen. Zu dem Ende blieb ich zunächst bei Radialschnitten stehen und operirte mit solchen [2]), die entweder a) nur aus den äusseren verdickten Wandmassen, oder b) aus der tangentialen Zwischenwand der Pallisadenschicht und Innenepidermis nebst anhängenden Stückchen der dünnen Radialwände, oder c) aus der ganzen isolirten Pallisadenlage bestanden.

Die Schnitte a) liessen nun beim Wasserverlust eine bedeutende Contraction im Betrage von mindestens 10 % erkennen, während die Stücke b) dabei keine merkliche Längenänderung erlitten. Dennoch waren Krümmungen an den Abschnitten c) beim Befeuchten und Trocknen

---

1) Litteratur: Kraus, Ueber den Bau trockener Perikarpien. Pringsh. Jahrb. V. pag 112. — Steinbrinck, Unters. über die anat. Ursachen des Aufspringens der Früchte. Bonn 1873. pag. 42. — Leclerc du Sablon l. c. pag. 76 und Tafel 7, Fig. 1—3.

2) Sie waren der Mitte eines Kapselzahns entnommen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0199-7

kaum zu beobachten. Waren diese durchaus unverletzt, so zogen sie sich, ungeachtet der geringen unabhängigen Längenabnahme der Innenwand, ungefähr eben so stark zusammen wie die Theile a), und zwar geschah dies unter Verbiegung der besagten Innenwand. Bei manchen der Versuchsobjekte waren jedoch beim Schneiden, von einigen weit nach aussen ziehenden Lumina aus, Risse in den äusseren Verdickungsmassen entstanden. An solchen trat der Contraktionsunterschied der dickeren und dünneren Wandpartieen sehr deutlich in der Weise hervor, dass sich beim Verdunsten des Wassers jene Spalten nach aussen keilförmig erweiterten, und die durch sie abgegrenzten Stücke, vorher etwa rechteckig geformt, trapezähnlich wurden.

Wie die Schnitte b) verhielten sich auch solche durch die Innenepidermis allein. Da hingegen Radialschnitte, welche sowohl diese Epidermis, als die Radialzellen aufweisen, bei der Aenderung des Wassergehaltes stets Krümmungen im Sinne der vollständigen Kapsel erleiden, so ist die Zusammenstellung beider Zelllagen zu einem Complex leicht verständlich: die Epidermis stellt die Auswärtskrümmung der Kapselzähne sicher, indem sie die Verbiegung der dünnen Innenwände der äusseren Lage verhindert[1]).

Nach dem Gesagten könnte man nun versucht sein, anzunehmen, dass die überwiegende »Quellungsfähigkeit« der verdickten Wandungen unserer Objecte zur Genüge dargethan sei. Man überzeugt sich aber bei der Behandlung von Querschnitten sehr leicht davon, dass dieser Schluss voreilig wäre. Die ungleiche Quellbarkeit müsste ja auch in der Quere durch entsprechende Krümmungen zum Ausdruck kommen. Dennoch trifft man sehr häufig auf Querschnitte, die trotz ihrer Zusammensetzung aus beiden vollständigen Zelllagen auf das Quantum an Imbibitionswasser durch Krümmungen kaum oder gar nicht reagiren. Bei anderen Querschnittsstücken tritt diese Reaktion allerdings sehr deutlich ein. Einen Anhaltspunkt zur Erklärung dieses Unterschiedes bietet zunächst die Flächenansicht der beiden Zelllagen. Sie lehrt, dass die äussere, bisher, dem Bilde des Radialschnitts entsprechend, wiederholt als Pallisadengewebe bezeichnete Lage, ausflachen Tafeln besteht, die im allgemeinen quer aufeinandergeschichtet sind, deren Reihen sich aber in der Nähe des oberen und der Seitenränder der Zähne bogenförmig abwärts krümmen, sodass die breiten Tafelflächen an den Rändern selbst diesen parallel laufen[2]). Somit bieten Querschnitte durch die Randtheile der Zähne ganz ähnliche Bilder wie deren mittlere Radialschnitte. Diese Stellen der Querschnitte sind es nun, an denen die auswärts-gerichtete Trockenkrümmung deutlich

1) Weiteres s. u. Seite 200.

2) Vielfach verschmälern sich auch daselbst die Tafeln zu wirklichen Pallisaden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0200-3

zu bemerken ist; diese fehlt dagegen oder ist kaum wahrnehmbar dort, wo die Zelltafeln parallel zur Breitseite (Grundfläche) durchschnitten sind. Damit stimmt überein, dass Theile derart getroffener Tafelreihen, die nur aus den äusseren Wandverdickungen bestehen, beim Austrocknen eine weit geringere Abnahme zeigen, als die entsprechenden Stücke der Radialschnitte a). Bei einigen Messungen ergab sie sich bloss zu ca. 3 %.

Hiernach können die auftretenden hygroskopischen Bewegungen auf Differenzen in der Quellungsfähigkeit allein sicherlich nicht zurückgeführt werden. Es sei hinzugefügt, dass auch Färbungen mit Jodchlorzink und Anilinchlorid auf erhebliche Substanzdifferenzen nicht hinweisen. Die sämmtlichen Wände beider Lagen werden nämlich durch diese Agentien gelb gefärbt, sind also als verholzt zu betrachten.

Jedenfalls lässt sich die Nothwendigkeit nicht umgehen, nach der Ursache der innerhalb der Verdickungsmassen nach der Richtung der Kapselaxe und ihrer Normalebene constatirten Schrumpfungsunterschiede zu suchen. Betrachtet man aber den Schichtenverlauf in Fig. 1, so wird sich das Räthsel sofort lösen [1]). Nach der Anordnung der Schichten zu urtheilen, gehören nämlich die äusseren Verdickungsmassen grösstentheils nicht der »Aussenwand« der Zelltafeln, sondern deren radialen Wänden an. Dies bestätigt sich namentlich dann, wenn man noch nicht ausgereifte Früchte zum Vergleich heranzieht, denn bei diesen ziehen die Lumina mit nach aussen abnehmender Breite in die Verdickungslagen weit hinein; sie werden bei der Reife offenbar nicht von aussen, sondern vorwiegend von den Seitenwänden her ausgefüllt. Man vergleiche nur die Schichtenlage der in den Fig. 11 u. 12 gezeichneten Zellen mit der in Fig. 1 dargestellten, um unter Berücksichtigung der gewöhnlichen Orientirung des Schrumpfungsellipsoids den Unterschied der beiderlei Ausbildungsweisen in seiner Wirkung zu würdigen.

Die longitudinale Contractionsdifferenz zwischen den mächtigen äusseren Wandmassen und der inneren Tangentialwand der Tafelzellen beruht ohne Zweifel hauptsächlich auf deren gekreuztem Schichtenverlauf. Nun könnte man aber einwenden, dass doch auch in der Aussenwand der Tafelzellen tangential streichende Schichten vorhanden sind; es müsse also zwischen diesen und den anstossenden radial streichenden Schichten

1) So ermüdend die vorhergehenden weitläufigen Auseinandersetzungen den Leser auch vorkommen mögen, so erschienen sie mir doch nothwendig, um an einem Beispiel darzulegen, dass es nicht blos theoretische Spekulationen sind, welche die neueren Forscher veranlasst haben, die Grundlage der hygroskopischen Spannungen in der Wandstruktur zu suchen, sondern dass die genau durchgeführte experimentelle Bearbeitung des Einzelfalles selbst dazu drängt. Ich hebe dies besonders gegenüber einer im Laufe der letzten Jahre erschienenen russischen Abhandlung hervor, welche die auf die Wandstruktur gegründete Erklärung verschiedener Torsionsmechanismen als eine rein hypothetische behandelt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0201-9

beim Wasserverlust ebenfalls eine Spannung entstehen. Die hiermit ausgesprochene, aus dem Schichtenverlauf gezogene Folgerung ist in der That richtig, denn an Radialschnitten, die stellenweise nur die äusserste Region der verdickten Partieen enthielten, habe ich wiederholt bei der Austrocknung eine Einwärts-, beim Wasserzusatz Auswärtsbewegung dieser Strecken beobachtet. Dass diese Nebenspannung aber in dem ganzen Mechanismus erhebliche Störung verursache, ist von der Natur auf mehrfache Weise vermieden. Zunächst beachte man, dass die äusseren Enden der Tafelzellen mehr oder weniger gerundet oder stumpflich zugespitzt sind. Jene hemmenden Tangentialschichten bilden somit nicht, wie die der Innenwand, eine gleichmässig fortstreichende Wandflucht, sondern sind hin- und hergebogen. Bei der Contraction derselben in der Richtung der Kapselaxe wirken also aussen noch Componenten der in die Schichtennormalen fallenden Schrumpfung mit. Zweitens werden die äussersten Schichten offenbar durch die Zusammenziehung der in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft befindlichen radialen gepresst und zwar stärker als diejenigen der Innenwand, weil diese durch die dünneren Theile der Radialwände von den dickeren getrennt sind. Endlich schliesst sich ja an die Innenwand als Sperrgewebe noch die Epidermis an, die sich muthmasslich nach der Kapselaxe noch schwächer contrahiren wird, als jene innere Wand, weil sie durch Querwände weniger gefächert ist, als die subepidermale Zelllage. Wie die Flächenansicht des Kapselzahnes lehrt, besteht die Innenepidermis nämlich aus tangential gelegten Tafeln (mit geschlängelten Wänden), deren Breitseiten die Tangentialflächen der benachbarten Zellreihe an Ausdehnung vielemale übertreffen.

Nur nach den Rändern der Zähne zu sind die Innenepidermiszellen verschmälert und wie die anstossenden der Nachbarschicht zur Randlinie parallel gestreckt. Diese Stellungsänderung in beiden Zelllagen trägt ohne Zweifel dazu bei, an der austrocknenden Kapsel den Riss längs der späteren Zahngrenzen zu erleichtern, indem infolge derselben die Linien der stärksten Schrumpfung normal zu den Nähten gerichtet sind, in denen die Trennung der Gewebe erfolgen soll. Dass die Lagenänderung jener Zellen in der That mit einer solchen Verlegung der Hauptschrumpfungsaxe verbunden ist, giebt sich unter anderem dadurch zu erkennen, dass die Längschnitte, die in der Nachbarschaft der Zahnränder geführt sind, die Zellen also z. Th. schief getroffen haben, beim Austrocknen keine ebenen, sondern Schraubenkrümmungen eingehen, wie sie jener Contractionsrichtung entsprechen.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass die Streifenlage bei Linaria keine erwähnenswerte Rolle spielt. Die auf den Radialwänden beider Zelllagen sichtbaren Poren sind punktförmig oder in schwachem Maasse annähernd radial gestreckt. Auch die Poren der Tangentialwände sind nahezu rundlich.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0202-5

Recapituliren wir kurz, so beruht also das Aufspringen der Linaria-Kapsel hauptsächlich auf dem Antagonismus der radial geschichteten Verdickungsmassen in der äusseren der beiden verholzten Lagen gegenüber deren inneren, längsgeschichteten Wänden.

2) Kapsel von Antirrhinum maius L. [1]).

Ein Blick auf die Figur 2 erspart uns nach den vorhergehenden Auseinandersetzungen eine ausführliche Darlegung. Der Oeffnungsmechanismus stimmt im wesentlichen mit dem von Linaria überein. Als Unterschiede im anatomischen Bau sind folgende anzuführen. Die Zellen der subepidermalen Lage unterliegen an den Zahnrändern keiner Stellungsänderung, da dieselben im oberen Theile des Zahnes sämmtlich von der Fläche gesehen isodiametrisch, also im Ganzen pallisadenförmig werden. Die äusseren Wände dieser Lage besitzen eine nur mässig gekrümmte Grenze. Der durch ihre Schichten bedingten Hemmung steht aber fördernd gegenüber, dass die radialen Wände der Innenepidermis im Vergleich zu den tangentialen auffallend dünn sind, und die Längscontraction der Epidermis infolgedessen sehr verringert ist.

3) Kapsel von Helianthemum guttatum Mill. [2]).

Die Kapseln von Helianthemum springen in drei sich nach aussen bewegenden Klappen auf, die in der Mitte die schmale Scheidewand tragen. Leclerc stellt die Aussenepidermis derselben mit der subepidermalen Zelllage von Linaria in Parallele, da auch ihre Elemente aussen stärker verdickt sind und ein deltaförmiges Lumen besitzen (vgl. Fig. 21). Die Aehnlichkeit der erwähnten Elemente tritt noch mehr hervor, wenn man in der Flächenansicht einer Klappe auf die Innenseite der Aussenepidermis von Helianthemum einstellt. Dann erscheinen dieselben nämlich gleichfalls als tangential gestreckte, in dem mittleren Theil der Klappe quer auf einander gelagerte und innerlich analog geschichtete, nach den Klappenrändern zu abwärts geneigte Tafeln mit nahezu ebenen Wandgrenzen. (Siehe Fig. 21). Jodchlorzink und Anilinchlorid zeigen wiederum die ziemlich gleichmässige Verholzung ihrer dünneren und dickeren Wände; einigemale färbte sich jedoch eine das Lumen umgebende Zone mit dem ersteren Reagens blau.

Ein derbwandiges Untergewebe längsgestreckter Zellen von mehreren Reihen findet sich nur an der Kapselspitze, der unsere Figur 21 entnommen ist, sowie an den Seitenrändern. Längsschnitte an diesen Stellen unterliegen nun auch stets denselben hygroskopischen Krümmungen, wie die entsprechenden von Linaria und Antirrhinum. Auffällig ist aber auf den ersten Blick die Thatsache, dass Längsschnitte aus der mittleren und unteren Region

1) Kraus l. c. pag. 111. — Leclerc du Sablon l. c. pag. 29.
2) Leclerc l. c. pag. 41 und Tafel III. Fig. 4.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0203-0

der Klappe sich häufig gerade entgegengesetzt verhalten, auch wenn sie kein zartes Parenchym, sondern nur die Aussenepidermis aufweisen. Zunächst wird nun durch dieses Factum die Ansicht Leclerc's widerlegt, dass die dickeren Wandpartieen derselben an sich quellungsfähiger seien, als die dünneren. Wie ist das angegebene Verhalten aber aus der Schichtung oder Streifung zu erklären? Bleiben wir zunächst bei der Schichtenlage stehen und betrachten in dieser Hinsicht die Figur 20, so springt in die Augen, dass infolge der Normalschrumpfung der Schichten die Linie der stärksten Abnahme dort, wo das Mikroskop das Bild der Fig. 20 darbietet, senkrecht zu den Breitseiten der Zelltafeln, also parallel zur Kapselaxe, und diejenige des Minimums der Abnahme quer gerichtet sein muss. Wie erwähnt bezieht sich die Fig. 20 nun auf die inneren Partieen der Radialwände. Stellt man aber in der Flächenansicht der Klappe auf die Aussenwand derselben ein, so gewähren die Epidermiszellen ein etwas anderes Bild (vgl. Fig. 19); die äusseren Radialwandpartieen sind nämlich stark geschlängelt. Da sich nun die Schichten auf diesen Partieen grösstentheils an den Wellenkurven der Mittellamelle betheiligen, so sind ihre Normalen nach verschiedenen Richtungen der Windrose [1]) vertheilt und dementsprechend wird daselbst auch die Differenz zwischen dem Schrumpfungs-Maximum und -Minimum erheblich verringert, d. h. die Abnahme nach allen jenen Richtungen eine mehr gleichmässige sein müssen. Demnach wäre es, wenn man die der Fruchthöhle näheren und entfernteren Wandpartieen der Aussenepidermis im Gegensatz zu Leclercs Auffassung, als gleichmässig quellbar annimmt, sehr wohl denkbar, dass in der Längsrichtung der Kapsel die Contraction der ersteren, in der Quere die der letzteren überwöge. In der That ist nun auch die hierdurch angedeutete Querkrümmung nach aussen an Querschnitten, auch wenn sie bloss die Aussenepidermis enthalten, stets zu constatiren. Die geschilderte Abweichung der Schichtenlage von derjenigen der analogen Elemente in der Linariafrucht kommt übrigens auch auf Längsschnitten zum Ausdruck. In ihnen treten die Epidermiszellen bald länger gestreckt und auf der Aussenwand vornehmlich tangential-geschichtet, bald kürzer und ebendaselbst radialgeschichtet, bald auch mit anscheinend ganz unregelmässiger Schichtenlage auf (vgl. die Fig. 21).

Berücksichtigen wir nun auch die Anordnung der Poren, so wird die oben in den gesperrt gedruckten Sätzen näher charakterisirte Doppelkrümmung der Epidermis noch leichter verständlich. Die Poren, welche auf den Radialwänden und auch innerhalb der Verdickungsmassen auf

1) Die Klappe ist in Flächenansicht horizontal unter dem Mikroskop liegend gedacht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0204-6

Längs- und Querschnitten sichtbar werden, sind nämlich durchweg radial, die Poren der Innenwand dagegen quertangential gestreckt, hiernach kommt also dieser letztgenannten Membran, zufolge der Richtung ihrer Micellarreihen, dieselbe Lage des Schrumpfungs-Maximums und -Minimums zu, wie den anstossenden Theilen der Radialwände zufolge ihrer Schichtung. Aussen dagegen wird die gleichmässigere Vertheilung der Schrumpfungscontraction nach allen Richtungen der Klappenfläche durch die radiale Stellung der Micelle in den Verdickungsmassen begünstigt.

Gesammtresultat für Helianthemum guttatum: Das Aufspringen der Kapseln beruht:

a) auf der stärkeren Längscontraction der z. T. quergeschichteten Wandungen der Aussenepidermis gegenüber den anstossenden, längsgestreckten, verholzten, mit vornehmlich längsgeschichteten Wänden ausgestatteten Zellen, die sich an den Klappenrändern und der Kapselspitze befinden,

b) auf der schwächeren Quercontraction der dem Fruchtcentrum näheren Wandpartieen der Aussenepidermis gegenüber den peripherischen; und zwar ist diese bedingt durch die Querstreifung der innersten Wand und durch die Radialstreifung, sowie die eigenthümliche Schichtenlage, der Radialwände.

4) Pollensäcke von Cycadeen.

Die Staubbehälter der Cycadeen sind von etwa rundlich-eiförmiger Gestalt und öffnen sich in einer Längsspalte, indem sich ihre natürliche Einwärtskrümmung beim Austrocknen beträchtlich vermindert. Ueber ihren anatomischen Bau liegen, soweit derselbe für die Ausstreuung des Pollens in Betracht kommt, von Schinz[1]) und Schrodt[2]), bereits eingehende und übereinstimmende Berichte vor. Das am stärksten entwickelte Gewebe ist wie bei Helianthemum die Aussenepidermis. Sie ist wiederum aus tafelartigen Zellen gebildet, die mit denjenigen der subepidermalen Lage von Linaria häufig die grösste Aehnlichkeit haben. Unterlagert wird sie von einer unterbrochenen, wohl auch fast ganz fehlenden Lage derbwandiger etwas in die Länge gestreckter Parenchymzellen, auf welche zartes und vergängliches Parenchym folgt.

Nach dem Bau der Epidermis unterscheidet nun Schinz, und mit ihm Schrodt, zwei Typen. Der eine, welchen Schinz als den Encephalartostypus bezeichnet, ist derjenige, bei dem die Analogie mit Linaria am meisten hervortritt[3]) (vgl. Fig. 3). Bei dem zweiten, dem Stangeria-

1) l. c. pag. 20—26, mit Tafel II.

2) Flora 1888 No. 29, mit Tafel IX.

3) Schinz selbst ist die Verwandtschaft mit Antirrhinum bereits aufgefallen, l, c. pag. pag. 25.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0205-2

Typus, ist besonders die schwache Ausbildung der äusseren Epidermiswand bemerkenswerth; das Lumen zieht bis nahe an dieselbe heran und erweitert sich in ihrer Nähe nicht selten um ein Erhebliches (vgl. Fig. 4), während bei Encephalartos und den bisher besprochenen Früchten ja das Umgekehrte der Fall ist. Diese anscheinenden Gegensätze des Baues haben den genannten Forschern Schwierigkeiten bereitet; denn trotz dieser Differenzen verhalten sich nach Schrodt und Schinz Schnitte durch die Epidermis bei der Aenderung des Wassergehaltes einander gleich, nämlich ebenso wie der ganze Pollenbehälter. Durch die Güte des Herrn Dr. Schinz[1]) war ich in den Stand gesetzt, dieselben Species, die er als Muster seiner Typen ausgewählt und durch Abbildungen erläutert hat, nochmals einer Prüfung zu unterwerfen. Sie sollen im folgenden nach einander besprochen werden: im Anschluss an die vorher mitgetheilten Erfahrungen über Perikarpien werde ich zunächst meinen Deutungsversuch ihres Oeffnungsmechanismus entwickeln, um daran die Discussion der bisherigen Auffassungen zu knüpfen.

a) Encephalartos horridus Lehm.

Die Fig. 3 wird, in Vergleich gestellt mit den vorhergehenden, ohne viele Worte Aufschluss über meine Ansicht von der Mechanik des Aufspringens zu geben imstande sein. Sie stellt übrigens einen Querschnitt, nicht wie die Figg. 1 u. 2 einen Längsschnitt dar. Da nämlich die Hauptcontractions- und -krümmungsrichtung bei den vorher behandelten Kapseln der Längsaxe parallel läuft, bei den Pollensäcken der Cycadeen aber zu derselben senkrecht steht, so finden wir die der äusseren Lage des mechanischen Gewebesystems angehörigen Tafeln bei jenen quertangential, bei diesen längs gestellt. Man bemerke, dass die Schichten der äusseren Verdickungsmassen wiederum grösstentheils in radialer Richtung streichen und somit den übrigen Wänden gegenüber dieselbe Rolle wie bei Linaria und Antirrhinum spielen müssen.

Zur näheren Begründung dieser Auffassung seien folgende Thatsachen angeführt.

α) Die starke Verkürzung des radial geschichteten Wandkomplexes in der Quere wurde zunächst durch Messungen constatirt. An einem Querschnitt z. B., an welchem es gelungen war, die äusserste Lage, nämlich die Cuticula nebst den bogenförmigen Schichtenköpfen abzuschneiden, wurde sie zu 14% gefunden. Dass dieses hohe Schrumpfungsmaass nur durch die Art der Schichtung bedingt ist, lehren vergleichende Messungen an Längsschnitten. An diesen betrug die Verkürzung nur etwa 2—3 %.

1) Derselbe war auch so freundlich, mir über seine Präparationsmethode Auskunft zu ertheilen. Nach seiner Vorschrift habe ich aus freier Hand recht gute Schnitte erzielt, nachdem die trockenen Staubbehälter zuvor in siedendem Wasser gehörig aufgeweicht waren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0206-8

β) An dem ebenerwähnten Querschnitt war, wie auch bei anderen, beim Austrocknen eine Erscheinung zu beobachten, über die schon bei Linaria berichtet wurde. Derselbe war nämlich aussen durch radiale Risse in mehrere Lappen gespalten. Beim Verdunsten des Wassers erweiterten sich diese Spalten wiederum nach aussen hin in Keilform, sodass die vorher eng aneinander schliessenden, etwa rechteckigen Einzelabschnitte trapezförmig wurden. — Waren solche Spalten nicht vorhanden, so trat an Querschnitten, welche auch die subepidermalen derben Zellen enthielten, regelmässig starke Auswärtskrümmung ein; eine solche wurde jedoch an zahlreichen Längsschnitten niemals beobachtet.

γ) Die Analogie mit Linaria [1]) tritt auch darin hervor, dass sich solche Querschnitte durch die Aussenepidermis, welche nur deren äusserste Region, nämlich die Cuticula und die anstossenden Schichten aufweisen, in ihren hygroskopischen Bewegungen zum ganzen Querschnitt entgegengesetzt verhalten. Bei Quellungen vollständiger Querschnitte, die durch Jodchlorzink herbeigeführt waren, wurde dem entsprechend wiederholt wahrgenommen, dass diese Aussenlage über der benachbarten klaffende Lücken zeigte.

δ) Gegenüber den übereinstimmenden Angaben von Schinz und Schrodt möchte ich nicht bestreiten, dass die Aussenepidermis allein für sich schon hygroskopische Bewegungen im Sinne des ganzen Behälters ausführt. Ich selbst habe solche an Querschnitten jedoch nicht mit Bestimmtheit constatiert und mit constanter Regelmässigkeit und grosser Deutlichkeit nur dann beobachtet, wenn die Epidermis noch im Zusammenhang mit dem Nachbargewebe stand. Daraus scheint mir mindestens der Schluss gezogen werden zu können, dass die Existenz der zweiten, subepidermalen Lage, wie bei Linaria, das Aufspringen der Pollenbehälter weit sicherer stellt, als es ohne sie der Fall wäre (vgl. die bez. Auseinandersetzungen bei Linaria pag. 198). Ich erwähne dies besonders aus dem Grunde, weil Schrodt das Vorhandensein der zweiten Lage fast befremdlich findet und in ihr eher ein wasserleitendes Gewebe erblicken möchte.

Damit sind wir nun bei der Discussion der bisherigen Erklärungsversuche angelangt. Schinz hatte das Aufspringen mit dem Umstande genügend begründen zu können geglaubt, dass in der äusseren Region der Epidermis mehr quellungsfähige Substanz abgelagert sei. Das Unzulängliche dieser Deutung ergiebt sich aber schon aus dem Fehlen der Krümmung und der geringen Schrumpfung in der Längsrichtung (vgl. α). An derselben Klippe scheitert von vornherein auch der Erklärungsversuch von Schrodt, der hinsichtlich des anderen Typus übrigens der Wahrheit erheblich näher kommt. Nach ihm »enthalten die Zellen der Epidermis einen der

1) Selbst die Form und Lage der Porenmündungen stimmt mit derjenigen der Linariatafeln überein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0207-4

Membran aufgelagerten Stoff, welcher stärker quillt, als die ihn umschliessende Zellhaut, sodass die letztere bei Gegenwart von Wasser gespannt wird« (pag. 8 des Sonderdrucks). Die »dicke verholzte primäre Bodenmembran setzt nun den Verkürzungen (jener inneren Cellulosemassen) beim Austrocknen einen grösseren Widerstand entgegen, als die dünne cuticularisierte Deckmembran«. Durch diesen geringeren Widerstand aussen wird also die Auswärtsbewegung beim Trocknen erklärt.

Unter der »Deckmembran« versteht nun Schinz hiernach die Cuticula, unter der »Bodenmembran« die an das Nachbargewebe unmittelbar angrenzende gesonderte Lamelle der dem Hohlraum des Behälters zugekehrten Wand. In Ermangelung von Phloroglucin habe ich seine Angaben mit Anilinchlorid und Jodchlorzink unter Zuhilfenahme der Immersionslinse zu controliren gesucht. Ich fand bei Encephalartos die durch das letztgenannte Reagens nicht gebläute, sondern wie mit Anilinchlorid gelbgefärbte Schale der Innenwand, also die Bodenmembran, im Gegentheil dünner als die brauntingirte Cuticula. Uebrigens möchte ich hierauf kein besonders Gewicht legen. Denn die von Schrodt beliebte Abgrenzung der Boden- und Deckenmembran erscheint mir im Hinblick auf die bei der Auswärtsbewegung aller Wahrscheinlichkeit nach anzunehmenden Widerstände ziemlich willkürlich.

Zunächst nämlich bestehen die »inneren Verdickungsmassen« nicht aus einheitlicher Substanz, ihre Bläuung mit dem Jodreagens nimmt vielmehr vom Lumen aus nach aussen ab; namentlich unmittelbar unter der Cuticula war meistens ein der Mittellamelle der Radialwände und der »Bodenmembran« gleichgefärbter Streifen zu erkennen, der mindestens noch zur Deckmembran gerechnet werden müsste [1]). Ueberdies ist aber zu beachten, dass auch in den »Cellulosemassen« bei allseitig gleicher Contraction wie sie Schrodt vorauszusetzen scheint, infolge der Verbiegung Spannungen entstehen müssten, denen gegenüber ein geringer und zudem zweifelhafter Dickenunterschied der Boden- und Deckmembran nicht in Betracht kommen könnte.

Nach meiner oben begründeten Auffassung erklärt sich die Auswärtsbewegung der isolirten Epidermis zunächst daraus, dass die in tangentialer Richtung organisch zusammenhängenden Radialschichten von der Mittellinie aus, welche durch den Zellquerschnitt in tangentialer Richtung gezogen gedacht wird, erheblich nach aussen gerückt sind. Bei Linaria wurde zudem schon einer Einrichtung gedacht, um den die Aus-

1) Die Verdickungsmassen bestehen überhaupt nicht aus reiner Cellulose, denn Anilinchlorid färbt sie ebenfalls gelb und Jodchlorzink bewirkte intensivere Bläuung nur an den Schnitten aus gekochten Sporenbehältern; waren diese nur in kaltem Wasser aufgeweicht, so zeigte der grössere Theil der Verdickungsmassen anfänglich, bisweilen dauernd, nur Gelbfärbung. Diese sind demnach von denen der Linariakapsel nur dadurch unterschieden, dass sie weniger stark verholzt sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0208-9

wärtsbewegung hemmenden Einfluss der äussersten Schichten zu verringern. Ähnliches finden wir bei Encephalartos. Zwar ist hier nicht wie dort die äussere Form der Epidermiszellen dem besagten Ziele angepasst. Dagegen begegnen wir bei Encepharlatos oft einem inneren Schichtenverlauf, der ziemlich dasselbe leistet.

Auf dem Querschnitt der Fig. 3 ist er in mehreren Zellen zu sehen. Die Dicke der hemmenden äussersten Zone der Epidermis unterhalb der Cuticula wird nämlich dadurch reducirt, dass die Radialschichten z. Th. sehr nahe an diese letztere heranziehen und sich unter ihr in spitzem Winkel vereinigen.

b) Stangeria paradoxa Moore.

Im Zusammenhang mit der letzten Auseinandersetzung wird nun die eigenthümliche Ausgestaltung der Epidermiszellen des Stangeria-Typus leicht verständlich sein. Bei der auf dem Querschnitt Fig. 4 dargestellten Form des Lumens sind nämlich jene widerstehenden Tangentialschichten grossentheils auf sehr einfache Weise beseitigt. Hiermit mag es zusammenhängen, wenn die zweite derbwandige Zelllage weit schwächer oder fast ganz unterdrückt ist, und somit die Epidermis allein in höherem Grade als bei Encephalartos zur Sicherstellung des Aufspringens ausreicht. Dass die in ihr übrig gebliebene Aussenwandpartie in der That wenig schrumpft und dennoch nicht hindernd wirkt, hat bereits Schinz constatirt. Er beobachtete nämlich, (vgl. Fig. 16 seiner Abhandlung), dass sie sich beim Austrocknen faltet und häufig in das Innere des Zellraums eingestülpt wird. Auch ich kann dies bestätigen; nach meiner Erfahrung kommt es aber noch häufiger vor, dass sie nicht nach innen eingeschlagen, sondern nach aussen hervorgewölbt wird. Man wird in Fig. 5, welche den Schnitt der Fig. 4 in trockenem Zustande wiedergiebt, diese stärkeren Hervorragungen an mehreren Zellen deutlich wahrnehmen.

Wenn ich somit kein Bedenken hege, auch den Oeffnungsmechanismus des Stangeria-Typus mit demjenigen von Linaria in Parallele zu stellen, so bin ich auf den Einwand vorbereitet, dass doch diesmal die Radialschichten des Querschnitts nirgendwo in unmittelbarem organischem Zusammenhang stehen, die Wirkung ihrer Normalschrumpfung sich somit lediglich darauf beschränken müsste, dass die Radialwände dünner werden, ohne für den ganzen Querschnitt Verkürzung oder Krümmung verursachen zu können.

Gegen diesen Einspruch lässt sich zunächst der Umstand in's Feld führen, dass der Querschnitt der Epidermis, trotzdem bei der Austrocknung seine Radialwände stellenweise wirklich zurückweichen, und die Zelllumina, wie an einigen Zellen der Fig. 5 zu sehen ist, somit theilweise weiter werden, sich thatsächlich dennoch um ca. 10 % verkürzt. Es ist aber auch theoretisch nachzuweisen, dass selbst am Querschnitt die

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0209-8

Radialwände sich nicht in sich zusammenziehen können, ohne auf die innere Nachbarwand einen Zug auszuüben, der dieselbe bei genügender Stärke auswärts biegt.

In der Fig. 18 ist das an eine Radialwand unmittelbar anstossende Stück der Innenwand im Zusammenhang mit dieser gezeichnet. Man fasse die Strecke AB der Radialwand in's Auge und nehme an, dass der Punkt A bei der Wasserentziehung durch die Schrumpfung nach der Schichtennormale in die Lage A' und ebenso B nach B' geführt werde. Die Strecke $A'B'$ ist länger als AB. Zwar wird dieselbe durch die Tangentialschrumpfung der Schichten noch etwas verkürzt. Er lässt sich aber leicht einsehen und zudem mathematisch nachweisen, dass die materiellen Theilchen von $A'B'$ dennoch auseinandergezerrt bleiben, weil der Normalschrumpfungsconfficient grösser ist als der tangentiale. Indem sich diese Theilchen nun einander elastisch zu nähern streben, ziehen sie die Enden der Innenwand einwärts und biegen dieselbe somit, in soweit nicht andere Umstände dies hindern, um. — Der hierin befolgte Gedankengang ist kein anderer, als derjenige, dessen man überhaupt sich bedient, um die Krümmung zweier aneinandergehefteter Lamellen zu erklären, die sich, sei es bei Temperaturwechsel, sei es infolge Wassermangels, ungleichmässig verkürzen.

Uebrigens würde man die von Stangeria berichteten Bewegungen ebenso leicht haben erklären können, wenn man statt der beiden durch die Mittellamelle verbundenen Radialwandungen zweier benachbarter Zellen die einander opponirten derselben Zelle im Zusammenhang mit der inneren Tangentialwand in Betracht gezogen hätte. Die obige Darstellung ist nur deshalb gewählt worden, weil sie sich enger an die bisherigen Auseinandersetzungen anschliesst. Wir werden auf den zweiten Weg zurückkommen, nachdem wir bei Dianthus prolifer ein besonders eclatantes Beispiel für die besprochene eigenthümliche Wirkung der überwiegenden Schrumpfung nach der Schichtennormale kennen gelernt haben. —

Hinsichtlich der speciellen Verhältnisse bei Stangeria sei ergänzend nachgetragen, dass die Querschrumpfung der inneren Epidermiswand noch dadurch verringert ist, dass ihre Micelle nach Ausweis der Poren quertangential verlaufen, während sie auf den Radialwänden radial gestellt sind. Dieser Lage der Micelle mag es übrigens zuzuschreiben sein, dass bei Stangeria auch die Verkürzung von Längsschnitten durch die Epidermis eine ziemlich beträchtliche ist.

Gesammtresultat für die Pollensäcke der Cycadeen.

Die quergerichtete Auswärtsbewegung der Pollenbehälter wird hervorgebracht durch die überwiegende Normalschrumpfung der verdickten Epidermiswände, deren Schichten grösstentheils senkrecht zur Querrichtung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0210-9

streichen. Der Epidermis angelagertes, derbwandiges Parenchym tritt als Sperrgewebe vielfach unterstützend auf[1]).

II. Kapseln der Caryophyllaceen (Dianthus, Saponaria, Silene, Gypsophila, Lychnis, Spergula) und von Luzula.

Winke zur Deutung der Mechanismen von Angiospermen-Antheren und Farnsporangien.

Die Mechanismen dieser Gruppe unterscheiden sich von denen der vorigen sehr wesentlich dadurch, dass ihre dynamisch-wichtigsten Elemente — hier wiederum die Aussenepidermiszellen — nicht senkrecht zur Hauptspannungsrichtung verkürzt, sondern im Gegentheil nach ihr verlängert sind. Abgesehen von der Kapselspitze sind diese Zellen nämlich durchweg in der Richtung der Kapselaxe gestreckt. Dass sie in dieser Richtung beim Wasserverlust trotzdem eine starke Längenabnahme erleiden, ist in dem Bau der äusseren Tangentialwand begründet. Es ist auffällig, dass die charakteristischen Eigenthümlichkeiten derselben bisher fast ganz übersehen worden sind. Nur bei Spergula hat G. Kraus[2]) auf dieselbe aufmerksam gemacht. Er sagt nämlich darüber: »Merkwürdig ist die eigenthümliche Verdickungsweise der äusseren Wand der Epidermis. Betrachtet man nämlich die Zelle von der äusseren Fläche, so erscheint sie wie von derben Ringfasern besetzt. Im Querschnitt erkennt man als Ursache halbmondförmige Verdickungsscheiben, die an der äusseren Wand mit ihrer convexen Seite aufsitzen und mit der concaven coulissenartig in das Lumen vorspringen.« (Vgl. den Längsschnitt, Fig. 8 unserer Tafel.) In meiner Dissertation (pag. 45) suchte ich die starke Längsschrumpfung dieser Zellen mit der Lage der Verdickungsscheiben in Zusammenhang zu setzen, »indem diese durch ihre Contraction senkrecht zu ihrer Fläche, wie ebensoviele horizontale Wände wirken« sollen. Bei anderen Caryophyllaceen sind diese Verdickungsscheiben zur Reifezeit weit massiger ausgebildet, schliessen aber zu einer organisch zusammenhängenden Haut mehr oder weniger eng zusammen. Bei Saponaria z. B. ist deren Grenzlamelle meist noch deutlich gewellt; von deren Thälern ziehen oft deutliche Spalten eine Strecke weit nach aussen (vgl. Fig. 6). Bei Dianthus ist die Fältelung der Grenzlamelle meist nahezu verschwunden; die dunkleren Streifen, welche den Rändern der Verdickungsscheiben entsprechen, sind anscheinend aus Wandsubstanz gebildet, nur im Inneren der Membran noch sichtbar und untereinander verbunden durch ungemein zahlreiche wellige Zuwachslinien (vgl. den Radialschnitt in Fig. 9 und die Flächenansicht. Fig. 10). Bei dieser verschiedenen

1) Ob nun bei dem Stangeria-Typus etwa nebenher noch ungleiche Quellungsfähigkeit der Substanzen, aus denen die Verdickungsschichten, bez. der äussere sie umgebende Rahmen gebildet sind, eine Rolle spielt, lasse ich dahingestellt.

2) Pringsh. Jahrb., Bd V, Heft 1, pag. 207.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0211-5

Ausbildung bleibt aber die bedeutende Längscontraction der bezeichneten Membran bei Wasserverlust stets erhalten. Nach meinen Messungen beträgt sie durchschnittlich etwa 11—12 %. In wieweit sie bei den einzelnen Mechanismen mitwirkt, wird sich aus der folgenden speciellen Besprechung derselben ergeben.

1) Dianthus prolifer L., Kapsel.[1])

Gegen die massige Aussenepidermis tritt, abgesehen von den Zahnrändern, das übrige Gewebe vollständig zurück; es ist so zartwandig, dass es für die hygroskopischen Spannungen nicht in Betracht kommt. Es fragt sich mithin, welche Theile der Kapsel im Antagonismus mit der quergestreiften Aussenhaut die Widerstandslage für die Längskrümmung der Zähne bilden. Als solche spielen ohne Zweifel zunächst eine Rolle die schmalen Längsreihen verholzter und längsgestreckter Parenchymzellen, welche, wie angedeutet, an den Seitenwänden der Zähne unterhalb der Epidermis zu finden sind. Sie sind zum Sperrgewebe wohlgeeignet, da nach der Fruchthöhle zu ihre Streckung wächst und ihre Poren sich zugleich mehr und mehr aufrichten. Schneidet man von einem Zahne die Randstreifen ab, in welchen diese zweite derbere Lage sich findet, so schlagen sich dieselben beim Trocknen in der That selbstständig nach aussen um, wie der ganze Zahn. Aber auch das von diesen Zellen durchaus freie Mittelstück des Zahnes verhält sich ebenso, und das ist auch dann noch der Fall, wenn man durch Schaben mit dem Skalpell nicht bloss das Parenchym, sondern auch die innere, dünne Tangentialwand nebst den anstossenden, schwachen Theilen der Radialwände beseitigt und das Mittelstück somit auf die äussere Epidermiswand allein reducirt hat.

Als bequemstes Auskunftsmittel zur Deutung solcher Fälle wird gewöhnlich die Annahme »ungleicher Quellbarkeit« der Lamellen herangezogen. Jedoch geben Anilinchlorid und Jodchlorzink keine Anhaltspunkte dafür, dass etwa hier die äussere Partie der »Aussenhaut« von der inneren substanzverschieden sei; beide Agentien färben dieselbe, wie überhaupt die Aussenepidermiswände, ziemlich gleichmässig gelb.

Entscheidender aber als dieser, ist der andere Umstand, dass dieselbe Membran sich in der Quere beim Austrocknen einwärts krümmt. Wir sind somit auf einen Fall gestossen, wie er bisher noch nicht aufgefunden worden ist, dass nämlich eine einzige, einheitlich erscheinende Zellwand bei Wasserentziehung und -zufuhr eine doppelte Krümmung in entgegengesetztem Sinne erfährt. Dies gilt auch für Schnitte derselben:

1) Literatur: Kraus, l. c. pag. 107; Tafel VIII, Fig. 14. — Leclerc du Sablon, l. c. pag. 43.

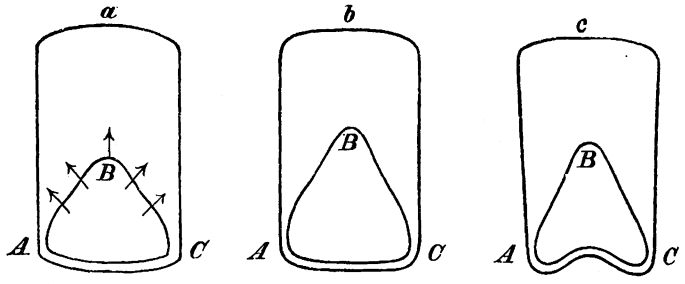
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0212-0

Längsschnitte wurden beim Austrocknen aussen concav, Querschnitte innen.

Da unterliegt es doch wohl keinem Zweifel, dass zur Erklärung jener mit der Richtung wechselnden Verhältnisse die innere Struktur der Membran zu Hilfe genommen werden muss. Sehen wir zu, in wieweit dieselben durch die Schichtung und Streifung verständlich werden.

Die Schichtung tritt auf dem Querschnitt hervor. Die Fig. 12 stellt einen solchen durch eine einzelne Aussenepidermiszelle im wasserdurchtränkten Zustande dar. Das Lumen ist tangential breiter und schwach deltaförmig oder linsenförmig; die Schichten streichen in mächtiger Gesammtdicke und innen in ziemlich flachem Bogen, aussen fast geradlinig, von der einen Radialwand zur andern. In Fig. 11 ist dieselbe Zelle gezeichnet, nachdem sie das Imbibitionswasser eingebüsst hat. Es wird deutlich auffallen, dass das Lumen stärker deltaförmig geworden ist, die Radialwände, die vorher parallel zu einander waren, nunmehr nach innen convergiren, und die dünne Innenwand der Epidermis in das Lumen eingestülpt ist. Wir haben also ein ähnliches Vorkommniss wie bei Stangeria, jedoch in umgekehrter Lage. Die Erklärung ist daher der dort gegebenen entsprechend. Die Darlegung derselben soll aber diesmal in der zweiten daselbst (vgl. pag. 208) angedeuteten Fassung erfolgen, weil diese behufs der späteren Auseinandersetzungen über Spergula und über die bei manchen Antheren muthmasslich auftretenden hygroskopischen Spannungen die bequemere und anschaulichere ist[1]).

Es bezeichne in der folgenden Textfigur *a* die gekrümmte Linie *ABC* die innere Grenzlinie der äusseren Epidermiswand von der Tafelfigur 12; die beigesetzten Pfeile deuten die Richtungen der Normalschrumpfung ihrer Schichten an. Indem durch dieselbe die Strecke *ABC* von ihren Anheftungspunkten *A* und *C* aus stark in den Pfeil-



richtungen verschoben wird, erleidet sie eine bedeutende Dehnung (vgl. Fig. *b*), übt also, indem sie dieser elastisch widerstrebt, auf die Radial-

1) Ich verdanke dieselbe einer brieflichen Mittheilung Schwendeners, die sich allerdings nicht auf Dianthus speciell bezog, sondern einen allgemeineren Charakter trug.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0213-6

wandenden *A* und *C*[1]) einen beträchtlichen Zug aus, und führt so die Form der Fig. *c* herbei, welche der Tafelabbildung 11 entspricht.

Die Anwendung stärkerer Quellungsmittel, als des reinen Wassers, ergiebt eine Bestätigung dieser Auffassung. Man betrachte die Fig. 13 der Tafel, welche die Abbildung einer anderen Epidermiszelle von Dianthus liefert, die mit starkem Kali behandelt worden ist. Die dem Lumen benachbarten Schichten sind infolge der starken Normalquellung der äusseren Schichten geradezu in das Lumen hinein umgestülpt, und dieses ist nicht bloss ausgefüllt, sondern es ist auch die dünne Innenwand der Zelle gesprengt oder zur Seite gedrängt und von den quellenden Massen überlagert worden.

Gehen wir nun zu Längsschnitten über, so ist an diesen diejenige Region der »Aussenhaut« zu bestimmen, welche die Widerstandslage bei der durch Wasserverlust verursachten Auswärtskrümmung bildet. Es lässt sich zeigen, dass sie nur eine schmale an das Lumen anstossende Lamelle darstellt, und der weitaus grösste Theil der Aussenhaut (abgesehen von der dünnen Cuticula) als dynamische oder Contractionslage anzusehen ist. Zerlegt man nämlich Radialschnitte durch die »Aussenhaut«, unter dem Simplex, der Länge nach in einen äusseren Theil mit der Cuticula und einen inneren, dem Lumen benachbarten Abschnitt, so beobachtet man, dass der letztere auf Wasserentziehung und -zusatz ebenso reagirt wie der vollständige Schnitt, während der erstere (offenbar infolge des Widerstandes der Cuticula) sich entgegengesetzt verhält. Und dies ist auch dort der Fall, wo der innere Abschnitt streckenweise sehr schmal ausgefallen ist. Entsprechendes ergiebt sich, wenn man die Aussenhaut durch Schaben mit dem Scalpell von innen her möglichst verdünnt hat und dann erst Radialschnitte derselben anfertigt und prüft. Man trifft dann auf solche, welche trotz beträchtlicher Breite keine Krümmungen mehr zeigen, und kann umgekehrt constatiren, dass an solchen, welche sich noch ebenso verhalten wie die ganze Klappe, die das Lumen begrenzende Lamelle bei gewissen Einstellungen des Mikroskops noch sichtbar ist.

Nach diesen Beobachtungen ist somit nur eine schmale innere Grenzlamelle der Aussenwand als Widerstandslage bei der Auswärtskrümmung anzusprechen. Der anatomische Befund stimmt hiermit überein. Denn die dunklen Streifen der Aussenwand setzen an derselben ab (vgl. Fig. 9, welche einen Radialschnitt durch eine theilweise entwässerte Zelle darstellt und daher die linke Seite etwas verkürzt zeigt). Die Grenzlamelle zeichnet sich auch durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus.

---

1) Diese weichen nämlich wegen der schwächeren Verkürzung der Radialwände nicht entsprechend nach aussen zurück.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0214-2

Endergebniss. Das Auswärtsschlagen der Kapselzähne von Dianthus prolifer beruht auf der starken Längscontraction der quergestreiften Hauptmasse der äusseren Epidermiswand gegenüber der innersten Grenzlamelle derselben resp. gegenüber den übrigen verholzten Wandcomplexen, die sich nach innen an dieselbe anschliessen und nach der Fruchthöhle ihre Poren aufrichten unter gleichzeitiger Längenzunahme der Zellen.

2) Saponaria officinalis L., Kapsel [1]).

Der wesentlichste Unterschied zwischen der Saponaria- und der Dianthus-Kapsel ist darin zu suchen, dass die Widerstandslage der ersteren von der inneren Tangentialwand der Epidermis und den dünneren Theilen ihrer Radialwände gebildet wird [2]), und die ganze Aussenwand als Contractionslage auftritt.

Die bezeichneten inneren Wände sind nämlich weit fester gebaut als bei Dianthus und stark verholzt. Querschnitte der Aussenepidermis lassen daher mit Einfaltung der Innenwand verbundene Einwärtskrümmungen beim Austrocknen nicht mehr erkennen; dagegen wurde an ihren Endzellen nicht selten eine Einknickung der freien dünneren Radialwand beobachtet, was sich, wie mir scheint, wiederum auf die überwiegende Normalschrumpfung und zwar sowohl der inneren als der äusseren Tangentialwand zurückführen lässt. Dabei erleiden die Querschnitte eine Verkürzung von ca. 12 %; ein Umstand, der dadurch seine Erklärung findet, dass das Lumen auf dem Querschnitt radial birnförmig nach aussen verlängert ist, die ihm benachbarten Schichten mithin mehr radial streichen als bei Dianthus.

Ueber die Ursache der longitudinalen Schrumpfungsdifferenzen erhalten wir am leichtesten Aufschluss, wenn wir die Epidermis der Kapsel von der Fläche her durchmustern. Bei dieser Ansicht bietet nämlich in der mittleren Höhe der Kapsel die innere und äussere Epidermiswand dasselbe Bild. Beide sind mit zahlreichen scharf markirten schmalelliptischen Querporen übersät. Die Innenwand bewahrt nun diesen Charakter bis an die Kapselspitze heran. In der Aussenwand werden diese dagegen nach oben hin verschwommener, weniger zahlreich und länger gestreckt, bis sie in die dunklen Streifen übergehen, welche, wie bei Dianthus (vgl. Fig. 10), mehrere Banden begrenzen, die bei der äussersten Einstellung von einer radialen Längswand quer zur anderen laufen. Der Radialschnitt lehrt, dass sich dabei die Aussenwand zugleich mehr und mehr

1) Litteratur: Kraus, l. c., pag. 106; Leclerc, l. c., pag. 42, mit Tafel 3, Fig. 5—8.

2) Dabei ist allerdings wieder von den Randbündeln gestreckter verholzter Zellen abgesehen, die unterstützend eintreten wie bei Dianthus.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0215-8

verdickt und von den dunklen Streifen bis ans Lumen durchsetzt ist. Die äussere Grenzlinie desselben ist daher den Streifen entsprechend gewellt und z. T. tief eingeschnitten (vgl. Fig. 6). Die Banden gehen auch auf die Radialwand über, verlieren aber auf diesen nach der Innenwand zu ihre zarte, weiche Begrenzung, indem sie miteinander anastomosiren und breitere, kürzere Querspalten zwischen sich lassen.

Endergebniss: Die Ursache des Aufspringens ist die Längsspannung zwischen der infolge ihrer stark ausgesprochenen Streifung sich stark verkürzenden Aussenwand der Epidermis einerseits, und den mit kürzeren Querporen versehenen inneren dünnen Längswänden derselben resp. den Randbündeln aus derbwandigen Zellen (mit nach innen wachsender Zellenlänge und Steilstellung der Poren) anderseits.

3) Lychnis vespertina Sibth., Kapsel[1]).

Die Aussenepidermiszellen der Kapselzähne sind abweichend von denen der beiden vorigen Gattungen pallisadenartig radial gestreckt. Von der Aussenfläche gesehen erscheint ihr Lumen ungefähr sternförmig, weil die Radialwände mit Verdickungsleisten besetzt sind, die, eng gedrängt, den Zellraum auf mehrere schmale Kanäle verengen (s. Fig. 16); nur in der Nähe der Innenwand erweitert sich das Lumen (Fig. 14). Bei der starken Verdickung der radialen Pallisadenwände ist es nicht zu verwundern, wenn sich die Aussenhaut (gerechnet bis zur Erweiterung des Lumens) sowohl in der Längs- als in der Querrichtung beträchtlich verkürzt und zwar in der ersteren um ca. 15 %, in der letzteren um ca. 10 %. Die schwächere Abnahme in der Quere überrascht auf den ersten Blick, jedoch wird sie verständlich, wenn man die Anordnung der Micellreihen innerhalb der Schichten beachtet. Untersucht man nämlich einen dünnen Flächenschnitt durch die äussere Hautzone, so zeigt sich, dass sich die radialen Verdickungsbänder, nach aussen, zu quer über die Zelle verlaufenden Leisten vereinigen (vgl. Fig. 17, in der ausnahmsweise wenige Querbänder hervortreten). Somit sind die Micelle in der Aussenwand quergestreckt. In den Radialwänden *ziehen sie radial, soweit die getrennten* Verdickungsbänder laufen; *in der Nähe des Lumens erleidet* aber die Wandsculptur, und somit wohl *auch die innere Structur, wie* bei Saponaria, eine Aenderung. *Die langen Spaltenzüge gehen nämlich* in getrennte, kürzere und breitere Poren über, *die weiterhin rundlich* werden (vgl. Fig. 14). *Die Micelle scheinen hier an tangentialem Durch*messer zu gewinnen. *Auf der Innenwand sind sie jedenfalls wie auf der* äusseren quertangential gestellt.

---

1) Litteratur: Steinbrinck, Dissertation von 1873, pag. 44.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0216-3

Durch die angegebene Orientirung der Micelle erklärt sich, dass auch die »Aussenhaut« von Lychnis bei Wasserentziehung und -zufuhr, wie an Schnitten constatirt wurde, doppelte Krümmung erleidet, wie die von Dianthus: auf Querschnitten wird sie innen, auf Längsschnitten aussen concav. Ebenso wie die letzteren verhalten sich auch solche durch die vollständige Epidermis.

Die Pflanze begnügt sich jedoch auch hier nicht mit den epidermalen Spannungen. Sie ist vielmehr mit der Verstärkung der Kapselwandung noch erheblich weiter gegangen als bei Saponaria oder Dianthus. Denn die verholzten Zelllagen, welche dort nur an den Rändern der Zähne angetroffen werden, ziehen hier über die ganze Fläche derselben hinweg und sind sehr mächtig ausgebildet. Längsschnitte aus ihr krümmen sich ebenso wie die ganze Klappe. Die in ihr von aussen nach innen fortschreitende Abnahme der Längsschrumpfung ist, wie bei Saponaria und Dianthus, z. T. auf die mächtigere Ausbildung der äusseren Querwände, z. T. auf die Aufrichtung der Poren, z. T. aber auch wiederum auf die verschiedenartige Sculptur von Wänden gleicher Porenrichtung zurückzuführen.

Dass sich auch der ganze Zahn-Querschnitt beim Austrocknen auswärts krümmt, ist u. a. der nach innen stark abnehmenden Dicke der radialen Längswände zuzuschreiben.

Ergebniss: Die Ursache des Aufspringens ist die von innen nach aussen successive durch mehrere Zelllagen hindurch fortschreitende Abnahme der Schrumpfung in der Quer- und Längsrichtung, welche in der äusseren Ausgestaltung der Zellen, sowie in deren Wandstructur, begründet ist.

4) Spergula arvensis L., Kapsel [1]).

Die Kapsel von Spergula arvensis, die mit 5 Klappen aufspringt, ist dadurch besonders interessant, dass ihre vollständigen Klappen infolge des Wasserverlustes fast regelmässig dieselbe entgegengesetzte Doppelkrümmung erleiden, wie sie uns von der »Aussenhaut« der Dianthus-Zähne her schon bekannt ist. Allerdings treten die beiden Krümmungen nicht gleichzeitig auf. Nach dem Aufspringen schlagen sich die Klappen zuerst einfach der Länge nach auswärts um und verharren in diesem Zustande. An solchen Kapseln jedoch, die sich schon vor längerer Zeit geöffnet haben, findet man die oberen Klappenhälften in der Quere einwärts gefaltet, oft soweit, dass die Innenflächen ihrer Hälften sich berühren. Beim Benetzen wird umgekehrt, zuerst die Querkrümmung, und später die Längskrümmung rückgängig gemacht.

---

1) Litteratur: Kraus, l. c., pag. 207; Steinbrinck, Dissert., pag. 45.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0217-9

Da sich nur am Rande der Klappen einige derbe, verholzte Zellen und im übrigen nur zartes, an reifen Früchten gänzlich kollabirtes Parenchym unterhalb der äusseren Epidermis findet, so ist diese allein für jene Formveränderungen verantwortlich zu machen.

Ihre wichtigste Eigenthümlichkeit ist bereits pag. 209 erwähnt worden; (vgl. auch Fig. 8); aber eine lehrreiche Thatsache muss bezüglich der dort beschriebenen Verdickungsscheiben noch nachgetragen werden. — Wir berichteten ja von den dynamischen Tafeln der Linaria- und Helianthemum-Kapsel, dass ihre längsten Tangentialdurchmesser im ganzen quer liegen, dass sich aber die Tafelreihen vom oberen Theile des Zahnes resp. der Klappe aus nach den Seitenrändern zu bogenförmig abwärtsneigen, um sich an den Rändern selbst diesen nahezu parallel zu stellen. Ganz entsprechendes gilt nun auch von den Epidermiszellen der Spergula. Das heisst: nicht etwa diese Zellen selbst ändern ihre Richtung, sie bleiben vielmehr längsgestreckt, ihre Verdickungsscheiben jedoch unterliegen derselben Stellungsänderung wie jene ganzen Tafeln, sie setzen also nach dem Rande zu sehr schief an die geschlängelten Längswände der Epidermis an.

Hiernach ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass es thatsächlich, wie bei den übrigen Caryophyllaceen, die Schrumpfung der Aussenwand senkrecht zu der Scheibenfläche ist, welche activ das Aufspringen und Auswärtsschlagen der Klappen in ihrer Längsrichtung bewirkt. Als Widerstandslage kann nur die Innenwand der Epidermis, vielleicht sammt einem grösseren oder kleineren Theil der Seitenwände in Betracht kommen. In der That zeigt diese Wand der äusseren gegenüber eine ähnliche Differenz der Sculptur, wie sie vorher bei Saponaria angegeben worden ist. Ihre Poren sind kurz-elliptisch, in der mittleren Region der Klappenfläche ebenfalls quergerichtet, in den seitlichen zu den schiefen Aussenleisten entgegengesetzt angeordnet. Dieser Sculpturunterschied innen und aussen scheint, wie schon früher bemerkt, eine geringere Tangentialschrumpfung in den, zum Längsdurchmesser der kürzeren und breiteren Poren senkrechten Linien nach sich zu ziehen. Somit wäre die eigentliche Oeffnungsmechanik der Spergula-Kapsel als aufgehellt zu betrachten.

Was nun aber noch die nachträgliche, zweite (einwärtsgerichtete Quer-) Krümmung anbetrifft, so scheint mir für sie dieselbe Erklärung geboten, wie für die quere Einwärtsbewegung der Dianthus-Epidermis; d. h. sie beruht auf der Normalschrumpfung der Schichten, welche die Verdickungsscheiben transversal zu ihrer Fläche durchsetzen. In der That sieht man an ausgetrockneten Querschnitten wie bei Dianthus sehr vielfach die Innenwand in das Lumen hineingestülpt. Dass diese zweite Krümmung sich nur langsam vollzieht, mag in dem mechanischen Widerstande seinen Grund haben, den die ziemlich dicke, verholzte Innenwand

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0218-5

der Biegung entgegensetzt. Mit dieser Auffassung steht im Einklang, dass die Einwärtsbewegung der Klappe bei der Benetzung mit Wasser im Gegentheil sehr rasch rückgängig gemacht wird.

5) Kapseln von Silene Otites Sm, Gypsophila muralis L, Luzula campestris DC.

Bei Silene und Gypsophila hat sich meine Untersuchung darauf beschränkt, das Vorhandensein einer sehr deutlich markirten Querstreifung der äusseren Epidermiswand in den Zähnen, ganz wie bei Saponaria oder Dianthus, zu konstatiren. — Die Flächenansicht, sowie Quer- und Längsschnitte der Kapsel von Luzula campestris lassen vermuthen, dass das Aufspringen der Kapsel auch hier der überwiegenden Längsschrumpfung der äusseren Epidermiswand zu verdanken ist. Die Streifen derselben sind allerdings nur hin und wieder sichtbar; die Lage ihrer Micellarreihen ist aber aus der Existenz von Querporen zu entnehmen (vgl. den Radialschnitt Fig. 7). Der Oeffnungsmechanismus dürfte am meisten dem von Dianthus entsprechen, und die innere Grenzlamelle der Aussenwand im Verein mit den radialen Längswänden der Epidermis als Widerstandslage anzusehen sein.

6) Bemerkungen über den muthmasslichen Oeffnungsmechanismus von Farnsporangien und Angiospermen-Staubbeuteln.

Nach den auf den vorangehenden Blättern vorgetragenen und den früheren von Nägeli, Schwendener Zimmermann, Eichholz, und mir gesammelten Erfahrungen erscheint es, wie nun wohl zugegeben werden wird, kaum denkbar, dass nicht auch in den bisher in dieser Hinsicht noch nicht genau geprüften Mechanismen der Angiospermen-Pollensäcke und verschiedener Sporenbehälter die Lage der Schichten und Streifen, resp. Poren oder Verdickungsleisten nicht ebenfalls eine hervorragende Rolle spielen sollte. Die vorliegenden Mittheilungen bieten im Vergleich mit den bisherigen Veröffentlichungen über die letztgenannten Organe mancherlei Anhaltspunkte zu Muthmassungen über den speciellen Einfluss der Schichten- oder Poren- und Leistenlage in gewissen Einzelfällen. So finden sich in den Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères von Leclerc du Sablon wiederholt Andeutungen, dass die Flächenschrumpfung der Membranen senkrecht zu den Verdickungsbändern ein Maximum ist, so z. B. pag. 104 bei der Besprechung von ringförmig verdickten Zellen aus dem Endothecium der Datura Stramonium, pag. 108 bei der Auseinandersetzung über die Bedeutung der Querleisten von Delphinium orientale und entsprechend pag. 114 bei der Klappe von Mahonia iaponica, sowie pag. 120 bei Nicotiana Tabacum. In anderen Fällen scheint die überwiegende Normalschrumpfung innerhalb der jeweiligen Ebene der Verdickungsbänder im Sinne der queren Einwärtskrümmung bei Spergula und Dianthus ausschlaggebend zu sein, wie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0219-3

in den Beispielen[1]): Malva silvestris pag. 104, Hedysarum flexuosum pag. 105, Antirrhinum maius pag. 111. Bei Antirrhinum verlegt Leclerc selbst die Krümmungsebene in die Richtung der schief verlaufenden Leisten, zieht aber in seiner ganzen Abhandlung durchweg als Ursache der hygroskopischen Spannung nur einen, wohl vielfach mehr gemuthmassten als bewiesenen Gegensatz zwischen stärker quellungsfähiger Cellulose und weniger quellbarer verholzter Wandmasse heran, ohne die Lage der Hauptquellungsaxen im Zusammenhang mit dem anatomischen Bau zu bestimmen. Zudem berücksichtigt er nicht, dass Schinz wiederholt Faltungen der unverdickten Membran beobachtet hat, welche die ihr zugeschriebene Betheiligung als activer Lamelle bei der Erzeugung von Krümmungen ausschliessen.

Auch der Versuch, die Spannungen, welche das Aufspringen der Farnsporangien bewirken, mit denen sich namentlich Schrodt eingehend beschäftigt hat, im Anschluss an unsere Textfigur pag. 211 zu deuten, scheint mir im Hinblick auf die nach Schinz' Tafel I Fig. 1 u. 2 copirten Figuren 22a u. b unserer Tafel nicht aussichtslos. Ferner dünkt mir die Untersuchung der Frage nicht von der Hand zu weisen zu sein, ob das »Springen« der Farnsporangien, das der ersten Auswärtsbewegung der Annuli folgt, vielleicht auf Oscillationen zurückgeführt werden könnte, wie sie beim Austrocknen oder der Imbibition von Geweben nicht selten zu beobachten sind. Man findet nämlich öfters, dass nach dem Verdunsten der Flüssigkeit die sonst durch die Imbibition bewirkte Krümmung zunächst zunimmt, um erst nach einigen Augenblicken in die entgegengesetzte überzugehen; entsprechendes zeigt sich dann auch bei der Wasserzufuhr. So verhalten sich z. B. die »Aussenhaut« von Dianthus, die quergeporte Lage des Stereoms der Erodium-Granne u. a. Gewebe. Schrodt zieht zur Erklärung des Springens den Luftdruck heran; jedoch bleibt es mir immer noch unerklärlich, warum die Luft durch die Aussenhaut so urplötzlich in grösserer Menge in den Zellraum eindringen sollte, anstatt allmählich hinein zu diffundiren.

Es liegt mir übrigens vollständig fern, mit diesen letzten Andeutungen allseitig wohlerwogene Hypothesen aufstellen zu wollen. Der einzige Zweck derselben ist, zu einer neuen Bearbeitung der erwähnten Mechanismen anzuregen und, da es mir selbst an Musse zu einer solchen fehlt, Anderen möglicher Weise nützliche Winke für die Ausführung der gewiss lohnenden Untersuchung zu geben.

---

1) Diese Erklärung ist ja auf die »Griffzellen« nicht minder anwendbar wie auf »Bank«- oder »Stuhlzellen«. In Fig. 23 ist nach Schinz Tafel III Fig. 22 ein Querschnitt durch zwei »Bankzellen« copirt, um durch die eingetragene Hülfslinie an die in unserer Textfigur gegebene Erklärung zu erinnern.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0220-4

Erklärung der Tafel.

Vorbemerkung: Sämmtliche Figuren, welche Schnitte darstellen, sind so orientirt, dass die beim Schrumpfen concav werdende Seite links liegt. — *e* bedeutet stets die äussere, *i* die innere Epidermis und *h* die Hartschicht. — Nur die mechanisch wirksamen Elemente sind gezeichnet.

Fig. 1. Linaria vulgaris, Kapselzahn; radialer Längsschnitt. (320/1).
Fig. 2. Antirrhinum maius[1]); ebenso. (320/1).
Fig. 3. Encephalartos horridus, Pollensack; Querschnitt. (320/1).
Fig. 4. Stangeria paradoxa, Pollensack; Querschnitt in Wasser. (320/1).
Fig. 5. Stangeria paradoxa, Pollensack; derselbe Schnitt wie Fig. 4; aber trocken. (320/1).
Fig. 6. Saponaria officinalis, Kapselzahn; Theil eines radialen Längsschnitt vom Rande. (180/1).
Fig. 7. Luzula campestris, Kapselklappe; Radialschnitt der Aussenepidermis. (360/1).
Fig. 8. Spergula arvensis, wie vorher. (360/1).
Fig. 9. Dianthus prolifer, Kapselzahn; Aussenepidermiszelle im Radialschnitt, theilweise entwässert. (360/1).
Fig. 10. Wie vorher, Flächenansicht. (180/1).
Fig. 11. Wie vorher, Querschnitt trocken. (180/1).
Fig. 12. Wie vorher, dieselbe Zelle feucht. (180/1).
Fig. 13. Wie vorher, eine andere Zelle in Kali. (180/1).
Fig. 14. Lychnis vespertina, Kapselzahn; Aussenepidermiszelle im Radialschnitt. (180/1).
Fig. 15. Lychnis vespertina, Kapsel, mittlere Höhe; Aussenepidermis von der Fläche. (360/1).
Fig. 16. Lychnis vespertina, Kapsel-Zahn; Aussenepidermiszelle von der Fläche bei mittlerer Einstellung. (360/1).
Fig. 17. Dieselbe Zelle bei der äussersten Einstellung. (360/1).
Fig. 18. Siehe Text, Seite 208.
Fig. 19. Helianthemum guttatum, Kapsel; Aussenepidermiszelle bei der äussersten Einstellung. (360/1).
Fig. 20. Dieselbe Zelle bei der innersten (tiefsten) Einstellung. (360/1).
Fig. 21. Helianthemum guttatum, Kapselspitze; Theil eines Radialschnitts. (360/1)
Fig. 22. Scolopendrium officinarum, Sporensack; Annuluszellen im optischen Durchschnitt. Copie nach Schinz, »Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke«, Tafel 1, Fig. 1 *D* und Fig. 2.
a) im feuchten, b) im trockenen Zustande.
Fig. 23. Mahonia japonica, Staubbeutel; Querschnitt von 2 Endotheciumzellen in Wasser. Copie nach Schinz, l. c., Tafel III, Fig. 22.

1) Die Fig. 2 ist insofern nicht ganz genau, als die drei grösseren Porenkanäle keine offenen Verbindungen von Nachbarzellen darstellen, sonden von der Mittellamelle durchquert sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05166-0221-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: 74

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

Artikel/Article: Ueber die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. 193-219