

als *Oncobyrsa* erkannt und die wirklichen *Chantransia*-Fäden von den rothen Algenfäden geschieden sind, für die letzteren den früher auf alle drei Formen bezogenen Namen noch reserviren in der Hoffnung, dass sie an dem früheren Fundorte oder anderswo noch einmal angetroffen und in ihrer wahren Natur erkannt werden.

Heidelberg, Botanisches Institut.

52. Oscar Eberdt: Ueber das Palissadenparenchym.¹⁾

Eingegangen am 21. October 1888.

Einleitung.

Eine physiologische Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems der Pflanzen zu geben, damit haben sich, wie bekannt, hauptsächlich STAHL und HABERLANDT beschäftigt. Aber die Meinungen beider stehen sich völlig diametral gegenüber, und trotz weiterer Schriften, die sich der Erklärungsweise des einen oder des andern der

1) Als Litteratur dieses Gegenstandes führe ich an:

1. E. STAHL. Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. — Bot. Ztg. 1880. Nr. 18—24.
2. E. STAHL. Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. 1880. Nr. 51.
3. E. STAHL. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 16. Band. 1883.
4. G. HABERLANDT. Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. PRINGSHEIMS Jahrbücher f. wissenschaftl. Bot. Bd. XIII. 1881.
5. G. HABERLANDT. Physiologische Pflanzenanatomie. 1884. pg. 180 ff.
6. G. HABERLANDT. Ueber das Assimilationssystem. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft. 4. Jahrg. Heft 6 p. 206—236.
7. H. PICK. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralblatt 1882. Nr. 37—38.
8. E. HEINRICHER. Ueber isolateralen Blattbau etc. PRINGSHEIMS Jahrb. f. w. Bot. 1884. 15. Bd. pg. 502 ff.
9. A. F. W. SCHIMPER. Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitg. 1885. Nr. 47—49.

genannten Forscher anschlossen, ist die Discussion dieses Themas noch längst nicht als abgeschlossen zu betrachten.

Bekanntlich macht STAHL Form und Stellung der assimilirenden Zellen von den Beleuchtungsverhältnissen abhängig, HABERLANDT dagegen erblickt in der Oberflächenvergrößerung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege diejenigen Principien, von welchen der anatomische Bau des assimilatorischen Gewebesystems abhängig ist; hauptsächlich soll es seiner Meinung nach das letztere Princip der „Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ sein, welches, auf verschiedene Weise zur Anwendung kommend, Form und Stellung der assimilirenden Zellen bestimmt.

Nach STAHL setzt sich das Assimilationsgewebe aus zwei Hauptformen zusammen, den Palissadenzellen und den Schwammparenchymzellen. Erstere, viel länger als breit, stehen senkrecht zur Blattfläche, in ihnen bedecken die Chlorophyllkörner die zur Blattfläche senkrechten Wandpartien, befinden sich also dem senkrecht auf die Blattfläche treffenden Sonnenlicht gegenüber in Profilstellung. Das Licht ist demzufolge nach STAHL derjenige Factor, welcher die Profilstellung der Körner bewirkt. Dagegen ist nach HABERLANDT die Stellung der Körner nicht durch das Licht bestimmt, sondern die parallel mit der Blattoberfläche gehenden Zellwände des Palissadenparenchyms sind deshalb von Chlorophyllkörnern entblösst, weil durch sie sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, weil durch sie ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet. In den Schwammparenchymzellen, welche in der Richtung der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung aufweisen, können die Chlorophyllkörner senkrecht einfallendem Licht gegenüber die Flächenstellung einnehmen, welche geringeren Lichtintensitäten entspricht.

Der Ansicht STAHL's hat sich PICK angeschlossen, während HEINRICHER mit HABERLANDT einer Meinung ist; auch SCHIMPER ist in einer Abhandlung (v. Litterat. unter 9) auf den Bau des Assimilationssystems zu sprechen gekommen und giebt der STAHL'schen Ansicht den Vorzug.

Stoffableitung.

Der Gedanke, dass die Stoffableitung in einer englumigen, langgestreckten Zelle schneller erfolgt, als in einer, die nach allen Richtungen hin fast gleiche Ausdehnung besitzt, ist ja wohl an und für sich unangreifbar. Auch dass die Querwände der Palissadenzellen deshalb von Chlorophyllkörnern unbesetzt geblieben sein sollen, weil durch sie hindurch sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, resp. durch dieselben ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet, ist wahrscheinlich, nicht aber, meine ich, dass die Seitenwandungen vom Strom der auswandernden Assimilationsproducte vollständig unberührt bleiben,

wie dies HABERLANDT annimmt. Wir müssen doch in Betracht ziehen, dass der Strom der Assimilate sich im Plasma und mit dem Plasma bewegt, welches sich an den Wandungen der Zelle hinzieht, und schon aus diesem Grunde will es mir als wahrscheinlich erscheinen, dass die Seitenwandungen dennoch berührt werden, es sei denn, dass man sich denke, nur in der äussersten, von den Wänden am meisten entfernten Schicht des Plasmastranges bewegten sich die Assimilate. Aber dass durch diese Seitenwände hindurch kein Stoffverkehr stattfindet, wie man wohl auch annehmen könnte, schliesse ich daraus, dass ich wohl Palissadenzellen gefunden haben, deren Seitenwandungen durch Inter-cellularräume vollständig getrennt waren, niemals aber eine solche, deren Querwände ohne jeden Zusammenhang mit denen einer andern Palissadenzelle gewesen wären. Im Gegentheil kann man oft bemerken, ausser bei den von mir später angeführten Versuchspflanzen noch bei *Eucalyptus globulus*, *Silphium gummiferum*, *Silphium laciniatum* etc., dass zwei, drei und mehr Palissadenzellen mit ihren Querwänden sich an diejenige einer andern Zelle anschliessen.

Sind Palissadenzellen die für starke Lichtintensitäten, flache Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform?

In einer früheren Arbeit sind von mir Untersuchungen beschrieben worden, welche die Einwirkung äusserer Factoren auf die Ausbildung des Assimilationssystems der Wasserpflanzen kennzeichnen. In der vorliegenden sollen Versuche mit Landpflanzen behandelt werden, welche ich anstellte, um das Verhalten der letzteren gegen wechselnde Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse sowie die respectiven Veränderungen, welche die Gewebeanordnung ihrer Blattorgane dabei erlitt, zu studiren.

Wie bekannt ist ein Hauptstützpunkt der von STAHL aufgestellten Theorie die von ihm gemachte Beobachtung, dass auf der Oberseite der von dem Sonnenlicht dauernd getroffenen horizontalen Blätter sich Palissadenparenchym ausbildet, während in ebensolchen im Schatten gewachsenen Blättern die Ausbildung desselben unterbleiben oder doch nur kümmerlich erfolgen soll. Als Belege für diese Behauptung führt genannter Forscher die Sonnen- und Schattenform des Laubes von *Fagus*, *Lactuca scariola*, *Iris Pseudacorus* u. s. w. in Abbildung und Beschreibung vor, am eingehendsten aber behandelt er den Blattbau der Buche. Um den Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblatt dieses Baumes genau zu kennzeichnen, will ich hier STAHL's eigene Worte anführen: „Ausser durch ihre Grösse unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern durch ihre zartere Structur. — Im Sonnenblatt ist beinahe sämtliches Assimilationsparenchym als Palissadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äusserst enger und hoher Palissadenzellen;

es folgen weiter nach innen noch eine oder zwei Lagen ähnlicher Zellen, wie denn auch an die Oberhaut der Blattunterseite eine Palissadenschicht grenzt.

Das Schattenblatt besteht dagegen ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen, die, wie die Flächenansicht zeigt, mit ihren verlängerten Armen verbunden werden (soll es wohl heissen, nicht „wird“, wie im Texte steht). Die Zellen der obersten Zellschicht allein zeigen eine sich an die der Palissadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen ausgebildet. Hier nimmt ein Theil der Körner Profil-, der andere eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein.“¹⁾

Aus alledem zieht nun STAHL den Schluss: „Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform.“¹⁾ Das heisst also, etwas anders ausgedrückt: Im Schattenblatt müssen mehr Schichten von flachen Schwammzellen sich nachweisen lassen als im Sonnenblatt, und im Sonnenblatt mehr Lagen von Palissadenzellen als im Schattenblatt. — Aber nur der letzte dieser beiden Sätze wird durch die Untersuchung zuweilen bestätigt, der erste überhaupt nicht, und selbst aus STAHL's Zeichnungen der Querschnitte von Buchenblättern geht hervor, dass das Schattenblatt keine einzige Lage des Schwammparenchyms mehr zeigt als das Sonnenblatt. Ausserdem hat aber auch HABERLANDT in seiner Schrift: „Ueber das Assimilationssystem“ nachgewiesen, dass diejenigen Zellen auf der Oberseite des Buchen-Schattenblattes, welche STAHL als Trichterzellen bezeichnet (der Name „Trichterzellen“ ist von HABERLANDT eingeführt und nur für eine ganz bestimmte Zellform giltig) gar keine solchen, sondern dass es echte Palissadenzellen sind, zufolge ihrer Länge und Chlorophyllstellung. „Ihre Annäherung an die Trichterform“, sagt HABERLANDT, „ist eine so geringe, dass die die Seitenwände bekleidenden Chlorophyllkörner theils vollständig, theils nahezu die Profilstellung einnehmen.“²⁾

Ich habe viele im Schatten gewachsene Blätter untersucht und die Annahme STAHL's, dass die Schwammzellen die für geringe Lichtintensitäten angemessenere Zellform wären, durchaus nicht bestätigt gefunden. Denn im Schattenblatt von *Magnolia acuminata* L. fand ich zwei Lagen Palissadenzellen, gerade wie im Sonnenblatt und auch keine einzige Schicht von Schwammzellen mehr. Bei einem Sonnenblatt von *Trop. maius* fand ich eine Lage Palissadenparenchym, bei einem totalen Schattenblatt fand ich ebenfalls diese Lage; wiederum war auch in der Anzahl der Schwammparenchymschichten beider Blätter kein Unter-

1) E. STAHL. Ueber d. Einfluss d. sonn. oder schatt. Standortes auf d. Ausb. d. Laubbl. Sep. Abdr. pg. 6 u. 7.

2) G. HABERLANDT. Ueber d. Assimilationssystem. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft. IV. Jahrg. 6. Heft, pg. 224.

schied. Bei *Chelidonium maius*, im directen Licht gewachsen, (die Pflanze stand an einer, durch heruntersickerndes Abfallwasser feuchten, den ganzen Tag über von der Sonne getroffenen, geraden Erdwand) zeigte mir der Querschnitt des Blattes eine Schicht Palissadenzellen und drei Reihen Schwammparenchym; der von Blättern eines Pflanzenexemplars, welches im totalen Schatten erwachsen war, zeigte ebenfalls eine Schicht Palissadenzellen und drei Reihen von Schwammparenchym. *Helianthus annuus*, Sonnenblatt, zeigt zwei Lagen sehr langer Palissadenzellen, mehrere künstlich herangezogene Schattenblätter zeigen daselbe. In den Schattenblättern letzterer Pflanze waren die Palissadenzellen allerdings nur ungefähr halb so lang als die der Sonnenblätter, dies rührte aber daher, dass die Schattenblätter überhaupt nur die Hälfte der Dicke der Sonnenblätter besaßen. Diese angeführten Untersuchungen mögen genügen um den Beweis zu liefern, dass nicht durchgehends starkes Licht zur Ausbildung von Palissadenzellen nothwendig ist, wie dies zufolge STAHL's Beobachtungen bei *Lactuca scariola* und *Iris Pseudacorus* der Fall, sondern dass es viele im diffusen Licht resp. im Schatten erwachsene Pflanzen giebt, deren Blätter Palissadenparenchym aufweisen. Jedenfalls kann der Satz STAHL's: „Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform“ nurmehr eine bedingte Giltigkeit haben.

Aber nicht nur davon will ich den Beweis erbringen, dass Schattenblätter Palissadenparenchym besitzen, ebenso ausgebildet wie bei Sonnenblättern, sondern ich will weiterhin zeigen, dass Palissadenzellen sogar ausgebildet werden, ohne jedes Zuthun des Lichtes.

Zu diesem Zwecke stellte ich mehrere Untersuchungen an, von denen ich nur auf die mit *Clematis integrifolia*, *Phlox paniculata* und *Tropaeolum maius* näher eingehen will.

Trotzdem die jüngsten Blätter von *Clematis integrifolia*, welche mit den Rändern der Blattlamina noch fest zusammenhängen, so dass die Unterseite nur von Licht getroffen werden kann, auf der morphologischen Oberseite noch kein Palissadenparenchym zeigen, so findet sich doch späterhin, wenn die Blätter von einander sich gelöst haben und dem Sonnenlicht kurze Zeit ausgesetzt gewesen sind, eine Reihe Palissadenzellen, die, Anfangs noch kurz, rasch mit dem Wachsthum des Blattes fortschreitend, an Länge zunehmen. Hier scheint es also, als wenn das Licht erst einen Reiz ausüben müsste, um die Ausbildung des Palissadenparenchyms oberseits anzuregen. Ein einfacher Versuch lehrt das Gegentheil. — Ich stülpte über den Spross, an welchem sich ein solches zusammenhängendes, ganz junges Blattpaar befand, einen oben verschlossenen, ungefähr 20 cm weiten und 45–50 cm hohen Cylinder aus Pappe, den ich, um ihn besser gegen den Einfluss der Witterung zu schützen, mit einer Schicht aus Guttapercha überzogen

hatte. Seitlich war am oberen Ende des Cylinders eine Oeffnung angebracht zum Zweck der Ventilation, welche leicht mit Watte verstopft war. Den Cylinder befestigte ich so, dass seine Stellung nicht verändert werden konnte.

Nach ungefähr drei Wochen schnitt ich den Spross ab und untersuchte nun zuerst die eigentlichen Versuchsblätter, welche natürlich jetzt von einander getrennt waren, dann die drei weiteren Blattpaare, welche sich ausserdem gebildet hatten, und fand ebenso, wie in den andern, bei directer Insolation gewachsenen Blättern, eine Reihe Palissadenparenchym auf der Oberseite des Blattes, in welchem die Chlorophyllkörner Profilstellung einnahmen. Die Palissadenzellen waren dreimal so lang als breit und zeigten keine Spur einer anormalen Gestaltung. Eine Verschiedenheit bezüglich der Zahl der Lagen des Schwammparenchyms beider, des Sonnen- wie des Schattenblattes war nicht vorhanden.

Ein gleiches Resultat hatte ein Versuch mit *Phlox paniculata*. Die ausgewachsenen, wagrecht zum einfallenden Licht orientirten Blätter zeigen zwei Reihen fest aneinandergeschlossenes Palissadenparenchym und vier Lagen Schwammparenchym. Die jugendlichen Blätter sind senkrecht zum einfallenden Licht orientirt und liegen am Sprossgipfel so aneinander, dass die älteren die jüngeren decken, und die jüngsten also wohl kaum vom Licht getroffen werden können. Bei diesen war ebenfalls wie bei *Clematis* ausgebildetes Palissadenparenchym noch nicht zu erkennen.

Ich wiederholte nun den oben beschriebenen Versuch, brachte den ganzen Spross unter einen gleichen Pappcylinder und untersuchte nach Verlauf von ca. drei Wochen in gleicher Weise. Das Resultat war das erwartete, denn es fanden sich auf der Oberseite zwei Reihen festgeschlossener Palissadenzellen mit Chlorophyllkörnern in Profilstellung, darauf folgten vier Lagen Schwammparenchym.

Von *Tropaeolum maius* säete ich Samen aus und liess dieselben im dunkeln Raum keimen. Die so erwachsenen Pflanzen wurden ungefähr 20 cm lang und setzten viele Blätter an, die allerdings sehr klein blieben; die am besten ausgebildeten erreichten die Grösse eines Quadratcentimeters. Als ich solche und auch weniger gut ausgebildete untersuchte, und die angefertigten Querschnitte mit denen normaler, — also im directen Licht gewachsener — Blätter verglich, war ich erstaunt im innern Bau des Blattes so wenige und so geringe Unterschiede zu bemerken. Eine Differenz bezüglich der Anzahl der Lagen von Palissadenzellen zwischen Sonnenblättern von *Tropaeolum maius* und diesen im dunkeln Raum erwachsenen Blättern war überhaupt nicht vorhanden, ebensowenig wie bezüglich der Anzahl der Lagen von Schwammzellen. Die Chlorophyllkörner waren den Längswänden der Palissadenzellen angelagert.

Aus diesen letzteren Beobachtungen sowohl, wie aus den vorher angeführten geht hervor, dass Palissadenzellen in gleicher Anzahl der Lagen vorhanden waren, sowohl bei den im Schatten und im dunkeln Raum erwachsenen, als auch bei den Sonnenblättern, dass aber die Mehrbildung einer einzigen Lage Schwammparenchym bei den Blättern ersterer Art nicht nachgewiesen werden konnte. Ich kann auf Grund dieser Beobachtungen die Richtigkeit des STAHL'schen Satzes, dass „Palissadenzellen die für starke Lichtintensitäten, flache Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform“ sind nicht bestätigen.

Ruft das Licht selbständig Palissadenzellbildung hervor?

STAHL beantwortet diese Frage in bejahendem Sinne, was aus den folgenden zwei Stellen seiner Schrift hervorgeht.¹⁾ Dort heisst es: 1. „Zwischen den beiden Extremen kommen, je nach der Helligkeit der Standorte, alle denkbaren Mittelstufen vor. In Blättern, welche an sehr sonnigen Orten zur Entwicklung gelangt sind, und deren Spreite nicht horizontal, sondern schief aufstrebend orientirt sind, finden wir das Palissadengewebe auch auf der Unterseite entwickelt.“

2. „Die Erscheinung, dass Blätter, welche in horizontaler Lage Palissadenzellen nur auf der Oberseite aufweisen, solche auch auf der Unterseite ausbilden, wenn durch Torsion oder einfach Aufwärtskrümmung der Basis oder des Stieles die wagrechte Lage aufgegeben wird, ist so verbreitet, dass es überflüssig ist, weitere Beispiele anzuführen.“

STAHL macht selbstverständlich für diese Erscheinung, unter 2, welche, wie ich gern zugebe, hie und da auftritt, das Licht verantwortlich; mir ist es aber nicht gelungen trotz sehr energischer Belichtung von Blattunterseiten, auf denselben auch nur eine Spur von Palissadenparenchym hervorzurufen. Meine Versuchsobjecte waren *Hydrolea spinosa*, *Phlox paniculata* und *Clematis integrifolia*.

Bei *Clematis integrifolia* hielt ich die Ränder der Blattspreite mit Hollundermarkkugeln zusammen und stülpte darüber ein weites Probirglas, dessen Boden ich abgesprengt hatte, um die Transpiration nicht zu hemmen, resp. die Atmosphäre, in der die Blätter wuchsen, nicht allzusehr zu verändern. Das Probirglas wurde an einem Stabe befestigt, so dass seine Stellung nicht verändert werden konnte. Die Belichtung der Blattunterseiten war eine sehr energische, bis die Blätter völlig ausgewachsen waren, erwies sich aber bei näherer Untersuchung als wirkungslos, denn die Blattunterseite war nach Ablauf dieser Zeit von der eines Blattes in horizontaler Lage bezüglich des Palissadenparenchyms immer noch nicht verschieden. Mit *Phlox paniculata* ver-

1) E. STAHL. Ueber den Einfluss d. sonn. od. schatt. Standortes auf die Ausb. d. Laubblätter. Sep. Abdr. pg. 7 u. 9.

fuhr ich ebenso. Ein Spross dieser Pflanze, an dem ich die Blätter durch kleine Drahtklammern, an deren Spitzen sich Hollundermarkstreifen befanden, in einer und derselben Lage, sodass nur die Unterseite dem Licht ausgesetzt war, festhielt, wurde in ein ziemlich weites Probirglas mit abgesprengtem Boden gesteckt und letzteres befestigt. Ich liess diese Blattunterseiten dem Licht solange ausgesetzt, bis die Blätter völlig ausgewachsen waren, aber trotzdem war auch nach dieser Zeit auf den belichteten Blattunterseiten keine Spur von Palissadenparenchym zu sehen. Dasselbe fand sich, wie bei andern in horizontaler Lage gewachsenen Blättern von *Phlox paniculata* in zwei Reihen auf der morphologischen Oberseite, darunter vier Reihen Schwammparenchym.

Mit *Hydrolea spinosa* verfuhr ich anders. Bei dieser Pflanze brachte ich einzelne Blätter in eine veränderte Lage und hielt sie durch kleine Drahtklammern und Hollundermarkkugeln in derselben fest, so dass in dem einen Falle nur die Unterseiten der Blätter direct belichtet waren, in dem anderen das Blatt so zum einfallenden Lichte stand, dass Ober- wie Unterseite gleichmässig von demselben getroffen wurden. Aber weder in dem einen, noch in dem anderen Falle wollte es gelingen, Palissadenzellen auf der Unterseite nachzuweisen, und die Structur in dieser Lage ausgewachsener Blätter zeigte keinen Unterschied von derjenigen normal orientirter: eine Reihe Palissadenparenchym und darunter drei Reihen ziemlich fest aneinanderliegenden Schwammparenchym.

Von den am Eingang dieses Kapitels unter 1 angegebenen beiden Sätzen STAHL's gehet der erste entschieden zu weit. Wir haben gesehen, dass im tiefsten Schatten, ja selbst im dunklen Raum noch Palissadenzellen in den Blättern ausgebildet werden in ebendemselben oder doch fast demselben Umfang wie bei den Sonnenblättern, also kann davon, dass zwischen den beiden Extremen, hellstem Licht, tiefstem Schatten alle erdenkbaren Mittelstufen vorkommen, keine Rede sein. Was den zweiten Satz anlangt, so ist es durchaus nicht nothwendig, dass derartige schief aufstrebende Blätter, um Palissadenparenchym auf beiden Seiten ausbilden zu können an sehr sonnigen Orten zur Entwicklung gelangen. Ich habe z. B. ein Exemplar von *Silphium gummi-ferum* im Schatten gezogen und die Blätter desselben, die ebenfalls schief aufstrebend orientirt waren, zeigten auch Palissadenparenchym, auf der Ober- und Unterseite je zwei Reihen und zwischen denselben zwei Lagen Schwammparenchymzellen. Ausserdem sind aber diese Blätter ganz anders organisirt als solche horizontaler Lage; sie besitzen z. B. Spaltöffnungen auf der Ober- und auf der Unterseite, und direct unter diesen Spaltöffnungen weist das sonst ohne jeden Zwischenraum sehr fest an einander gefügte Palissadenparenchym grosse Lücken auf, und während man ein Blatt, welches in horizontaler Lage wächst, dadurch leicht zum Absterben bringen kann, dass man die morphologische

Oberseite desselben mit dunklem Papier überklebt, wächst ein Blatt von *Silphium*, mit dem man dasselbe Experiment macht, ruhig weiter, ein Beweis dafür, dass die morphologische Unterseite jederzeit im Stande ist, die Functionen der morphologischen Oberseite zu übernehmen.

Wenn nun STAHL das Vorkommen der Palissadenzellen auf der Unterseite bei dieser Art von Blättern auf den Einfluss des Lichtes zurückführen will, so ist mir unerfindlich, wie er damit das Vorkommen des Palissadenparenchyms auf den Unterseiten horizontaler Buchenblätter, die also doch zufolge ihrer Lage beschattet gewesen sein müssen, in Einklang bringen will. Diese beiden Beobachtungen stehen doch im directen Gegensatz zu einander.

Ueberhaupt lässt sich durch Untersuchungen nachweisen, dass gerade diejenigen Blätter, deren natürliche Stellung von Anfang ihres Wachstums an zum einfallenden Lichte so ist, dass ihre Ober- wie Unterseiten gleichmässig belichtet werden können, einestheils schon in den jüngsten Stadien, wo man von einem Lichteinfluss noch nicht reden kann, Palissadenparenchym aufweisen, andertheils im Schatten ebenso viel Lagen ausbilden, als im directen Licht. So zeigen Schattenblätter sowohl als Sonnenblätter von *Genista radiata* drei Reihen Palissadenzellen auf der Oberseite, auf der Unterseite zwei Reihen, in der Mitte liegt eine zweilagige Zone von Schwammparenchym. Die Blätter von *Genista procumbens* zeigen genau dasselbe, ebenso noch manche andere Arten dieser Gattung. Wollte man aber dem Licht wirklich eine schöpferische Wirkung zusprechen, so würde diese Ansicht sofort durch eine Beobachtung, die man an *Galium Aparine* machen kann, zerstört werden. Denn bei den Blättern dieser Pflanze, die ja ebenfalls so zum einfallenden Licht orientirt sind, dass Ober- wie Unterseite fast gleichmässig vom Licht getroffen werden können, findet sich das Palissadenparenchym nur auf der Oberseite in drei Schichten vertreten, während auf der Unterseite nur Schwammparenchym, und zwar in 4—5 Schichten erkennbar ist.

Man muss schliesslich, wenn man die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen zusammenfasst, zu dem Resultate gelangen, dass die Ausbildung des Palissadenparenchyms, wenn nicht immer; so doch in sehr vielen Fällen, eine ererbte Eigenthümlichkeit ist. Dies mögen weiterhin noch folgende Beobachtungen beweisen.

1. *Silphium gummiferum*.

Ein ganz junges Blatt, dessen Spitze noch 2 cm unter der Erdoberfläche sich befand, zeigte deutlich zwei Reihen Palissadenzellen auf der Oberseite und zwei Reihen auf der Unterseite. Die Zellen waren doppelt so hoch als breit.

2. *Genista procumbens*.

Ganz junges, von den älteren Blättern umhülltes Blatt vom Vege-

tationspunkt genommen, zeigt auf beiden Seiten Palissadenparenchym. Die Zellen sind anderthalb bis zweimal so lang als breit.

3. *Galium Aparine.*

Sehr junges, ebenfalls von dem Vegetationspunkt weggenommenes und von den älteren Blättern umhülltes Blatt, zeigt deutlich Palissadenparenchym auf der Oberseite, ungefähr anderthalbmal so lang als breit.

4. *Vinca maior.*

Sehr junges, vom Scheitel entnommenes Blatt, welches noch von zwei grösseren Blättern eingehüllt war, zeigte ebenfalls schon Palissadenparenchym. Die Zellen waren bereits sehr deutlich differenzirt.

5. *Veronica splendens.*

Ein in der Knospenlage befindliches Blatt zeigt zwei Schichten deutlich differenzirtes Palissadenparenchym. Die Zellen waren andert-halbmal so hoch als breit.

6. *Poa annua.*

Ein noch ganz in der Knospenlage befindliches Blatt zeigte Palissadenzellen auf beiden Seiten bereits sehr deutlich differenzirt.

Für das eigentliche assimilatorische Gewebe halte ich das Palissadenparenchym, für das transpiratorische das Schwammparenchym. Beide Gewebearten müssen sich in den allerjüngsten Stadien des Blattes schon vorfinden, denn das Blatt muss doch so eingerichtet sein, dass es seine Functionen, assimilatorisch und transpiratorisch thätig zu sein, erfüllen kann. Insofern als nun das Licht den Process der Assimilation einleitet, kann man wohl von einer gewissen Einwirkung desselben auf das Palissadengewebe reden; selbständig aber hervorrufen kann das Licht dieses gewiss nicht, es muss in der Pflanze die Anlage dazu von Anfang an vorhanden sein.¹⁾

In einem weiteren Abschnitte werde ich den Einfluss der Assimilation und Transpiration auf die Ausbildung des Blattgewebes darzulegen versuchen; an dieser Stelle erübrigt es nur noch auf einen Punkt einzugehen, welcher sich mit der STAHL'schen Ansicht über Gewebeausbildung in Blättern nicht in Einklang bringen lässt. Es ist dies das:

Verhalten der wintergrünen Blätter gegen Licht und Schatten.

Dieselben zeigen nach STAHL's eigenen Beobachtungen „selbst in sehr schattiger Lage noch eine relativ starke Ausbildung des Palissadengewebes.“

Die Untersuchungsobjecte STAHL's waren: *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis idaea* etc.

1) Vgl. NÄGELI. Mech. Theorie der Abstammungslehre, S. 44 u. 45.

Auch ich habe bei Schattenblättern von *Mahonia repens* und *Veronica splendens* Palissadenparenchym vorgefunden, aber nicht nur verhältnissmässig kräftig entwickelt, sondern sogar so stark, dass das Sonnenblatt und Schattenblatt sich in Bezug darauf absolut nicht unterscheiden liessen. Die Blattdicke der von mir untersuchten Sonnen- und Schattenblätter war die gleiche. Bei der Heidelbeere findet man an Blättern, die im tiefen Schatten sich entwickelt haben, wie dies STAHL selbst zugiebt, immer noch eine Lage sogen. Trichterzellen. Diese Beobachtung steht im directen Gegensatz zu denen, welche STAHL an den Blättern anderer nicht wintergrüner Pflanzen z. B. *Lact. scariola* gemacht hat. Denn an dem in einer 2 m tiefen Grube, also im tiefen Schatten gewachsenen Exemplare, zeigten die Blätter keine Spur von Palissadenparenchym. Ausserdem habe ich mich überzeugt, dass diese Trichterzellen nichts anderes als Palissadenzellen sind, und öfters habe ich auch nicht nur eine einzige Lage derartiger Zellen gefunden, sondern an Blättern im tiefsten Schatten zwei und drei, ebenso wie es schon STAHL selbst bei der Preisselbeere, *V. vitis idaea*, gefunden hat.

Ich habe Schattenblätter der beiden zuletzt genannten Pflanzen untersucht, die kleiner als die Sonnenblätter, dieselbe Dicke hatten, während sonst die Schattenblätter höchstens die Hälfte der Dicke der Sonnenblätter besitzen sollen, und gerade diese kleinen Schattenblätter zeigen sich, was innere Structur anlangt, den Sonnenblättern fast ganz gleich.

STAHL hat selbst eingesehen, dass das Verhalten der wintergrünen Blätter gegen Licht und Schatten nicht in den Rahmen seiner Ansicht hineinpasst und sucht etwaigen Angriffen dadurch zuvorzukommen, dass er sagt, dass: „an die langlebigen Blätter der immergrünen Gewächse noch andere Ansprüche, — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht werden, welche eine so weitgehende Accomodation an die Beleuchtungsverhältnisse, wie bei den im Herbst abfallenden Blättern, nicht gestatten.“ Aber wie käme man wohl zu der Annahme, dass Palissadenzellen ein besseres Schutzmittel gegen Frost sein sollen als Schwammzellen?

Demnach müssten ja die Sonnenblätter vieler Pflanzen, welche Palissadenzellen besitzen, eine ganze Menge Kälte aushalten können, viel mehr als die Schattenblätter, und man müsste nach dem ersten Frost beide Blattarten mit Leichtigkeit dadurch unterscheiden können, dass die Sonnenblätter zufolge ihrer vielen Palissadenzellen noch lebenskräftig, die Schattenblätter dagegen tot wären. Aber soviel ich weiss, ist dies nicht der Fall.

Die Annahme STAHL's, — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost, rufen auch bei den erwähnten Schattenblättern Palissadenzellbildung hervor, — würde übrigens auch in Widerspruch stehen zu einer Beobachtung PICK's, nach der ein Sonnenblatt von *Hedera Helix*

zwei deutliche Palissadenzellschichten besitzt, „während in Schattenblättern die betreffenden Lagen aus rundlichen, oder parallel der Blattoberfläche etwas gestreckten Zellen bestehen.“

Einfluss der Transpiration und Assimilation auf die Gewebeanbildung der Blätter.

Dass die Transpiration einen grossen Einfluss auf die Gestaltung des Blattgewebes ausüben muss, ist nicht schwer einzusehen. Denn durch die wechselnden äusseren Bedingungen, wie Feuchtigkeit und Trockenheit der Luft, wird entweder Turgescenz der Zellen herbeigeführt, oder der Wassergehalt derselben vermindert. Dieser Wechsel giebt sich in der Gestaltung der Gewebepartien kund, was folgende Versuche lehren.

Exemplare von *Trop. maius* wurden im trockenen Boden und in trockener Atmosphäre im directen Licht gezogen. Die Pflanzen bildeten viele Blätter aus, die aber sehr klein blieben und auf der morphologischen Oberseite mit einem dichten Haarfilz bedeckt waren. In Bezug auf Dicke erreichten diese Blätter die gewöhnlichen Sonnenblätter, ja übertrafen sie sogar manchmal.

Die eingehenden Untersuchungen der Blätter zeigten mir eine sehr lange und englumige Palissadenschicht. Die einzelnen Zellen dieser Schicht waren ohne jeden Zwischenraum dicht aneinander gefügt. Die Intercellularräume des Schwammparenchyms hatten sich sowohl der Anzahl als auch der Grösse nach vermindert, die Zellen selbst erschienen etwas radial gestreckt. Die Epidermis der Unterseite war dicker als die eines Blattes einer im feuchten Boden gewachsenen Pflanze. Die Cuticula der Oberseite erwies sich als stark verdickt, die Epidermiszellen zeigten sich sehr stark radial gestreckt, ausserdem war die Collenchymbildung eine geringe.

Sehen wir nun, welches Aussehen das Gewebe von Blättern derjenigen Pflanzen hat, die auch in trockener Atmosphäre, aber im feuchten Boden gewachsen sind. Diese Blätter zeigten ebenfalls eine Reihe Palissadenzellen, doch waren hier schon die Zellen hin und wieder weniger dicht an einander gefügt und einzelne Intercellularräume bemerkbar. Auch im Schwammparenchym waren die einzelnen Zellen mehr parallel zur Epidermis ausgebildet und mehr, vor Allem aber grössere Intercellularräume vorhanden, als im vorher beschriebenen Blatt. — Waren aber hier schon derartige Unterschiede bemerkbar, so mussten sie an den Blättern eines *Tropaeolum*-Exemplars, das im feuchten Boden und feuchter Atmosphäre gewachsen war, noch evidentere auftreten, und ich hatte mich in dieser Annahme nicht getäuscht. Die Lücken zwischen den einzelnen Palissadenzellen waren grösser geworden, ebenso hatten sich die Intercellularräume des Schwammparenchyms erweitert

und vermehrt. Im übrigen war die Cuticula dünn, die Epidermiszellen tangential gestreckt, Collenchymbildung nicht bemerkbar.

Weiterhin untersuchte ich Blätter von Pflanzen, die im Aquarium des botanischen Gartens zu Marburg in einer sehr feuchten Atmosphäre gewachsen waren, wo sie nicht viel transpiriren konnten, und bei einem sehr intensiven Licht. Auch diese Untersuchungen bestätigten den Einfluss der Transpiration. So fand ich bei *Dioscorea alata* dünne Cuticula, tangential gestreckte Epidermiszellen, eine Lage Palissadenparenchym und vier Reihen lockeres Schwammparenchym. Die Palissadenzellreihe zeigte kein sehr festes Gefüge. Ebenso fand ich bei *Hydrolea spinosa*, auch im Aquarium gewachsen, nur eine einzige Reihe Palissadenparenchym und drei, auch manchmal vier Reihen Schwammparenchym. Wiederum war auch hier die Cuticula dünn, die Epidermiszellen tangential gestreckt, das Gefüge des Palissadengewebes durch Lücken unterbrochen. Als ich dasselbe *Hydrolea*-Exemplar in trockene Atmosphäre brachte, wo die Transpirationsbedingungen günstigere waren, und die unter dieser Bedingung gewachsenen Blätter untersuchte, fand ich die Cuticula dicker, die Epidermiszellen radial gestreckt; das Palissadengewebe lag fester an einander und erwies sich länger als vorher, etwas mehr als ein Drittel der Blattdicke lang. Die Schwammparenchymzellen lagen ebenfalls ziemlich fest aneinander.

Ebenso wie ARESCHOUG¹⁾ auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen der Blattstructur, bin auch ich, wie ich schon vorher bemerkte, zu der Ueberzeugung gekommen, dass das Schwammparenchym das eigentliche transpiratorische Gewebe ist, welches eine stärkere Ausbildung bei Pflanzen feuchter Standorte sowohl, besonders aber bei solchen feuchter Klimate erfährt. So z. B. findet man bei Wasserpflanzen, oder solchen, die im feuchten Boden wachsen, das Schwammparenchym immer stark ausgeprägt, mag nun das Palissadenparenchym mehr oder weniger entwickelt sein; denn die Pflanze ist gezwungen, viel Wasser nach aussen hin abzuleiten, resp. wenn die äusseren Bedingungen, Trockenheit der Luft etc., die eine starke Transpiration hervorrufen, nicht vorhanden sind, aufzuspeichern.

Aber wenn ARESCHOUG sagt, sobald eine lebhaftere Transpiration, durch locale oder klimatische Verhältnisse herbeigeführt, den Pflanzen nachtheilig wirken könne, so legten diese Palissadenparenchym an und moderirten die Transpiration dadurch, so muss diese Auslegung und Erklärung für das Auftreten von Palissadenparenchym als nicht richtig bezeichnet werden. Nicht wo wenig transpirirt werden soll, findet man Palissadenzellen stark ausgeprägt, sondern immer dort, wo stark assimilirt und zu gleicher Zeit auch stark transpirirt wird.

1) ARESCHOUG. Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattoorgane. ENGLER's Botanische Jahrbücher, Bd. II, 1882.

Je grösser die Anforderungen sind, die an ein Blatt bezüglich der Assimilation und Transpiration gestellt werden, um so länger, um so dichter aneinandergefügt werden die Palissadenzellen erscheinen. Nicht weil das Blatt irgend einer Pflanze, welches vom intensivsten Sonnenlicht getroffen wird, sich vor allzugrosser Transpiration schützen will, legt es Palissadenparenchym an, sondern weil eben dies intensive Licht eine starke Assimilation und Transpiration herbeiführt.

Denn Palissadenzellen, einige Male allerdings in Form von STAHL's sogenannten Trichterzellen, waren vorhanden in jedem der von uns untersuchten Blätter, sie müssen auch vorhanden sein, weil sie das eigentliche assimilatorische Gewebe sind, weil ohne sie der Assimilationsprocess nicht möglich ist. Sie sind weiterhin zufolge ihrer Gestalt die geeignetsten, in welchen sowohl möglichst viel Chlorophyllkörner placirt werden, und in denen sie der eindringenden CO_2 die grösste Oberfläche bieten können, als auch diejenigen, durch welche, vermöge ihrer Form und der Anordnung ihrer Körner, eine Ableitung der gebildeten Assimilate am schnellsten erfolgt.

Nun ist es doch leicht einzusehen, dass die assimilatorische Thätigkeit eines Blattes, welches nur in geringem Maasse vom Licht getroffen wird, eben auch nur eine geringe sein kann. Infolge dessen wird sich die Masse des Blattes nicht gut entwickeln können, seine Oberfläche sich nicht sehr vergrössern, ebenso sein Dickendurchmesser. Deshalb werden die Zellen bei einem solchen wenig belichteten Blatt stets ein gedrücktes Aussehen behalten; aber auch bei diesen kurzen Palissaden wird man die Chlorophyllkörner stets an den Längswänden angelagert, die Querwände frei finden. Das Umgekehrte wird bei einem stark assimilirenden Blatt eintreten, da wird sich das Dickenwachsthum steigern; die Zellen werden sich in die Länge strecken, und wenn, wie es bei intensiver Belichtung unausbleiblich ist, noch starke Transpiration hinzukommt, fest an einander schliessen.

Strebte die Pflanze einen Schutz gegen allzustarke Transpiration an, so wäre doch wohl das nächstliegende, dass sie eben das transpiratorische Gewebe, das Schwammparenchym, verminderte; dies tritt aber nirgends ein. In Sonnen- wie in Schattenblättern, — will sagen, in solchen, die viel und in solchen, die wenig assimiliren, — ist die Anzahl der Lagen dieses Gewebes völlig gleich, wie aus meinen oben beschriebenen Versuchen und Beobachtungen hervorgeht.

Zusammenfassung der Haupt-Resultate.

1. Die meisten Pflanzen, resp. die Blätter derselben, sind von Anfang an dazu disponirt, Palissadenparenchym, wenigstens in einer Schicht, ohne jeden äusseren Einfluss auszubilden.

Diesen Satz beweist das Vorhandensein wenigstens einer Lage als Palissadenparenchym anzusprechendes Gewebe in

- Blättern, die im tiefsten Schatten resp. im dunklen Raum gewachsen sind.
2. Die Verlängerung der Palissadenzellen, die Vermehrung ihrer Lagen wird herbeigeführt durch das Zusammenwirken der Assimilation und Transpiration und zwar so, dass, je inniger die beiden Factoren zusammenwirken, die Zellen um so länger, der Lagen um so mehr werden.
 3. Das nur schwache Vorhandensein der Transpiration kann, trotz starker Assimilation, eine Deformation der Palissadenzellen in gewissem Sinne bewirken, derart, dass Lacunenbildung und Lockerung des Gewebes eintritt.
 4. Das Licht ist niemals im Stande, Palissadenparenchym selbstständig hervorzurufen.

53. L. Wittmack: Die Heimath der Bohnen und der Kürbisse.

Eingegangen am 20. Oktober 1888.

Bereits im Jahre 1879 habe ich auf Grund der Funde bei alperuanischen Mumien, welche die Herren Dr. REISS und Dr. STÜBEL auf dem Todtenfelde zu Ancon bei Lima gemacht¹⁾ und mir zur Bestimmung übergeben hatten, die Vermuthung geäußert, dass unsere Gartenbohnen (*Phaseolus vulgaris*) gar nicht aus der alten Welt, sondern aus der neuen stammen²⁾. Bestimmter habe ich das auf der Naturforscher-Versammlung zu Danzig³⁾ und in einem Vortrage im Club der Landwirthe zu Berlin⁴⁾ ausgesprochen. Ich habe gleichzeitig nachzuweisen gesucht, dass das, was die Alten unter *phaselos*, *faseolus* etc. verstanden, aller Wahrscheinlichkeit nach eine *Dolichos*-Art gewesen sei, und Professor KÖRNICKE hat in Folge dessen weiter bewiesen, dass es *Dolichos sinensis*, bezw. eine Varietät desselben, *D. melanophthalmos* war.

Es ist von mir ferner seiner Zeit bemerkt, dass das Wort frizol oder frisol, woraus dann das spanische frijol, das deutsche fisolen etc.

1) Siehe deren Prachtwerk: Das Todtenfeld zu Ancon. Berlin bei Ascher. Auf Taf. 105—107 sind die vegetabilischen Funde farbig abgebildet.

2) Verhandlung. d. bot. Ver. der Prov. Brandenburg. XXI. Sitzungsbericht. 176.

3) Tageblatt d. 53. Vers. deutsch. Nat. und Aerzte zu Danzig 1880, 207,

4) Nachrichten aus d. Club der Landwirthe zu Berlin Nr. 115, 20. Juli 1881, 782.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Eberdt Oscar

Artikel/Article: [Ueber das Palissadenparenchym 360-374](#)