

Zur Anatomie der Begonien.

Von G. Haberlandt.

(Mit einer Tafel.)

Die vorliegende kleine Untersuchung hezielt sich ausschließlich auf den sehr merkwürdigen anatomischen Bau einer Begonien-Art, welche im Warmhause des hiesigen botanischen Gartens unter dem Namen „*Begonia smaragdina*“ cultiviert wird. In *De Candolles* „Prodomus“¹⁾ ist diese Begonie als Varietät β von *Beg. imperialis* Lem. angeführt. Aus der Diagnose dieser Species interessiert uns hier bloß die auf die Laubblätter sich beziehende Angabe: „*Supra comulis brevibus densissimis in pilum desinentibus asperatis subtus alveolis 5—6 gonis excavato-reticulatis.*“ Die Varietät *B. smaragdina* unterscheidet sich von *B. imperialis* durch die Färbung der Blätter. Von letzterer heißt es: „*folii . . . supra prope nervos virides, extra brunnei*“, von ersterer dagegen: „*foliis lacte virentibus, nec brunneo-maculatis*“.

¹⁾ 15. B. I, pag. 344. *Charles Lemaire* bespricht in *Illustr. horticole*, VIII, 1861, t. 274 von *Begonia imperialis* Lem. drei Varietäten: α) *brunnea* (*Typus*); β) *maculata*; γ) *smaragdina* (*foliis totis laetissime virentibus*). Als Speciescharakter für *B. imperialis* führt er u. a. an: „*foliis superiore facie tota comulis brevibus densissimis in pilum desinentibus hirta, infer. alveolis 5—6 gonis excavata, reticulata*“. Bei einer früheren Gelegenheit (*Illustr. horticole*, VII, t. 262) schilderte er die Schönheit der Blätter von *B. imp. var. smaragdina*, welche auf der Oberseite mit „Myriaden von konischen Kügelchen“ bedeckt seien, wie „*velours epingle*“. Auf der Unterseite entspricht jeder Erhöhung eine 5—6 eckige Vertiefung, die wie Bienenzellen aussehen sollen. — *Beg. imperialis* wurde von *Ghiesbreght*, den Reisenden von *A. Verschaëft*, in Mexico gesammelt. — *Beg. smaragdina* wird gegenwärtig u. a. von *Victor Lemoine* in Nancy cultiviert. Er führt sie bereits in seinem Kataloge Nr. 61 vom Jahre 1872 an.

Vorstehende Angaben wurden mir von Herrn Prof. Dr. *L. Wittmack* in Berlin, dem ich hierfür meinen besten Dank ausspreche, mitgeteilt.

Die sattgrünen, schief-herzförmigen Laubblätter von *B. imp. var. smaragdina* charakterisieren sich vor allem durch die schon oben für *B. imperialis* erwähnten kegelförmigen Ausstülpungen der Lamina, welche den gefäßbündelfreien Maschen der Blattnervatur entsprechen (Fig. 16). Diese auf der Blattoberseite vorspringenden Hohlkegel sind der Mehrzahl nach von ziemlich gleicher Größe, am ausgewachsenen Blatte durchschnittlich 0.45 mm hoch, an der Basis 0.65 mm breit und dicht nebeneinandergestellt, so dass bei der angegebenen Breite circa 200 solcher Kegel eine Fläche von 1 cm² einnehmen. Jeder Hohlkegel trägt an der Spitze ein circa 1.4 mm langes, gegen den Blattrand zu gekrümmtes Haar, oder, um einen in morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht nichts präjudicierenden Ausdruck zu gebrauchen, eine dünne Zotte. Auf diese Weise erhält die Blattoberseite ein eigenthümliches, sammtartiges Aussehen, welches das Entzücken der Begonien-Liebhaber vollständig rechtfertigt. Auf der Blattunterseite entspricht jedem Hohlkegel der Oberseite, beziehungsweise jeder Masche der Blattnervatur eine trichterförmige Vertiefung, die aber wegen der grösseren Zahl der Zellschichten des Mesophylls in der oberen Kegelhälfte, viel weniger tief ist, als der Höhe des Kegels entsprechen würde. Die größeren und kleineren Blattrippen sind gleichfalls dicht mit ebensolchen Haaren, respective Zotten ausgestattet, wie die Kegel der Blattoberseite. Auch der Blattstiel ist mit solchen Zotten ziemlich dicht besetzt.

Der anatomische Bau der Laubblätter von *Beg. imperialis var. smaragdina* ist vor allem wegen der eigenthümlichen Ausbildung, respective Anordnung des mechanischen Systems von Interesse. Es sind nämlich erstens die Zotten mit spezifisch-mechanischen Elementen versehen und zweitens treten im Mesophyll zahlreiche isolierte, verzweigte Bastzellen auf.

Wir wollen zunächst den ersten Punkt, den Bau der Zotten, einer ausführlichen Besprechung unterziehen.

Auf dem Blattquerschnitte sieht man, dass die hohe großzellige Epidermis, welche die Hohlkegel bedeckt und ein Wassergewebe vorstellt, continuirlich in die Epidermis der den Kegeln aufsitzenden Zotten übergeht (Fig. 1). Die Zellen

derselben werden rasch niedriger, sind etwas in die Länge gestreckt und besitzen gleich der Blattepidermis bloß ganz schwach verdickte Außenwände. An ihrem oberen Ende geht die Zotte sehr häufig in einen Zellfaden über, dessen Zellen einen stark lichtbrechenden, gerbstoffreichen Inhalt führen; früher oder später bräunt sich das Zotten-Ende, seine Zellen sterben ab und collabieren. In allen diesen Merkmalen, welche auch für die Zotten der Blattunterseite gelten, gleichen oder ähneln die in Rede stehenden Organe den Zotten vieler anderer Begonien; ihr charakteristisches Unterscheidungsmerkmal besteht darin, dass sie fast ausnahmslos von spezifisch-mechanischen Elementen, von Bastzellen im anatomisch-physiologischen Sinne, der Länge nach durchzogen werden. Die Zotten der Blattoberseite enthalten gewöhnlich ein ganzes Bastbündel, welches im Querschnitt aus drei bis fünf Zellen besteht (Fig. 4), gegen das obere Ende der Zotte zu spitz ausläuft und dicht unter der Basis derselben blind endigt, wobei sich die spitzen Enden der Bastzellen isoliert zwischen die Zellen des Mesophylls einkeilen. Die den Blattrippen aufsitzenden Zotten sind gewöhnlich mit einem schwächeren Skeletstrange versehen als jene der Blattoberseite. Im einfachsten Falle wird das mechanische System der Zotte von einer einzigen Bastzelle repräsentiert, deren unteres Ende nicht selten dem Längsverlaufe der Rippe entsprechend ungebogen ist, so dass die Zotte im Gewebe der Rippe gewässermassen verankert wird (Fig. 2). Häufig kommt es auch zur Ausbildung einer zwei- bis dreizelligen Reihe von mechanischen Elementen, welche mit schiefgestellten verdickten Wandungen aneinander grenzen (Fig. 3). Die größeren Zotten sind so wie jene der Blattoberseite mit einem ganzen Bastbündel ausgerüstet. Andererseits weisen die schwächsten Zotten gar keinen mechanischen Apparat auf; sie sind entweder ohne jeden centralen Zellstrang ausgebildet und erweisen sich in diesem Falle als echte Trichome, oder der centrale Strang, das entwicklungs-geschichtliche Homologon der Bastzellen und Bastbündel in den stärkeren Zotten, ist vollständig zartwandig geblieben. Diese skeletlosen Zotten treten aber am Laubblatt nur in spärlicher

Zahl auf. Als eine Art Mittelbildung können jene ziemlich selten zu beobachtenden Zotten aufgefasst werden, in welchen der centrale Zellstrang in seiner unteren Hälfte aus zartwandigen Elementen besteht, während seine oberste Zelle zu einer starkverdickten Stereide geworden ist.

Was die morphologischen Eigenschaften der in Rede stehenden mechanischen Elemente betrifft, so wäre Folgendes zu erwähnen: Die prosenchymatische Zuspitzung der Zell-Enden ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine sehr ausgesprochene, namentlich im oberen Ende der Zotten. Nur selten erscheint das Zell-Ende quer abgestutzt. Die Länge der Zellen ist großen Schwankungen unterworfen; die von der Basis der Zotte bis nahe zur Spitze derselben reichenden Stereiden werden einen *mm* und darüber lang. Auch der Grad ihrer Membranverdickung ist sehr verschieden. In der Regel ist die Verdickung eine sehr starke, wobei die Membran an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke erreicht, so dass das Lumen im Längsverlaufe bald enger bald weiter wird. Diese Eigenthümlichkeit kommt bekanntlich auch bei typischen Bastzellen nicht selten vor.¹⁾ Die verdickten Zellwände sind mit ziemlich zahlreichen Tüpfeln versehen, welche entweder kreisrund oder elliptisch, nicht selten auch schief-spaltenförmig sind. Letzteres ist namentlich bei geringerer Zellwanddicke der Fall. Wie die Gelbfärbung bei Behandlung mit schwefelsaurem Anilin lehrt, sind die Wände ziemlich stark verholzt, ohne aber dadurch ihre Geschmeidigkeit zu verlieren.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht war es von vorneherein sehr wahrscheinlich, dass die mechanischen Elemente der Zotten nicht von jugendlichen Epidermiszellen abstammen, sondern subepidermalen Ursprungs sind. Diese Vermuthung würde durch die Untersuchung vollkommen bestätigt und damit zugleich die morphologische Bedeutung der in Rede stehenden Zotten als Emergenzen dargethan.

Soviel ich beobachtet habe, geht das mechanische System der Zotte, mag dasselbe aus einer einzigen Zotte, aus einer Zellreihe oder aus einem ganzen Zellbündel bestehen, stets

¹⁾ Vergl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, pag. 399.

aus einer einzigen subepidermalen Meristem- (Periblem-) Zelle hervor. Sobald die Anlage der Zotte als kleine, unbedeutende Protuberanz sichtbar wird, hat sich die genau unter der Mitte des Höckers befindliche Meristemzelle in radialer Richtung bereits etwas gestreckt und falls die Zotte ein mehrzelliges Skelet erhalten soll, gewöhnlich auch schon getheilt (Figur 7, 10, 11). Die Richtung der ersten Theilwände ist eine sehr verschiedene. Sehr häufig tritt in der sich streckenden Meristemzelle zunächst eine Querwand auf; die untere Tochterzelle wird zu einer Parenchymzelle, die obere theilt sich noch ein- bis zweimal nach Art einer Scheitelzelle durch quere Wände, welche sich sehr bald schief stellen. So kommt eine einfache Reihe von prosenchymatischen Bildungszellen zustande, welche sich später zu mechanischen Elementen ausbilden. Zuweilen theilt sich die obere Tochterzelle durch eine (radiale) Längswand, worauf dann erst die Quertheilungen erfolgen (Figur 14). Auch der Fall wurde beobachtet, dass die radial gestreckte Meristemzelle zuerst durch eine Längswand getheilt wurde, worauf die beiden nebeneinander liegenden Tochterzellen wiederholte Quertheilungen eingingen. Nicht selten endlich ist die zuerst auftretende Zellwand schief gestellt, worauf dann gewöhnlich die nächsten Wände alternierend nach rechts und links geneigt sind, so dass die ganze Zellreihe gewissermassen mit einer zweiseitigen Scheitelzelle wächst (Figur 9). Übrigens kommt es auch vor, dass nach den beiden ersten schiefen Wänden die nächstfolgenden Theilungen, wenn solche überhaupt auftreten, in der Querrichtung erfolgen (Figur 13).

Die Zotten der Blattoberseite enthalten, wie schon oben erwähnt wurde, ausnahmslos ein zartes Bündel von Bastzellen. Hier sehen wir also im Laufe der Entwicklung einen zarten Cambiumstrang auftreten, welcher die junge Zotte durchzieht, beziehungsweise in sie hineinwächst.

Anhangsgebilde der Epidermis von dem vorstehend beschriebenen Bau sind meines Wissens bisher noch nicht beobachtet worden. Allerdings kennt man verschiedenartige Emergenzen (Stacheln, dornige Blattzähne), welche ihrer Function entsprechend mit mechanischem Gewebe ausgestattet sind; doch alle diese Organe, bei welchen die Epidermis

wohl immer sklerotisch ausgebildet ist¹⁾, zeigen in anatomischer Hinsicht mit den beschriebenen Begonia-Zotten so gut wie gar keine Ähnlichkeit. Das Eigenartige dieser letzteren liegt eben in der Anrüstung eines zartwandigen Trichoms mit einer oder mehreren spezifisch-mechanischen Zellen, wodurch erst das ganze Gebilde den morphologischen Charakter einer Emergenz erhält. Man kann hier vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus mit vollem Rechte von einem Haare sprechen, das ein Skelet besitzt.

Eine zweite anatomische Eigenthümlichkeit der Laubblätter von *Beg. imperialis* var. *smaragdina* besteht in dem schon oben erwähnten Vorhandensein von verzweigten mechanischen Elementen im Assimilationsgewebe. Die in Rede stehende Begonien-Art reiht sich also jenen Dicotylen (*Cammellia*, *Fagraea*, *Olea* u. a.) an, deren derbe, lederartige Blätter mit zahlreichen, vielfach verästelten Stereiden versehen sind. Die Form dieser Elemente ist auch bei *Beg. smaragdina* eine sehr variable. Häufig sieht man eine 0.3 bis 0.6 mm lange Faser an ihren Enden in lange Gabeläste auslaufen (Figur 5). Doch auch ganz unregelmässig verzweigte Formen kommen häufig vor (Figur 6). Auffallenden Schwankungen ist die Wanddicke unterworfen. Einzelne Zellen besitzen so stark verdickte Wände, dass das Lumen bloß eine enge Spalte bildet; andere sind weit schwächer verdickt und zuweilen bleiben auch im ausgewachsenen Laubblatte einzelne Faserzellen ganz zartwandig. In Bezug auf Zahl und Form der Tüpfel gleichen die verzweigten Bastzellen des Mesophylls ganz den mechanischen Elementen der Zotten, ebenso in Bezug auf den Grad der Verholzung.

Was die Anordnung dieser Stereiden im Mesophyll betrifft, so ist nur wenig zu bemerken. In den unteren Hälften der hohlkegelförmigen Ausstülpungen besteht das Assimilationsgewebe bloß aus zwei Zellschichten, von welchen die obere von trichterförmigen Palissadenzellen gebildet wird. Die mechanischen Faserzellen verlaufen hier hauptsächlich zwischen der unteren Chlorophyllzellschichte und der Epidermis, senden

¹⁾ Vgl. *de Bary*, *Vergl. Anatomie*, pag. 441.

jedoch ihre Zweige häufig nach aufwärts zwischen die beiden Chlorophyllzellschichten hinein. Sehr selten kommt es vor, dass ein Ast bis an die obere Epidermis reicht. Interessant sind jene großen, starken Stereiden, welche den Festigungsapparat des oberen, soliden Theiles der kegelförmigen Ausstülpungen vorstellen (Figur 1). In letzterem ist das Assimilationsgewebe entsprechend mächtiger ausgebildet. Gewöhnlich wird dasselbe senkrecht von einer starken Faser durchzogen, welche an der Spitze des Kegels bis knapp an das untere Ende des Bastbündels der Zotte heranreicht, von diesem aber stets durch mindestens eine Assimilationszelle getrennt wird. An ihrem unteren Ende, wo die Faser der Epidermis aufsitzt, theilt sich dieselbe in zwei bis vier verschieden lange Äste, welche nun längs der Epidermis an verschiedenen Seiten des Kegels abwärts laufen.

In den Blattrippen sowie im Blattstiel werden die Gefäßbündel von wenig zahlreichen, isolierten Bastzellen begleitet. Im parenchymatischen Grundgewebe fehlen mechanische Elemente vollständig.

Die Stipulae sind von beträchtlicher Dicke und bestehen hauptsächlich aus chlorophyllarmem Grundparenchym. Die meisten Gefäßbündel werden von isolierten Bastzellen begleitet; auch zwischen den Bündeln treten, von Parenchymzellen rings umgeben, nicht selten einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte Bastzellen auf. Dieselben sind relativ kurz (durchschnittlich 0.3 mm lang), durchweg prosenchymatisch zugespitzt, sehr dickwandig, an den Enden zuweilen gegabelt. — Die zahlreichen Zotten der Stipeln besitzen nur zum kleineren Theile mechanische Elemente. Die Mehrzahl davon ist skeletlos und stellt echte Trichome vor; zum Theil bestehen sie aus einfachen Zellreihen.

Im Rhizom werden die Gefäßbündel so wie im Blattstiel von meist isolierten Bastzellen begleitet. Die Zotten sind der Mehrzahl nach mit mechanischen Zellen versehen.

Die physiologische Deutung der vorstehend geschilderten Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues, speciell des mechanischen Systems von *Begonia imperialis* var. *samaragdina*

ist deshalb mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, weil mir leider genaue Standortsangaben nicht vorliegen. Es heißt bloß, die Art sei aus Mexiko eingeführt worden. Aus dieser allgemein gehaltenen Angabe folgt nur so viel, dass die auf Grund des anatomischen Baues der Laubblätter auszuprechende Annahme, es liege hier eine an trockene, sonnige Standorte angepasste Begonien-Art vor, auch vom pflanzengeographischen Standpunkte aus nicht unwahrscheinlich ist. Jedenfalls werden die das Mesophyll durchziehenden verzweigten Stereiden gleich wie in anderen ähnlich gebauten Dicotylenblättern, das Blatt gegen die schädlichen mechanischen Folgen sehr starker Turgorschwankungen hinlänglich zu schützen imstande sein. Besonders gilt dies von der, den soliden oberen Theil jeder hohlkegelförmigen Ausstülpung der Lamina durchziehenden Bastzelle, welche ein zu weitgehendes Zusammensinken der Ausstülpung wirksam verhindern wird. Die Bildung der Hohlkegel selbst dürfte umso eher als ein Mittel zur Erzielung eines schiefen Lichteinfalles zu betrachten sein, als analoge Einrichtungen, wie Kräuselungen, Fältelungen der Blattspreiten, an Pflanzen sonniger Standorte häufig genug zu beobachten sind. Am meisten erinnert in dieser Hinsicht unsere Begonie an jene von *Johow* ¹⁾ citierten Beispiele, bei welchen „die von den letzten Auszweigungen der Nervatur umschriebenen kleinen Parcellen grünen Gewebes an besonnten Standorten, hohle, oben convexe Hervorwölbungen bilden, während sie an schattigen Localitäten sich flacher ausbreiten“. Bei *Beg. imperialis* hat die Anpassung noch einen Schritt weiter gethan, indem die Hervorwölbung der grünen Blattparcellen überdies mit vererblichen anatomischen Abänderungen dieser Theile verknüpft und zugleich soweit fixiert wurde, dass die hohlkegelförmigen Ausstülpungen auch im schattigen Hintergrunde eines Gewächshauses zur typischen Ausbildung gelangen ²⁾. Es dürfte daraus zu folgern sein,

¹⁾ Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. *Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik*, XV. B., pag. 292.

²⁾ Das mir zur Untersuchung vorgelegene Exemplar von *Begonia imp. var. sm.* war, gleich den ihr habituell ähnlichen Begonien-Arten, als

dass die Pflanze in ihrer Heimat ausschließlich an sonnigen Standorten vorkommt.

Was die mit einem localmechanischen Apparate ausgerüsteten Zotten von *Beg. imperialis* var. *smaragdina* betrifft, so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben Verhältnisse, welche im Mesophyll verzweigte Stereiden notwendig gemacht haben, auch in den Zotten die Ausbildung mechanischer Elemente zur Folge hatten. Es ist damit ein Fingerzeig gegeben, wie man sich ungefähr die Wirkungsweise derselben zu denken hat. Dass die in Rede stehenden Bastzellen bei ihrer centralen Lage nicht die Aufgabe haben können, die Zotten biegungsfest zu machen, liegt auf der Hand. Andererseits ist nicht einzusehen, weshalb die Zotten zugfest gebaut sein sollten, da ja eine dementsprechende Inanspruchnahme ausgeschlossen ist. Es bleibt also nur die Annahme übrig, dass die die Zotten der Länge nach durchziehenden Bastzellen die Aufgabe haben, eine zu weitgehende Schrumpfung der genannten Organe in der Längsrichtung hintanzuhalten. Es liegt offenbar im Interesse der Pflanze, dass bei beträchtlichem Wasserverluste auch die zahlreichen Zotten die Fähigkeit behalten, nach erneuter Wasserzufuhr wieder ihre ursprüngliche Form zu erlangen. Dass dies leichter und sicherer zu erreichen ist, wenn die Schrumpfung der wasserabgebenden Zotten in der Längsrichtung durch starkverdickte mechanische Elemente wesentlich eingeschränkt wird, ist unschwer einzusehen. Die Bedeutung der Zotten selbst aber dürfte darin zu suchen sein, dass ihre großen, wasserhaltigen Epidermiszellen eine Verstärkung des Wassergewebsystems der Pflanze bilden. Der Zweck ihres mechanischen Apparates bestünde also kurz gesagt darin, die Wiederfüllung der entleerten Zotten mit Wasser zu erleichtern, respective zu ermöglichen. Mit diesem Erklärungsversuche steht es im Einklang, dass die Zotten der Laubblatt-Oberseite mit einem stärkeren

Schattenpflanze cultiviert worden. Hierauf ist es vielleicht zurückzuführen, daß sich ihr Assimilationssystem von dem der schattenliebenden Begonien nicht wesentlich unterschied. Die an den natürlichen Standorten gesammelten Exemplare von *Beg. imperialis* besitzen möglicherweise ein typischer ausgebildetes Palissadengewebe.

Skelet versehen sind, als jene der Unterseite, und dass die Zotten der verhältnismäßig nur kurze Zeit functionierenden Stipulae der Mehrzahl nach skeletlos sind.

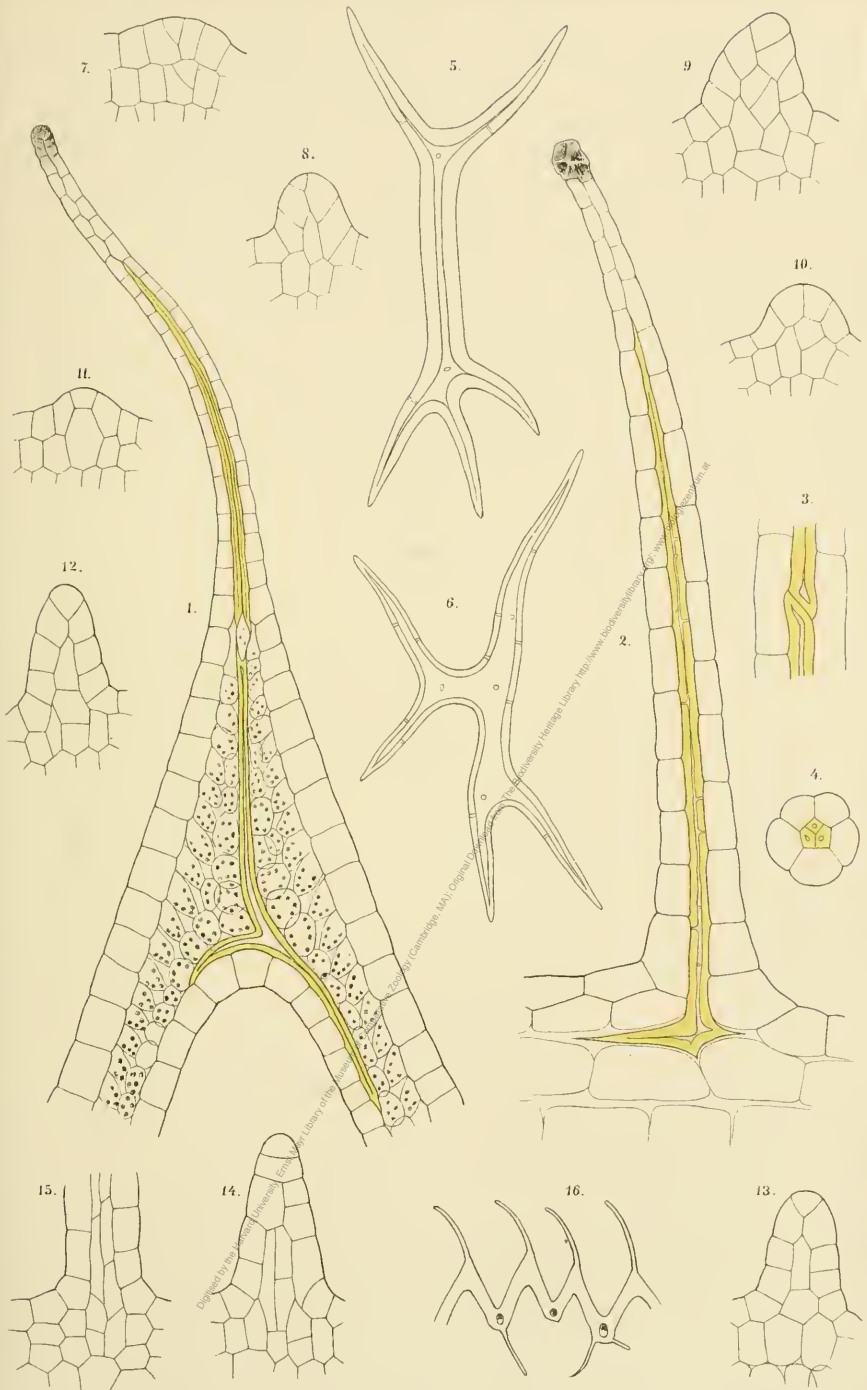
Zum Schlusse will ich nur kurz bemerken, dass zweifellos auch die übrigen Varietäten von *Beg. imperialis*, respective die typische Form dieser Species den besprochenen anatomischen Bau besitzen. Ob auch andere Begonia-Arten diesen merkwürdigen Bau zeigen, müssen fernere Untersuchungen lehren. Dass man an allen Begonien, welche bloß im Schatten des Urwaldes gedeihen, den geschilderten Bau vergeblich suchen wird, dürfte ziemlich gewiss sein.

Graz, im November 1887.

Erklärung der Abbildungen.

(Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Begonia smaragdina*).

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine hohlkegelförmige Ausstülpung der Lamina und die ihr aufsitzende Zotte. V. 130.
- Fig. 2. Zotte von einer stärkeren Blattrippe mit einem einzigen mechanischen Elemente. V. 210.
- Fig. 3. Theil einer Zotte vom Blattstiel. V. 310.
- Fig. 4. Querschnitt durch eine Zotte der Blattoberseite. V. 220.
- Fig. 5 und 6. Verzweigte mechanische Elemente aus der Blattlamina. V. 200.
- Fig. 7 und 8. Verschiedenalterige Zottenanlagen von der Blattunterseite. V. 500. (Vergl. den Text.)
- Fig. 9—13. Verschiedenalterige Zottenanlagen von der Blattoberseite. V. 500. (Vergl. den Text.)
- Fig. 14. Junge Zotte vom Blattstiel. V. 500.
- Fig. 15. Unterer Theil einer jungen Zotte vom Blattstiel. V. 380.
- Fig. 16. Theil eines Querschnittes durch die Lamina, schwach vergrößert.



Digitized by the University of Toronto Library
 Original from the University of Toronto Library
<http://www.utoronto.ca/utoronto/utoronto>

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Zur Anatomie der Begonien. 117-126](#)