

28. S. Rywosch: Über die Pallisadenzellen.

Mit Tafel VII.

Eingegangen am 19. April 1907.

Die physiologische Anatomie des Assimilationssystems (Chlorophyllgewebes) ist von verschiedenen Standpunkten behandelt worden. STAHL hat die Intensität der Beleuchtung, HABERLANDT die Stoffableitung auf kürzestem Wege neben der Wandflächenvergrößerung berücksichtigt. ARESCHOUG betrachtet den Feuchtigkeitsgrad des Standortes, besonders des geographischen Standortes, als Hauptagens bei der Ausbildung verschiedener Formen der Zellen im grünen Gewebe.

Bekanntlich ist STAHL durch seine Beobachtungen über den Ortswechsel der Chlorophyllkörner, welche eine Erweiterung der Untersuchungen von BOEHM, FAMINTZIN und BORODIN sind, zu seiner bekannten Erklärung der verschiedenen Zellformen des Chlorophyllgewebes veranlasst worden.

Was den anatomischen Bau des Blattes betrifft, so gehen STAHL's Beobachtungen und Auffassung dahin, dass Schattenpflanzen ihr Pallisadenparenchym reduzieren und das breitere Schwammparenchym prävalieren lassen. Das Blatt bildet auf der Oberseite, als Sonnen-seite, Pallisadenzellen, und die Unterseite, als Schattenseite, führt Schwammparenchymzellen. Kurz gesagt: „Die Pallisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessene Zellform“. (3, S. 4.)

Auch findet STAHL, dass seine Ansicht sich mit der von ARESCHOUG wohl vereinbaren lässt, dass sie sich sogar gegenseitig bestätigen.

ARESCHOUG fand nämlich, dass in trockenen Klimaten bzw. Standorten das Pallisadenparenchym stark entwickelt ist: das Schwammparenchym dagegen entfaltet sich zu einem mächtigen Gewebe gerade an schattigen Standorten. Er erblickt in den Pallisadenzellen einen Schutz gegen zu starke Verdunstung. STAHL formuliert die ARESCHOUG'sche Theorie folgendermassen: „Dieses letztere (Schwammparenchym) betrachtet er als das eigentliche transpiratorische Gewebe, welches besonders starke Ausbildung zeige bei Pflanzen feuchter Klimate; wenn aber die lokalen oder klimatischen Verhältnisse eine lebhaftere Transpiration nachteilig machen sollten, wird diese moderiert durch das Auftreten eines Pallisadenparenchyms.“

Ausser einer Reihe von deutschen Forschern haben sich besonders

französische Botaniker dieser Theorie angeschlossen. Besonders deutlich finden wir es von LOTHÉLIER ausgesprochen. „L'influence de l'ombre est le plus souvent parallèle à celle de l'humidité de l'air“ (S. 137). Hier sehen wir bereits, so zu sagen, die STAHL- und ARESCHOUG'sche Theorie vereinigt.

Wie schon erwähnt hat HABERLANDT die Anatomie des Chlorophyllgewebes nach zwei Hauptprinzipien einzuteilen versucht:

1. Stoffableitung auf kürzestem Wege und
2. Vergrößerung der Zellwandflächen.

In seiner zweiten Abhandlung sucht HABERLANDT die Unhaltbarkeit der STAHL'schen Theorie zu beweisen. Unter anderem weist er nach, dass die der Blattfläche parallel verlaufenden Pallisadenzellwände eigentlich nur dann von Chlorophyllkörnern frei sind, falls sie an andere Zellen mit diesen Wänden grenzen. Wenn sie aber frei enden, mögen sie sogar fast direkt unter der Epidermis enden, sind auch diese Wände mit Chlorophyllkörnern belegt. Ich bemerke hier, dass ich diese Angabe bestätigen kann, denn vielfach habe ich diese Erscheinung bei Blättern mit Spaltöffnungen auf der Oberseite beobachten können.

Was HABERLANDT besonders gegen STAHL anführt, ist der Kranztypus, d. i. die Lagerung der Pallisadenzellen um das leitende Gewebe, wobei alle Zellen, nach welcher Himmelsrichtung sie auch schauen mögen, dennoch etwa die gleiche gestreckte Form haben. Also trotz verschieden empfangener Lichtstärke eine gleiche Streckung der grünen Zellen!

Diese Theorien, welche vor fast fünfundzwanzig Jahren aufgestellt sind, stehen sich noch heute gegenüber. Wir wollen im Folgenden durch einige neue Beobachtungen versuchen, die genannten Theorien in einigen Punkten zu bekräftigen, andererseits aber auch einige neue Gesichtspunkte einzuführen.

Die Ähnlichkeit im anatomischen Bau des Schwammparenchyms der Blattunterseite mit dem Mesophyll eines Schattenblattes überhaupt führte STAHL zum Schluss, dass ausser vom Licht diese Ähnlichkeit im Baue von der Transpiration abhängig sei. Wie schon erwähnt, soll das Schwammparenchym das transpiratorische Gewebe darstellen. Ich glaube, dass dieser Vergleich auf Schwierigkeiten stossen muss. STAHL führt die wohlbekannte Tatsache an, dass die Schattenblätter viel dünner sind und zugleich auch „dünnhäutigere Oberflächen bieten“ (3). Im Bau des Schwammparenchyms den Pallisaden gegenüber liegt eine sehr verbreitete Erscheinung

vor. Im allgemeinen ist das erstere das dickwandigere Gewebe im Vergleich mit dem Pallisadenparenchym. Das Mesophyll des Schattenblattes dagegen im Vergleich zum Sonnenblatt ist, wie schon erwähnt, dünnwandig. Ich führe als Beispiel *Econymus japonicus* an.

Bei vielen Coniferen ist im Mesophyll Kalkoxalat gefunden, welches die Membranen imprägniert (Graf SOLMS-LAUBACH). Es lässt sich feststellen, dass da, wo sich pallisadenähnliche Zellen finden, diese sehr wenig, fast gar keine Kristalle in ihren Wänden führen, während die Schwammparenchymzellen solche in reichem Masse aufzuweisen haben. Wir finden diese Erscheinung z. B. bei den *Cephalotaxus*-Arten gut ausgesprochen. Mittelst des Polarisationsapparates ist diese Tatsache leicht festzustellen. — Die dicken Wände aber setzen selbstredend die Transpiration herab. Somit sind die Schwammparenchymzellen schon aus anatomischen Gründen nicht zu den speziell für starke Verdunstung berechneten Zellen zu zählen. ARESCHOUG (2, S. 17), welcher verdickte Zellwände im Zentralgewebe einiger Succulenten gefunden hat, gibt zu, dass in solchen Fällen die Transpiration von den Pallisadenzellen besorgt wird. Da aber die Verdickung der Schwammparenchymzellen eine recht verbreitete Erscheinung ist, die Verdickung ihrer Membranen aber im Vergleich zu denjenigen der Pallisaden, wenn es sich nicht um spezielle Einrichtungen handelt (z. B. Wassergewebe) allgemein zu sein scheint, so ist dieses Gewebe als ein gegen Transpiration wohlgeschütztes Gewebe zu betrachten.

Die früher erwähnte Tatsache, dass in den Blättern der *Cephalotaxus* wie auch z. B. bei *Abies Nordmanniana* die Schwammzellen meist verkalkte Membranen haben, lässt entschieden eine bedeutende Verminderung der Transpiration vermuten. So soll ja die Kalkablagerung der Epidermis die Verdunstung stark herabsetzen. (BURGERSTEIN, S. 208. Dort die Literatur.)

Wir wollen jetzt die Frage zu behandeln suchen, wie sich die Grösse der Transpiration von Schattenblättern zu derjenigen von Sonnenblättern verhält und andererseits, in welchem Verhältnisse die Transpiration vom Schwammparenchym zu dem des Pallisadengewebes im selben Blatte steht.

STAHL (3) zitiert die Angaben von V. HÖHNEL und sagt dabei „so begreift man leicht warum, wie V. HÖHNEL nachgewiesen hat, unter sonst gleichen Bedingungen die Schattenblätter viel mehr transpirieren als die Sonnenblätter“. Das Schwammparenchym eines bilateralen Blattes findet sich bei normaler Blattstellung im Schatten, d. i. das Licht gelangt zu ihnen in sehr geschwächtem Grade, denn sowohl das Licht als solches, wie auch durch die Strahlen erzeugte

Wärme wird sehr stark von den chlorophyllreichen Pallisaden absorbiert.

Man kann aber auch die Blattunterseite und Oberseite in gleiche Transpirationsbedingungen bringen. Man kann gleiche Blätter oder Blatthälften mit der Oberseite bezw. Unterseite gegen die Sonne wenden.

Es liegen einige Versuche vor, die diese Frage berühren. GRIFFON fand bei einer Versuchsreihe, dass die Blätter, welche er mit der Unterseite gegen die Sonne kehrte, weniger Wasser verloren, als in normaler Stellung. Er variierte den Versuch und fand wieder das umgekehrte Verhältnis.

BURGERSTEIN, welcher solche Versuche ebenfalls gemacht hat, fand bei starker Insolation eine stärkere Transpiration bei direkt beleuchteter Oberseite, bei zerstreuter Tagesbeleuchtung dagegen verdunsteten energischer die mit der Unterseite nach der stärkeren Lichtquelle gekehrten Blätter. BURGERSTEIN nimmt an, dass die Spaltöffnungen sich vielleicht etwas verengen, wenn sie direkt dem Lichte ausgesetzt werden. Die Erklärungen von GRIFFON über die verschieden ausgefallenen Versuche führe ich nur kurz an. Es liegen ihnen zwei wenig berechnete Annahmen zugrunde: 1. Die geringe Absorption der Lichtstrahlen durch die Pallisaden und 2. dass die Pallisaden ihr Wasser direkt aus den Gefäßen aufnehmen. Was die erste Annahme betrifft, so ist Tatsache, dass das chlorophyllreiche Pallisadengewebe bedeutend stärker das Licht und die Wärme absorbiert, als das Schwammgewebe; denn der Farbstoff, welcher diese Eigenschaft in so hohem Masse besitzt, ist in letzterem weniger als im Pallisadengewebe vorhanden. Auch sitzen die Pallisaden den Gefäßen nicht direkt auf.

Bei Bestimmungen der Transpiration der Pflanzen ist die Methode mit ganzen beblätterten Exemplaren, wobei die Blätter im Zusammenhange mit der Pflanze bleiben, wohl die einzig richtige, um die wirkliche Verdunstung unter normalen Lebensbedingungen der Pflanze zu ermitteln.

Um die relative Verdunstung normal bezw. invers gestellter Blätter zu bestimmen, schien mir die Methode mit abgeschnittenen Blättern die geeigneterere. Man kann nämlich in diesem Falle ganz gleiche Blätter untereinander vergleichen. Ausserdem aber fällt die gegenseitige Beschattung der Blätter fort, und so kann man für kurze Zeit völlig gleiche Verhältnisse schaffen. Ich experimentierte immer mit Blättern, die nicht nur ein und demselben Spross entnommen waren, sondern zugleich die benachbarten waren, bei getheilten Blättern die entsprechenden Blättchen; im ganzen also waren es möglichst gleiche Verdunstungsobjekte. Die Versuche wurden zumeist um die Mittagsstunde ausgeführt. Die Blätter wurden auf

graue Pappe gelegt, manchmal aber so durch eine Stecknadel angebracht, dass etwa ein Zentimeter breiter Raum sich zwischen dem Blatte und der Pappe bildete (natürlich alles möglichst gleich für die invers und normal gelegten Blätter).

Ich habe im ganzen viel geringere Werte erhalten, als die beiden genannten Autoren, d. h. die evaporierte Wassermenge verschieden gelegter Blätter blieb fast dieselbe. Bei der Birke, wo mehrere Blätter verglichen wurden, betrug, wenn man die Menge der normal gelegten Blätter = 100 setzt (wie wir es hier immer tun werden), die verdunstete Wassermenge für pervers gelegte in verschiedenen Fällen 98, 97, andererseits aber auch 100. Sehr ähnlich verhielten sich *Impatiens parviflora*-Blätter. Manchmal ist man geradezu überrascht durch die sehr geringen Unterschiede, die man gefunden hat. So war der Unterschied der Verdunstung bei zwei Blättchen eines Blattes der Gartenerdbeere etwa 0,2 pCt.

Eine grössere Depression der Ausdunstung zeigten dagegen *Eonymus japonicus* und *Eriobotrya japonica*. Bei ersterer sank sie in perverser Lage bis 86, bei der anderen dagegen bis etwa 92, und zwar wiederholte sich dieses Verhältnis recht konstant. Möglich ist es wohl, dass dieses Verhalten dieser Pflanzen durch das ausgesprochen dickwandige Schwammparenchym zu erklären ist.

Es ergibt sich also, dass Schattenblätter, in gleiche Beleuchtungsverhältnisse gebracht, viel mehr verdunsten als Sonnenblätter (v. HÖHNEL). — Bringt man dagegen, wie die angeführten Versuche zeigen, dorsiventrale Blätter in gleiche Bedingungen der Beleuchtung für die Ober- bzw. Unterseiten, so ist die Verdunstung geringer da, wo die Schattenseite vom Licht begünstigt ist. Eine Analogie zwischen Schattenblatt und Schattenseite (Blattunterseite, Schwammparenchym) eines Blattes ergibt sich eben nicht.

Und wenn die grosse Verdunstungsfähigkeit der Schattenblätter nicht zu verkennen ist, so verdunsten sie unter den in der Natur gegebenen Bedingungen viel weniger, als Sonnenblätter. HESSELMANN fand, dass die Sonnenblätter an ihren natürlichen Standorten drei- bis acht-, sogar bis zehnmal mehr verdunsteten, als die im Schatten verharrenden Schattenblätter. (Diese Angabe zitiere ich nach BURGERSTEIN, S. 94.)

Ich selbst fand bei der Linde bei Versuchen, die ich im Sommer 1900 anstellte, die Verdunstung der Sonnenblätter in der Sonne häufig zehnmal grösser, als die Verdunstung der Schattenblätter an ihrem natürlichen Standorte. Bei der geringen Verdunstung der Blattunterseite, welche jedenfalls nicht höher ist, als die der Oberseite, wird das untere Gewebe unter den in der Natur gegebenen Bedingungen um viele Mal

weniger verdunsten, als die der Sonne zugekehrten Oberseiten.

Mit der Frage der Pallisaden- bzw. Schwammparenchymbildung beschäftigte sich auch KOHL in seiner „Transpiration der Pflanzen“. Seine Versuche ergaben, dass unter trockenen Glocken, wo die Verdunstung natürlich grösser war, eine grössere Streckung der Pallisaden zu beobachten war. Wie er diese Erscheinung erklärt, zeigen folgende Zeilen, welche auch EBERDT anführt. Es heisst da: „Es ist nicht schwer einzusehen, weshalb gerade die Transpirationsbedingungen so mächtig auf die Gestaltung der Pflanzen einwirken müssen, ist doch die Transpiration der Prozess, welcher die Turgescenz jeder Zelle, jedes Gewebes beherrscht, die Turgescenz aber wieder die Erscheinung, die das Membranwachstum aller Zellen reguliert. Kann eine Pflanze wenig transpirieren und doch genügend Wasser durch die Wurzeln oder andere Organe aufnehmen, wie die Pflanzen feuchter Standorte, was ist natürlicher, als dass sie ihren Zellen mehr Wasser zu-, als aus diesen ableitet, die Wasserbilanz ist eine günstige; das steigert die Turgescenz, diese das Flächenwachstum der Zellmembranen, die Zellen bleiben dünnwandig, sind abgerundet, lassen grosse Intercellularräume zwischen sich oder schwellen so an, dass sie sozusagen in der Epidermis keinen Platz mehr haben, es entsteht tangentielle Abplattung der Oberflächenzellen. Eine stark transpirierende Landpflanze dagegen gibt viel Wasser ab, der Zellturgor wird selten oder nie so gross wie bei jener Pflanze, die Zellwände werden weniger gedehnt, sie wachsen mehr in die Dicke und können sich in radialer Richtung am meisten ausdehnen usf.“ (KOHL, S. 95).

Diese Erklärung der Pallisaden und Schwammzellen teilt vollständig EBERDT; S. 48 (1) führt er die oben zitierte Stelle an und gibt seiner Übereinstimmung mit dem ausgesprochenen Gedanken Ausdruck.

Ich muss hier wiederum darauf hinweisen, wie schwer ein Vergleich eines Schattenblattes und des Schwammgewebes einerseits, und des Pallisadengewebes und eines Sonnenblattes andererseits durchzuführen ist. Und gerade die verschiedene Verdickung der Membranen schliesst den Vergleich aus. Was aber die Hauptthese dieser Erklärung betrifft, so hat es mir nie klar werden können, weshalb die wasserreichen Schwammparenchymzellen mit dem starken Turgor nicht die Kraft haben sollen, sich zwischen den Epidermen zu strecken, das schwach turgeszierende Pallisadengewebe aber mit Leichtigkeit das Hindernis überwindet? Und müssen denn wirklich stark turgeszierende Zellen grössere Zwischenzellgänge zwischen sich lassen, als schwächer turgeszierende? Ich fasse kurz die von den beiden Autoren vertretene Ansicht zusammen, dass

Wasserreichtum — Schwamm-, Wasserarmut — Pallisadengewebbildung nach sich ziehe. EBERDT findet noch ausserdem, dass nicht nur mit der Transpiration, sondern zugleich auch mit der Assimilation die Streckung Hand in Hand geht. Er sieht, entgegen ARESCHOUG, in den Pallisaden kein Schutzgewebe gegen Transpiration. — HESSELMANN (19) fand, dass Pflanzen mit Pallisaden mehr verdunsteten als solche, bei welchen dieses Gewebe nicht ausgebildet war. Er meint S. 442: „Die Auffassung des Pallisadenparenchyms als eines transpirationshemmenden Gewebes ist durch die Transpirationsversuche auf jeden Fall nicht bestätigt worden.“

So wenig das Schwammparenchym als spezifisches Transpirationsgewebe betrachtet werden kann, ebenso findet sich auch manche Schwierigkeit, wenn wir das Pallisadengewebe als Schutz gegen Transpiration ansehen wollen. Ausser den eben erwähnten Versuchen von HESSELMANN mache ich hier auf die Beobachtungen von HABERLANDT und VOLKENS aufmerksam.

Es finden sich nämlich in unserer Flora (HABERLANDT 2), wie auch in der Wüstenflora Pflanzen mit sehr lockerem Parenchym, trotz der gestreckten Form der Zellen. Das Pallisadengewebe braucht eben nicht gerade ein dichtes Gewebe zu sein. Was aber die Streckung der Pallisadenzellen, d. h. eigentlich das Ausbleiben von tangentialen Wänden betrifft, so wüsste ich nicht, weshalb dies eine Verminderung der Transpiration nach sich ziehen soll?

Wenngleich die Cellulosewände nicht einmal verglichen werden können mit den Korkzellen in bezug auf ihr Schutzvermögen gegen Transpiration, so sind sie doch gegenüber dem Zellinhalt ein schützendes Organ, und die Bildung von Tangentialwänden nach dem Muster des spezifischen Schutzgewebes gegen Transpiration sollte auf keinen Fall, wenn es sich um solchen Schutz handelt, gerade verworfen werden. Aber der entgegengesetzte Bau und die entgegengesetzte Anordnung der Membranen kann doch auf keinen Fall als Beweis einer Schutzvorrichtung gelten.

Oben ist schon erwähnt worden, dass STAHL seine Theorie auf der vorteilhaften Verteilung der Chlorophyllkörner gebaut hat. Es ist wohl im allgemeinen auch häufig zu beobachten, dass Sonnenblätter ein besser entwickeltes Pallisadenparenchym haben als die Schattenblätter. Allein es gibt viele Einwände gegen die Erklärung, die Streckung hänge nur von der Richtung und Intensität der Sonnenstrahlen ab. So weist HABERLANDT darauf hin, dass erstens die Blätter unter den in der Natur gegebenen Verhältnissen selten unter einem rechten Winkel getroffen werden. Ausserdem aber finden wir häufig, besonders bei unseren krautartigen Gewächsen, dass die Pallisaden zur Fläche des Blattes nicht senkrecht stehen und so, trotz verschiedener Anordnung und trotzdem die Licht-

strahlen entschieden unter geneigtem Winkel empfangen werden, ist doch ein starkes Pallisadengewebe entwickelt. Dass die Streckung nicht durch die Beleuchtung allein bedingt wird, nehmen natürlich alle Forscher an, welche der Transpiration einen bedeutenden Einfluss beimessen. So sagt z. B. EBERDT (1, S. 51): „Denn wie ich bei schwacher Transpiration, aber doch starker Beleuchtung, meist eine tangentielle Streckung und Lacunenbildung bemerkte, so findet man, sobald man starke Transpiration herbeiführt, das Bestreben der Zellen, sich mehr radial zu strecken und lückenlos aneinander zu legen.“ Dass HABERLANDT den Kranztypus als Argumentation gegen STAHL anführt, wurde schon oben erwähnt. — Wir haben also Gelegenheit gehabt uns zu überzeugen, dass, trotz der vielen Beobachtungen, die endgültige Entscheidung dennoch nicht gefällt ist.

Ich will versuchen, einige Erwägungen und Beobachtungen anzuführen, welche es vielleicht ermöglichen werden der Lösung der gegebenen Frage etwas näher zu kommen.

Das Prinzip, welches der gestreckten Pallisadenform zugrunde liegt ist, meiner Ansicht nach, die Wasserleitung. Die Stoffleitung allein reicht tatsächlich nicht aus, um alles zu erklären; die Wirkung des Lichtes wie der Transpiration ist ja genügend von verschiedenen Forschern festgestellt.

Es gibt viele Fälle, wo die äusseren Bedingungen sowohl starkes Licht, als auch bedeutende Verdunstung ermöglichen, und dennoch keine Bildung von Pallisaden erfolgt. Weder hat hier das Licht, noch das Bedürfnis eines Transpirationsschutzes ein Pallisadengewebe produzieren können. Ich meine die Succulenten. Ich finde doch keine Pallisaden z. B. bei den *Echeveria*, bei den *Mesembryanthemum*, *Agave* usw.

In unserer Flora vermissen wir ein solches bei den an trockenen Orten lebenden *Sempervivum*-Arten und auch bei dem auf trockenen und sonnigen Standorten lebenden *Sedum acre*. Also gerade an den Orten, wo sich die bestentwickelten Pallisaden finden, sehen wir Pflanzen mit sehr unterdrückter Entwicklung dieses Gewebes. Diese Erscheinung ist, meiner Meinung nach, auf folgende Art zu erklären: Während Blätter von gewöhnlichem Bau, bei uns z. B. die Centaureen (HEINRICHER), auf sonnigen Standorten faktisch viel verdunsten, so ist die tatsächliche Ausdunstung des Chlorophyllgewebes der succulenten Pflanzen, dank der Verminderung der Oberfläche, den schleimreichen Zellen usw., sehr herabgesetzt, und die Wasserleitung ist gering. Wie sehr gerade die Wasserleitung mit der Streckung im Zusammenhang steht, beweisen auch zum Teil die Wasserpflanzen. Die untergetauchten Blätter haben

nie Pallisaden. Man könnte natürlich die Sache durch schwache Beleuchtung zu erklären suchen.

COSTANTIN hat aber nachgewiesen, dass die Lichtmenge genügend ist bei Pflanzen, welche sich nicht unter Wasser befinden, Pallisadenbildung hervorzubringen. Andererseits sehen wir, dass gerade Wasserpflanzen zugleich stark entwickeltes Pallisadengewebe haben. Das sind aber die Schwimmblätter, welche diesen Bau aufweisen. VOLKENS (1) hat eine bedeutend stärkere Entwicklung bei der Wasserform, als bei der terrestren von *Polygonum amphibium* gefunden. Diesen Fall erklärt VOLKENS durch den Einfluss der Beleuchtung. So sagt er (1): „Die Schwimmblätter beschatten sich weder selbst, noch werden sie durch andere Pflanzen beschattet, ihre wagerechte Lage setzt sie ausserdem der vollen Einwirkung des Sonnenlichtes aus.“

Ich habe nach terrestrischen Exemplaren gesucht, welche ganz frei und unbeschattet wachsen. Auch solche ergaben längere Pallisadenzellen im Vergleich mit der Wasserform. Die gegenseitige Bedeckung der Blätter kommt hier insofern fast gar nicht in Betracht, da sie sehr voneinander entfernt, die oberen ausserdem auch kleiner sind. Es haben Wasserpflanzen aber gut entwickeltes Pallisadengewebe, wenn sie nicht untergetaucht sind. Es ist hier wieder ein Verhältnis, welches an die Standorte der succulenten Pflanzen erinnert: in ein und demselben Medium haben wir die bestentwickelten Pallisaden und eine fast völlige Unterdrückung derselben. In keinem Falle handelt es sich natürlich bei den Wasserpflanzen um Herabsetzung der Verdunstung. Die tatsächliche Transpiration, welche eine gesteigerte Wasserleitung zur Folge hat, ist die Bedingung der Pallisadenbildung. Da aber mit der Feuchtigkeit des Substrates die Transpiration zunimmt (FITTBOGEN und andere, vgl. BURGERSTEIN, daselbst die Literatur), so ist ein Wasserblatt, welches nicht untergetaucht ist, ein sehr stark transpirierendes Objekt. Ich glaube, dass Versuche unter Bedingungen gleicher Beleuchtung und gleicher Luftfeuchtigkeit, bei verschieden feucht gehaltenem Boden, die Frage aufklären könnten. Einen ähnlichen Versuch in der uns interessierenden Frage, bei sonst normalen Verhältnissen, hat schon MER angestellt. Aber er gibt nicht an, wie die Länge der Zellen ausgefallen ist. Ich stellte meine Versuche hauptsächlich an *Sedum*-Arten an, weil diese Pflanzen in trockenem, wie in feuchtem Boden gut gedeihen.

Die grösste Reihe der Versuche machte ich mit *Sedum Maximowiczii*. Eine grosse Reihe von Exemplaren wurde in grossen Töpfen gezogen. Ein Teil der Pflanzen erhielt immer grosse Quantitäten von Wasser, ein anderer dagegen sehr wenig Wasser; ausserdem aber begoss ich einige andere Exemplare mit ver-

schiedenen Wassermengen, wobei weder das Maximum der feuchten Töpfe, noch das Minimum der trockenen erreicht wurde. Und ich muss sagen, dass auch der Bau dieser Pflanzen etwa eine Zwischenstufe der Extreme der sehr trockenen bezw. feuchten Pflanzen zeigte. Der Unterschied im Bau der trockenen und der feuchten Pflanzen ist, wie Fig. 1 und 2 ersehen lässt, für die Pallisadenlagen sehr in die Augen fallend. Die Zellen beider Reihen der feuchten Pflanze ist sehr stark in die Länge senkrecht zur Blattfläche gestreckt. Im trockenen Blatte dagegen ist die Streckung kaum angedeutet. Es ist ersichtlich in wie hohem Masse die Leitung des Wassers in feuchtem Boden stärker ist und wie die Ausbildung des Pallisadengewebes, die sich in der Streckung der Zellen kundgibt, mit dieser Erscheinung Hand in Hand geht. — Fig. 3 zeigt uns einen Querschnitt durch ein Blatt von *Asphodelus luteus*.

Wir sehen hier das dunkelgrün gefärbte Gewebe (in der Abbildung schraffiert) aus kürzeren Zellen zusammengesetzt als das hellere Gewebe. Diese verschiedenen gestreckten Zellen könnten hier durch stärkere und schwächere Beleuchtung nicht erklärt werden, denn alle Zellen sind dem Lichte gleich ausgesetzt. Mit der Stoffableitungstheorie (HABERLANDT) kommt dieser Bau eigentlich in Kollision. Die chlorophyllreicheren Zellen sind gar die kürzeren, und die Leitung in den chlorophyllarmen ist entschieden in diesem Falle die bessere. Solche Bildungen kommen mehrfach vor. In solchen Fällen sind die gestreckten Zellen die wasserreicheren, und die Funktion der Wasserleitung wird mehr oder weniger in den Vordergrund gerückt, zugleich aber die Assimilationsfähigkeit durch geringeren Inhalt an Chlorophyll geschwächt. MONTEMARTINI führt einen ähnlichen Fall für *Euphorbia splendens* (Fig. 8 seiner Tafel) an. Er sucht die Erklärung dieser Erscheinung in dem Einfluss der Nähe der Spaltöffnungen, da bei *Euphorbia* die kurzen chlorophyllreichen Zellen sich in der Nähe derselben finden. Unsere Abbildung zeigt aber gerade den umgekehrten Fall: hier sind die der Spaltöffnung näher gelegenen gerade die längeren, und der Einfluss der Spaltöffnungen kann natürlich nicht für diesen Bau verantwortlich gemacht werden.

Wir haben aber in beiden Fällen wasserreiche Zellen, welche einen Teil der Chlorophyllkörner verloren und ihre Funktion eingebüsst haben — sich zugleich gestreckt haben, um der Wasserleitung besser dienen zu können. Wie Mesophyllzellen in spezielle Wasserelemente übergehen, dafür haben wir mehrere Beweise. Bei den Capparideen fand VESQUE, dass unter den Mesophyllzellen sich solche finden, welche nicht nur ihren Chlorophyllgehalt völlig abgegeben haben, sondern die zugleich auch netzförmige Verdickung

erhalten, die Holzelementen ähnlich sind. Ganz in wasserleitende Elemente sind die Querparenchymzellen bei den *Podocarpus*-Arten mit breiten Blättern übergegangen. Diese Elemente haben an ihren Wänden zweiseitige Hoftüpfel (Fig. 4). SCHEIT's Angabe ZIMMERMANN gegenüber, dass sie unbehöft sind, kann ich nicht teilen, denn dass sie wirklich behöft Tüpfel führen, lässt sich auch daraus schliessen, dass wir zwischen diesen Elementen und den lebenden Zellen einseitige Hoftüpfel konstatieren können. In den quergestreckten Mesophyllzellen der Taxineen, wie auch in den Cycadeenfiedern müsste man mit HABERLANDT natürlich Zuleitungsgewebe sehen. Allein, da sich mit zunehmender Breite des Blattes die quergestreckten Zellen immer mehr und mehr in farblose, wasserführende Elemente verwandeln, bis sie in den ganz breiten den höchsten Grad ihrer Umwandlung erreichen, zeigt es sich zur Genüge, wie sehr unter Leitung im Mesophyll auch Wasserleitung mit einbegriffen werden muss.

Ihre wichtige Nebenfunktion der Wasserleitung wird zur Hauptfunktion. Es entstehen Tracheiden, also typische Wasserelemente. Die *Podocarpus*-Arten sind noch insofern interessant und lehrreich, als sie ihre Wasserelemente beim Fehlen von Quertracheiden in das Chlorenchym eingreifen lassen. Die schmalblättrigen nämlich haben, wie sonst die Coniferen, um das Leitbündel des Blattes eine Scheide; innerhalb dieser Scheide finden sich natürlich auch die Tracheidensäume, welche zu beiden Seiten des Bündels liegen. Bei den breitblättrigen, z. B. *Podocarpus latifolia*, liegt auch diese regelmässige Anordnung vor. Nur kommen hier Quertracheiden ausserhalb der Scheide hinzu. Bei einer mittelbreiten Art, *Podocarpus elongata*, fand ich folgenden Bau: Es hat sich hier kein Quertracheidensystem ausgebildet, die Tracheidensäume selbst aber springen sehr weit in das Chlorophyllgewebe nach rechts und links vom Nerven ein, und das Merkwürdige dabei ist, dass, um diesen Ersatztracheiden die Möglichkeit in das wasserbedürftige Gewebe einzutreten zu geben, die sonst gerade an den Flanken nie fehlende Scheide sich an diesen Stellen auflöst. — Ein anderer Fall, wo die Streckung ganz klar im Dienste der Wasserleitung steht, ist bei einigen Schwimmblättern zu finden. Fig. 5 zeigt uns einen Querschnitt durch ein Schwimmblatt von *Potamogeton natans*. Wir sehen, dass die unteren Zellen, ebenso wie die der Oberseite, gestreckt sind, — es sind sozusagen isolateral gebaute Blätter, aber es fehlen hier natürlich alle Bedingungen, welche nach HEINRICHER vor allem Trockenheit des Standortes u. s. f., die Bildung der Isolateralität hervorrufen. Da das Wasser hier vom Blatte endosmotisch aufgenommen wird, so ist es natürlich die untere Seite, die es tut, und

die gestreckten Zellen sind dazu wohl am geeignetsten, das aufgenommene Wasser weiter zu leiten. — Den isolateralen Bau fand HEINRICHER für eine Reihe von Pflanzen, welche unter gewissen gleichen Bedingungen leben — die Faktoren waren Licht, trockener Standort u. s. f.

Ausserdem finde ich aber auch in unserer Flora eine Reihe von Pflanzen, deren isolateraler Bau durch die zerschlitzten Blätter bedingt ist, so bei manchen Kompositen, z. B. bei *Anthemis arvensis*, *Matricaria Chamomilla*. Dank der feinen Teilung werden sie viel mehr von den Luftzügen in Mitleidenschaft gezogen, werden von relativ sehr viel Luft umspült, wodurch die Transpiration steigt und immer schnelle Wasserleitung erforderlich macht. Und die unteren Zelllagen sind häufig, da diese Luftumspülung sie intensiver zu verdunsten veranlasst, auch in einer für die Wasserleitung angepassten Form ausgebildet. Auch der Bau des Feldritterspornes, welchen HEINRICHER bemerkt hat, gehört hierher. In einem anderen Falle, wo eine nicht genügend rasche Wasserleitung schädliche Folgen haben könnte, hat das Blattparenchym durch gestreckte Zellen den Verhältnissen sich anzupassen gesucht. Ich meine die Salzpflanzen. Und die Versuche von SCHIMPER und LESAGE haben eben den Einfluss des Salzbodens auf den Bau des Mesophylls festgestellt. SCHIMPER hält auch diese Streckung durch die eventuelle Wassergefahr bedingt. In diesem Falle, wie so häufig, wo es sich um ökonomische Wirtschaft mit dem Wasser handelt, wird das Blatt dicker, und bei gleicher Oberfläche wird ein grösseres Volumen entwickelt.

Was früher von Blättern trockenen Standortes, welche durch die bedeutende Succulenz einen Schutz erhalten haben, gesagt wurde, gilt auch für das Assimilationssystem, welches wir im Stamme blattloser Pflanzen finden. Wo wahre Succulenz vorliegt, wo sehr fleischige Stämme, wie etwa bei den Cacteen, die Assimilation übernehmen, da finden wir in solchen mächtig dicken schleimigen Organen keine Pallisadenbildung; bei den assimilierenden Zweigen von *Asparagus* und *Casuarina* dagegen, die nicht diesen enormen Schutz besitzen, finden wir gut entwickeltes Pallisadenparenchym. Im allgemeinen sehen wir also, dass die Wasserleitung es ist, welche in ganz verschiedenen Fällen, manchmal geradezu überraschend, den spezifischen Bau bedingt. —

Schliesslich hat ja auch STAHL nicht bestreiten wollen, dass die Beleuchtung, der er die Hauptwirkung zuschrieb, zu ihrem Begleiter die Transpiration haben muss. Ich glaube, dass im Prinzip die richtige Verallgemeinerung HABERLANDT gemacht hat, denn die Pallisaden stellen (in den meisten Fällen) tatsächlich nur einen Spezialfall der gestreckten Assimilationszellen dar. Man könnte die Bezeichnung vielleicht noch näher präzisieren, indem wir statt „ge-

streckte Assimilationszellen“ gestreckte Leitungszellen sagen. Aber nur vom Standpunkte der Wasserleitung wird in den meisten Fällen das Auftreten und der Grad der Entwicklung bezw. das Fehlen des Pallisadengewebes erst verständlich.

Erklärung der Abbildungen.

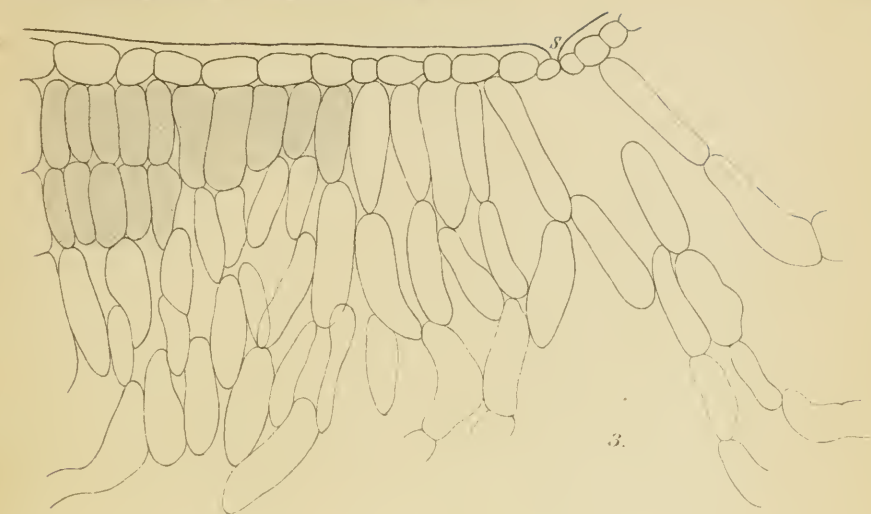
(Die Epidermis und die Spaltöffnungen sind schematisch dargestellt.)

- Fig. 1. *Sedum Maximowiczi*, Blattquerschnitt. Die Pflanze ist in feuchtem Boden gewachsen. Vergr. 240.
 „ 2. *Sedum Maximowiczi*, Blattquerschnitt. Die Pflanze ist in trockenem Boden gewachsen.
 „ 3. *Asphodelus luteus*, Blattquerschnitt. Vergr. 135.
 „ 4. *Podocarpus latifolia*. Quertracheide mit behöft. Tüpfeln. Vergr. 240.
 „ 5. *Potamogeton natans*, Blattquerschnitt. Vergr. 240.
 Up = Untere Pallisadenzellen.

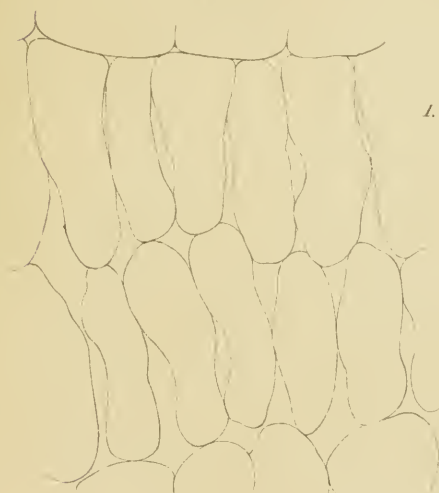
Literatur.

- ARESCHOUG, F. W. C. 1. Der Einfluss des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen. Bot. Jahrbücher, herausg. von ENGLER, Bd. 2, 1882.
 2. Über die physiologischen Leistungen und die Entwicklung des Grundgewebes des Blattes. Lund 1897.
 3. Bibliotheka Botanica, Heft 6, 1902
 4. Flora 1906.
 BROWN und MORRIS, Journal chem. Soc. Trans. 1893 (63, p. 604).
 BURGERSTEIN, A., Die Transpiration der Pflanzen, 1904. Jena.
 COSTANTIN, Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. des scienc. nat. Sér. 7, Bd. 3, 1886.
 DCFOUR, L., Influence de la lumière sur les feuilles. Ann. des sciences nat. Sér. 7, Bot. Bd. 5, 1887.
 EBERDT, O. 1. Beitrag zu den Untersuchungen über die Entstehungsweise des Pallisadenparenchyms. Diss. Freiburg 1887.
 2. Über das Pallisadenparenchym. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 6, 1888.
 FRANK, A. B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner usw. PRINGSH. Jahrb. für wissenschaftl. Bot., Bd. 8, 1872.
 GRIFFON, ED., Comptes rendus, B. 137, p. 529.
 HABERLANDT. 1. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 13, 1882. — Vgl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen.
 2. Über das Assimilationssystem. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 4, 1886.
 3. Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904.

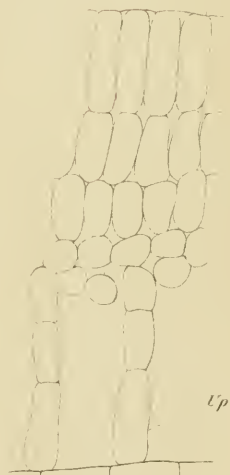
- HEINRICHER, E., PRINGSH. Jahrb., Bd. 15.
- HESELMANN, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Sonderabdruck aus den Beiheften zum Bot. Centralblatt, 1904.
- JØST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
- KOHL, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.
- LESAGE, P., Influence du bord de la mer sur la structure des feuilles. Rennes 1890.
- LOTHELIER, M. A., Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Lille 1893.
- MER, M. E., Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Bulletin de la Société Botanique de France. 1883 (Bd. 30), S. 110 ff.
- MONTEMARTINI, L., Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle Piante. Atti dell' Istituto Botanico di Pavia. Serie 2, Vol. 4, 1895. (Daselbst die sehr vollständig zusammengestellte Literatur.)
- PICK, H., Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. 1888.
- SCHEIT, MAX, Die Tracheïdensäume etc. Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1883, Jena.
- SCHIMPER, A. F. W., Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. Sitzungsberichte der Preuss. Akad. der Wissensch. 1890.
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf ZU, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Ztg. 1871.
- STAHL, E. 1. Über den Einfluss der Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg. 1880.
2. Über den Einfluss der Lichtintensität etc. Bot. Ztg. 1880.
3. Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes etc. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaften, Bd. 16 (N. F. 9) 1883.
- STRUMPF, Arb. der Petersb. Ges. der Naturf., Bd. 29.
- VOLKENS, G. 1. Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. des kgl. bot. Gart. zu Berlin, Bd. 3, 1884.
2. Die Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste. Berlin 1887.
- ZIMMERMANN, A., Über das Transfusionsgewebe. Flora 1880.



3.

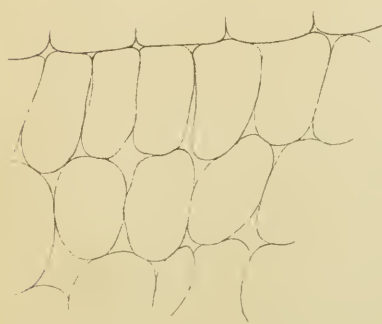


4.

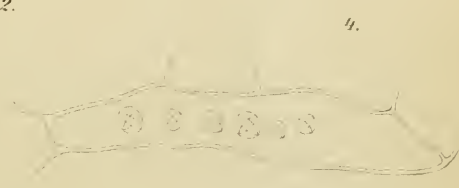


5.

up



2.



4.

G. Ritter , Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen <i>Mucoraceen</i> :	
Fig. 1a	257
W. Rubland , Zur Physiologie der Gummibildung bei den <i>Amphydalen</i> :	
Fig. 1. Schnitte durch das gummibildende Gewebe	305
Fig. 2—3.	312
F. W. Neger , Eine Krankheit der Birkenkätzchen:	
Fig. 1. Birkenkätzchen mit gebräunter Spitze	369
Ed. Fischer , Über einige kalifornische <i>Hypogaeen</i> :	
Fig. 1	374
A. Usteri , Studien über <i>Carica Papaya</i> :	
Fig. 1. <i>Carica Papaya</i> f. <i>Ernesti</i> , Fruchtknoten. Übergang von Staubblättern in Carpelle.	488
H. Miede , <i>Thermoidium sulfureum</i> n. g. n. sp., ein neuer Wärmepilz.	
Fig. 1. Keimende Sporen	512
Fig. 2. Junges, bei 43° in 24 Stunden herangewachsenes Mycel	512
Fig. 3. Einige sporogene Hyphen	513
Fig. 4. Reife Sporen	514
Fig. 5. Verschiedene Sporenformen	514
Fig. 6. Knotige Hyphen	514
Haas Winkler , Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären:	
Fig. 1. Schematische Darstellung der regenerierenden Schnittflächen	571
Fig. 2. Habitusbild der Chimäre	573
Fig. 3. Blattformen	574
F. C. von Faber , Über Verlaubung von Cacao Blüten:	
Fig. 1. Normale und deformierte Blüten	578
P. Claussen , Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von <i>Pyronema confluens</i> :	
Fig. 1. Tangentialer Schnitt durch ein junges Apothecium	588
L. Kny , Nachruf auf C. MÜLLER. Porträt C. MÜLLERS	(41)

Übersicht der Hefte.

Heft 1 (S. 1—42) ausgegeben am 21. Februar 1907.

Heft 2 (S. 43—98) ausgegeben am 25. März 1907.

Heft 3 (S. 99—176) ausgegeben am 23. April 1907.

Heft 4 (S. 177—216) ausgegeben am 28. Mai 1907.

Heft 5 (S. 217—266) ausgegeben am 26. Juni 1907.

Heft 6 (S. 267—340) ausgegeben am 24. Juli 1907.

Heft 7 (S. 341—414) ausgegeben am 28. August 1907.

Heft 8 (S. 415—482) ausgegeben am 27. November 1907.

Heft 9 (S. 483—534) ausgegeben am 24. Dezember 1907.

Heft 10 (S. 535—590) ausgegeben am 27. Januar 1908.

Generalversammlungsheft I. Teil, S. (1)—(12), ausgegeben am 1. September 1907.

Generalversammlungsheft II. Teil (Schlussheft), S. (13)—(107), ausgegeben am 27. Februar 1908.

Berichtigungen.

Seite 138, Zeile 15 von oben lies „Somit“ statt „Sonst“.

„ 138, „ 3 von unten lies „gemeinen“ statt „gewöhnlichen“.

„ 138, „ 8 von unten lies „später“ statt „später“.

- Seite 138, Zeile 8 von unten lies „I—V“ statt „I—IV“.
- „ 140, „ 13 von oben lies „655—667“ statt „655—662“.
- „ 140, „ 21 von oben lies „alkoholischer“ statt „alkalischer“.
- „ 140, „ 23 von oben lies „nach 660—670“ statt „nach 660“.
- „ 140, „ 8 von unten lies „PREYER“ statt „PIEPER“.
- „ 141, „ 1 von oben
lies „VI > I > III > V > II = IV“ statt „VI > I > III > II = IV“.
- „ 141, „ 2 von oben lies „erscheinen“ statt „erschienen“.
- „ 141, „ 9 von oben lies „gelbere“ statt „gelbe“.
- „ 141, „ 10 von oben lies „Lösung benennen“ statt „Farbe bemessen“.
- „ 141, „ 20 von oben lies „genninen“ statt „gemeinen“.
- „ 141, „ 19 von unten lies „nich“ statt „noch“.
- „ 142, „ 7 von unten lies „genug“ statt „ganz“.
- „ 144, „ 2 von unten lies „genuinen“ statt „gemeinen“.
- „ 145, „ 4 von oben lies „Chlorophyllin a“ statt „Chlorophyllin“.
- „ 145, „ 17 von oben lies „zerriebenen“ statt „geriebenen“.
- „ 145, „ 18 von oben lies „passender“ statt „fallender“.
- „ 146, „ 1 von oben lies „Phylloxanthin in Phyllocyanin“ statt „Phyllo-
cyanin in Phylloxanthin“.
- „ 147, Tabelle, lies „Intensitätsskala“ statt „Insensitätsskala“.
- „ 149, Zeile 8 von oben lies „des V. Chlorophyllan- α -Bandes“ statt „des
V. Chlorophyllin- α -Bandes“.
- „ 204, Zeile 16 von oben lies „kürzere“ statt „längere“.
- „ 437, „ 17 von oben, ist hinter „Schieferletten“ einzuschreiben: „Vorkommen,
haben die Sporen bisher nur in Schieferletten“.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Rywosch Solom

Artikel/Article: [Über die Pallisadenzellen 196-209](#)