

schon an zweihundert Pflanzen erwachsen sein. Es stehen auch etwa 8 mit *Arceuthobium* besiedelte *Juniperus*-Pflanzen in unserem Garten zur Abgabe an andere Botanische Gärten bereit und ersuche ich die Vorstände jener, die *Arceuthobium* im Tauschwege zu erwerben wünschen, mir dies anzuzeigen. Allerdings wird die Versendung der Pflanzen erst nach Beendigung des Krieges erfolgen können, da mit dem einen Gehilfen, der nach Kriegsausbruch als einzige gärtnerisch geschulte Kraft unserem Garten verblieb, unmöglich auch derlei Arbeit geleistet werden kann.

Innsbruck, Botanisches Institut, Ende Oktober 1916.

64. Herm. Losch. Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern bei *Aesculus Hippocastanum* L. Ein Beitrag zur Frage der direkten Anpassung.

(Mit 17 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 7. November 1916)

Anfangs Mai dieses Jahres bemerkte ich an austreibenden Stammausschlägen eines an feuchtem Standort im sogenannten exotischen Garten in Hohenheim stehenden großen Roßkastanienbaumes eigentümliche Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern. In der Literatur werden solche Gebilde mehrfach erwähnt. GOEBEL¹⁾ macht darüber folgende Angaben: „Hoch entwickelte Knospenschuppen besitzen unter anderem die *Aesculus*-arten. Auch hier sind die unteren Schuppen klein und vertrocknet, während die oberen saftig und sehr groß (ca. 4 cm lang, 2 cm breit) sind. Die oberen Knospenschuppen zeigen nun auch eine weitergehende Ausbildung. Während nämlich die unteren nur wenige und sehr schwache Gefäßbündel haben, sind dieselben bei den oberen Schuppen gut entwickelt, sie verzweigen sich, senden blind endigende Äste an die Peripherie der Schuppe usw. Die ganze Schuppe gewinnt das Aussehen eines länglich-ovalen ungliederten Laubblattes, es treten auf ihr auch Spaltöffnungen auf, zahlreich auf der Innenseite, weniger zahlreich auf der Außenseite, Eigenschaften, die dem normalen Blattgrunde ebenso abgehen, wie

1) GOEBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes (Bot. Ztg. 1880. S 771).

die geschilderte Differenzierung des Gefäßbündelverlaufes. Die Laminaranlage ist auch hier wieder als kleines vertrocknetes Spitzchen, dessen Teilblättchen aber schon angelegt sind, am Ende der Schuppe nachzuweisen, sie kommt bei den Schuppen von *Aesculus Hippocastanum* selten, häufig bei *A. parviflora* zur Entfaltung“. Ferner erwähnt PENZIG¹⁾, daß sich eine Art Übergangsform zwischen Knospenschuppen und Blatt manchmal beobachten lasse, in welcher



Abb. 1. Stück eines Zweiges von Stammausschlägen. Die Endknospe hat ausgetrieben, ebenso die linke Knospe des auf die Endknospe folgenden ersten Knospenpaares. Näheres im Text. $\frac{3}{5}$ nat. Größe).

der Blattstiel einseitig oder beiderseits am Grunde mit einer schmalen grünen Lamina gesäumt ist: der Stiel kann dabei am Ende einige Spreiten tragen (SAVI, in der 4. Vers. Italien. Naturf. in Padua 1843;

1) PENZIG, Teratologie Bd. I. S. 360.

2) Alle Abbildungen beziehen sich auf normale oder umgewandelte Knospenschuppen oder Teile derselben von Stammausschlägen von *Aesculus Hippocastanum* L.

Flora 1844, S. 508) oder ganz spreitenlos, fast einem Phyllodium ähnlich sein (PLUSKAL, im Österr. Bot. Wochenbl. IV, 1854, S. 315). Weitere Angaben finden sich bei KEISSLER¹⁾ und JANSEN²⁾. Ersterer erwähnt verschiedene Übergänge des gefingerten in ein gefiedertes Blatt und sagt dann: „Eigentümlich ist es, daß die sonst bald nach der Entwicklung der Laubblätter abfallenden Knospenschuppen,



Abb. 2. Wie Abb. 1. Die Endknospe ist im Vorjahr abgerissen. Näheres im Text. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.

sowie die zwar auch an normalen Zweigen auftretenden, aber ebenfalls abfälligen Übergangsgebilde zwischen Knospenschuppen und Laubblättern an den Ästen mit abnormen Blättern persistent sind und

1) KEISSLER, K. von, Einige neue Mißbildungen (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, XLVIII, S. 686—687).

2) JANSEN, K. Ungewöhnliche Blattbildung bei der Roßkastanie (Mitt. Naturw. Ver. Düsseldorf, 2. Heft, Düsseldorf 1892, S. 50—51).

oft bis in den Herbst hinein erhalten bleiben“. Hier ist beizufügen, daß ich bei diesen Stammausschlägen auch in zwei Fällen den Übergang von gefingertem zu gefiedertem Blatt feststellen konnte. MASTERS¹⁾ bildet solche Formen in seiner Pflanzen-Teratologie ab. JANSEN²⁾ gibt von den Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern eine Beschreibung, die sich mit meinen Beobachtungen deckt. Er fand sie am Stamm eines jungen Roßkastanienbaumes, also auch an einer Stelle, welche besonders günstige Ernährungsbedingungen bietet. Alle diese Literaturangaben behandeln nur die morphologischen Verhältnisse und enthalten keine näheren anatomischen Angaben, wenn man von den kurzen Bemerkungen GOEBELS über die Gefäßbündel und Spaltöffnungen absieht. Da hier ein xerophytisches Schutzgebilde, die Knospen-

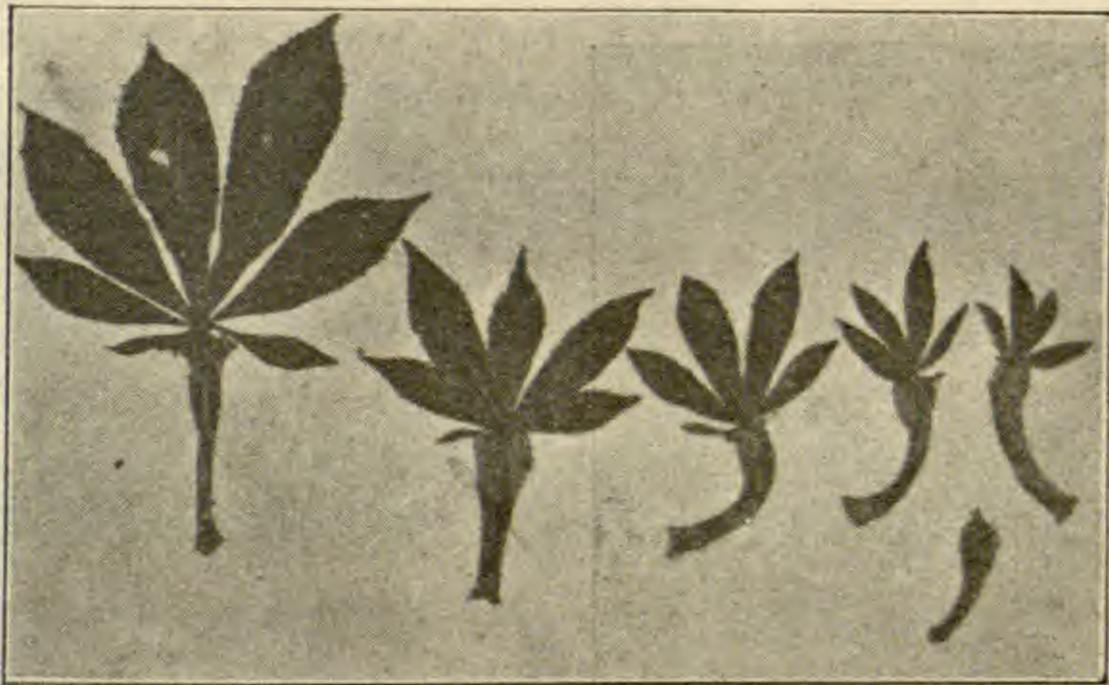


Abb. 3. Verschiedene Stadien umgebildeter innerster Knospenschuppen.
 $\frac{1}{4}$ nat. Größe.

schuppe, in ein assimilierendes Laubblattgebilde übergeht, lag die Vermutung nahe, daß auch die anatomischen Verhältnisse entsprechend dem Funktionswechsel Veränderungen zeigen müssen. In der Tat ergab die vergleichend-anatomische Untersuchung Veränderungen, über welche im folgenden berichtet werden soll. Zunächst sollen aber die morphologischen Verhältnisse geschildert werden.

Die Übergangsformen von Knospenschuppen zu Laubblättern fand ich an nichtblühenden Stammausschlägen in 1–2 m Höhe über dem Boden. Immer findet sich die Umbildung bei den innersten

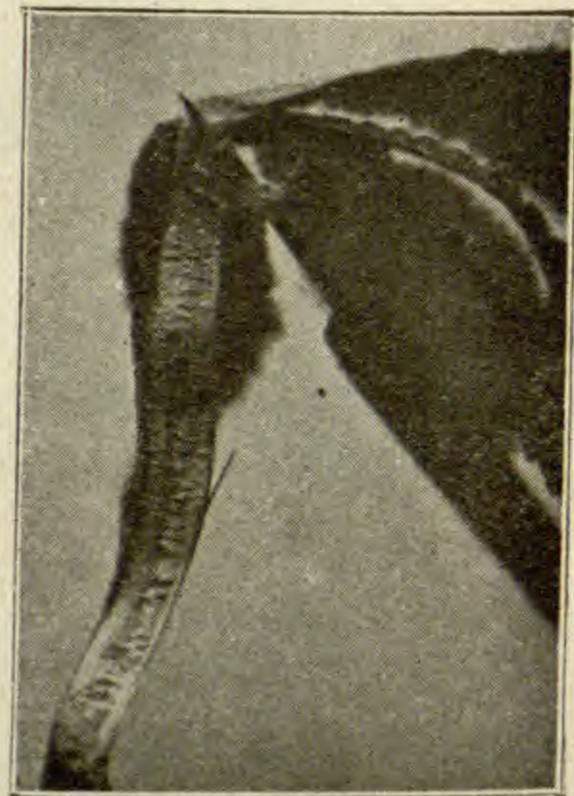
1) MASTERS, M. T., Pflanzen-Teratologie, deutsch von UDO DAMMER, Leipzig 1886. S. 496.

2) JANSEN, K., Ungewöhnliche Blattbildung bei der Roßkastanie (Mitt. Naturw. Ver. Düsseldorf, 2. Heft, Düsseldorf 1892, S. 50–51).

Knospenschuppen der Endknospe des Zweiges. Bei dem in Abbildung 1 abgebildeten Fall haben sich die drei innersten Knospenschuppenpaare der Endknospe zu laubblattähnlichen Formen umgebildet. Zwischen dem ersten und zweiten umgebildeten Schuppenpaar befindet sich ein Internodium von 6 cm Länge. Die beiden Knospenschuppenpaare sind also sehr weit auseinandergerückt. Von links unten in der Abbildung steigt ein Seitentrieb an, bei dem die Schuppen der Knospe, aus welcher er hervorging, schon abgefallen sind. Fehlt die Endknospe — im Vorjahr abgerissen oder abgeschnitten —, so zeigen auch die obersten Knospenschuppen der Seitentriebe des ersten bis zweiten Knospenpaares unter der fehlenden Endknospe diese Umbildung (vgl. Abb. 2). In diesem Fall — Fehlen der Endknospe — kann die Umbildung der Knospenschuppen auch an den unteren Zweigen der Krone vorkommen.



4



5

Abb 4. Direkte Kopie einer solchen durchsichtig gemachten Knospenschuppe. Blattscheide z T abgeschnitten, da sie wegen ihrer Krümmung und Einrollung nicht in eine Ebene gebracht werden kann Nat. Größe.

Abb. 5. Blasig gerunzelte Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe. Durch Nadeln etwas gestreckt. Haarfilz entfernt. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Ich fand diesen Fall ein einziges Mal, obwohl ich zahlreiche Bäume darauf untersuchte. Es dürfte sich in diesen Fällen um eine von GOEBEL¹⁾ so genannte „Korrelation des Wachstums“ handeln. Das verschieden starke Austreiben von Achselknospen der umgebildeten Schuppenpaare ist mit der für *Aesculus* bekannten Anisophyllie in Zusammenhang zu bringen. Bei dem in Abb. 1 abgebildeten Fall befinden sich in den Achseln der drei umgebildeten

1) GOEBEL, a. a. O. S. 809.

obersten (innersten) Knospenschuppenpaare Knospen, von denen beim obersten Paar nur die auf der Abbildung links befindliche Knospe sich entfaltet hat und zwei gut ausgebildete Blätter mit Blattscheide, Stiel und Spreite zeigt. Bei dem darunter folgenden Schuppenpaar haben sich beide Achselknospen entfaltet und zeigen je zwei Blätter. Bei dem folgenden Schuppenpaar (in der Abbildung nicht genau zu sehen) hat sich wieder nur die linke Achselknospe zu zwei Blättern entfaltet. Die Abbildung 3 zeigt verschiedene Entwicklungszustände solcher umgebildeter Knospenschuppen. Ehe sich eine Blattspreite bildet, entwickelt sich die Schuppe — morphologisch die Blattscheide — zu einem blattähnlichen Gebilde von 3—4 cm Länge und 1—2 cm Breite. In diesem Zustand ist die Laminaranlage nur als kleines Spitzchen zu sehen. Ein Blattstiel

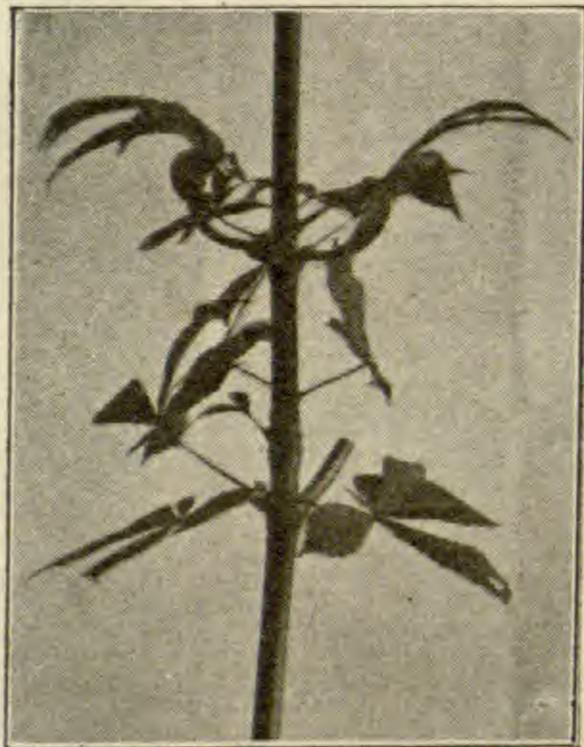
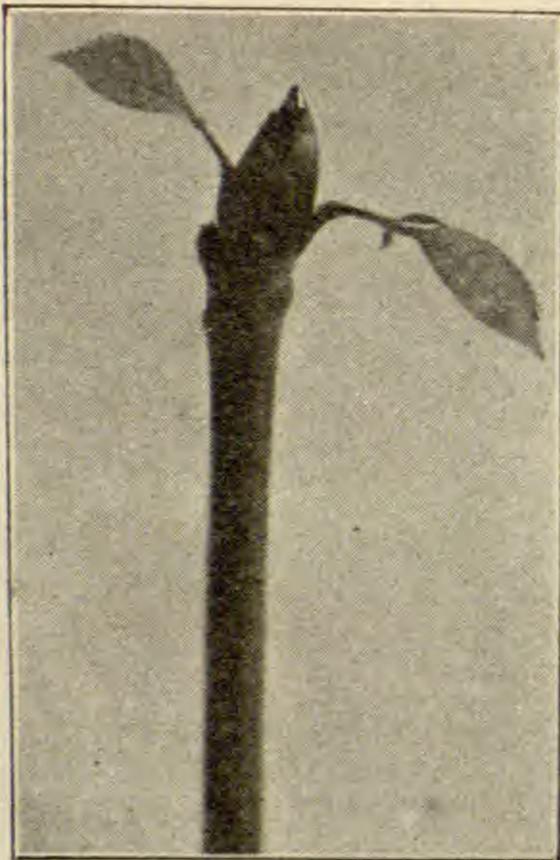


Abb. 6. Soll die spätere S-förmige Krümmung der Blattscheide der umgewandelten innersten Knospenschuppen zeigen. $\frac{1}{5}$ nat. Größe.

wird nicht gebildet, sondern in der weiteren Entwicklung verlängert sich der scheidige Blattgrund (die ursprüngliche Schuppe) und krümmt sich, so daß er eine nach oben konkave offene Rinne bildet, die auf beiden Längsseiten mit einem dünnen häutigen Saum versehen ist, der an der Spitze, bei ausgebildeter Blattlamina bis zu 1 cm breit sein kann, im Laufe des Jahres aber mehr und mehr vertrocknet. Dieser Saum ist mit den zwei kleinsten Teilblättchen der inzwischen ausgebildeten Spreite verwachsen (vgl. Abb. 4). Die Innenseite der rinnenförmigen Blattscheide ist blasig-quergerunzelt (vgl. Abb. 5) und mit einem rostbraunen Haarfilz (in der Abbildung abgestreift, damit die Blasen zu sehen sind) überzogen. Vom Saum sind hier nur noch Reste zu sehen. Die Teilblättchen

der Blattspreite können bis 9,4 cm lang werden. Sie nehmen erst allmählich eine den Teilblättchen der normalen Blätter ähnliche Form an. Die Blattscheide krümmt sich später s-förmig (vgl. Abb. 6).

Eine andere Art von Mittelform zwischen Knospenschuppe und Laubblatt, die sich mehr der eigentlichen Laubblattform nähert, bildet sich bei denselben Stammausschlägen an den heurigen Trieben zur Zeit des zweiten Triebs (Ende Juni — Anfang Juli). Das äußerste Knospenschuppenpaar der Endknospe eines heurigen Triebs entwickelt sich nämlich zu einem richtigen Laubblattpaar, bei dem, zum Unterschied von den im Frühjahr aus den innersten Knospen-



7



8

Abb. 7. Heurige Endknospe eines Stammausschlages mit zu Blättchen umgebildeten äußersten Knospenschuppen. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.

Abb. 8. Direkte Kopie einer solchen zu einem Blättchen umgebildeten äußersten Knospenschuppe. Nat. Größe.

schuppen der vorjährigen Endknospe hervorgehenden Übergangsformen, zwischen der Blattspreite und der den Blattgrund bildenden Schuppe ein Blattstiel eingeschaltet wird. Die Abb. 7 zeigt ein solches zu Laubblättchen umgewandeltes Schuppenpaar mit 1—3 Teilblättchen; Abb. 8 ist eine direkte Kopie eines solchen mit JAVELLEScher Lauge und Salzsäure durchsichtig gemachten Schuppenblattes. Die äußerste Schuppe ist normal an ihrer inneren und äußeren Oberfläche verkorkt. Die Verkorkung wird längs der Mittellinie der Schuppe keilförmig gesprengt und aus der Spitze der Schuppe entwickelt sich das Blättchen mit Stiel. Diese zweierlei

Arten von Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern beschreibt BERTHOLD¹⁾ für *Acer pseudoplatanus* und fügt hinzu, daß bei *Aesculus* und bei anderen Objekten die Verhältnisse ganz ähnlich liegen. Bei den zuletzt beschriebenen „Sommermittelformen“ behält die Schuppe etwa ihre ursprüngliche Größe bei; sie vergrößert sich nicht in einem solchem Maße, wie es bei den aus den innersten Knospenschuppen hervorgehenden „Frühjahrsmittelformen“ der Fall ist.

Wie schon oben erwähnt, lag es nahe, anzunehmen, daß mit dem Funktionswechsel, der mit der Umbildung und blattähnlichen Vergrößerung dieser innersten Knospenschuppen verbunden ist, auch anatomische Veränderungen des Organs Hand in Hand gehen. Während die Schuppe die Funktion eines Schutzgebildes der Knospe hat und eine ausgesprochen xerophytische Struktur besitzt, geht sie bei ihrer Umbildung und Vergrößerung zunächst (ehe an ihrer Spitze die Spreite sich entfaltet) in ein laubblattähnliches Gebilde über, welches inbezug auf Atmung, Assimilation und Transpiration unter ganz anderen Bedingungen steht als die eingeschlossene Schuppe. Tatsächlich fand sich auch bei diesen Übergangsgebilden in der Ausbildung der Spaltöffnungen, welche mit der Atmung, Assimilation und Transpiration in engster Beziehung stehen, eine Änderung.

Ehe wir hierauf näher eingehen, müssen wir uns vorher mit dem Bau, besonders der Spaltöffnungen der normalen Knospenschuppe beschäftigen. Die folgenden Angaben beziehen sich auf Schuppen von Knospen, die in diesem Jahr gebildet wurden und Ende September schon so angeschwollen waren und Balsam ausschwitzten, also in einem Zustand waren wie sonst die Knospen im Frühjahr vor dem Knospenaufbruch. Im allgemeinen finden wir 9 Paare von Knospenschuppen an den Endknospen der untersuchten Zweige der Stammausläge. Das erste (äußerste) Paar ist meist — zur Zeit der Untersuchung Ende September — zu der Sommermittelform umgebildet. Vom 3. Schuppenpaare an nehmen die zunächst vereinzelteren Spaltöffnungen bei den nach innen folgenden Paaren zu. Die Spaltöffnungen sind aber auf der Innenseite der Schuppen immer zahlreicher als auf der Außenseite, wo sie mehr vereinzelt stehen. Ihr Bau bietet nichts Besonderes. Sie stehen auf gleicher Höhe wie die übrigen Epidermiszellen. In Abb. 9 ist die Oberflächenansicht einer solchen Spaltöffnung von

1) BERTHOLD, G., Untersuchungen zur Physiologie der Pflanzlichen Organisation, Leipzig 1904, II. Teil, 1. Hälfte, S. 31.

der Innenseite einer innersten Knospenschuppe des 9. Paares dargestellt. Das Grundgewebe der äußeren Knospenschuppen (1. bis 6. Paar) ist aus Kollenchymzellen zusammengesetzt, wie dies auch MIKOSCH¹⁾ für *Aesculus* angibt (S. 734). In den inneren Paaren (7.—9. Paar) werden die Grundparenchymzellen immer mehr dünnwandig. Alle Schuppen enthalten sehr viel oxalsauren Kalk in Drusenform. Lufterfüllte Spalträume, wie sie in den späteren Stadien der Entwicklung der Knospenschuppen auftreten, sind in diesem Zustand noch nicht zu bemerken. MIKOSCH (S. 737) bringt die Entstehung solcher Spalträume mit der Anhäufung von oxalsaurem Kalk in Zusammenhang. Er sagt: „In späteren Stadien werden die Gewebspartien, in denen sich größere Mengen von oxalsaurem Kalk angesammelt haben, von dem über ihnen liegenden Grundgewebe getrennt, wodurch im Tegment selbst größere, luftgefüllte Räume entstehen, die offenbar das Tegment zu einem schlechten Wärmeleiter machen sollen.“ Solche große lufterfüllte

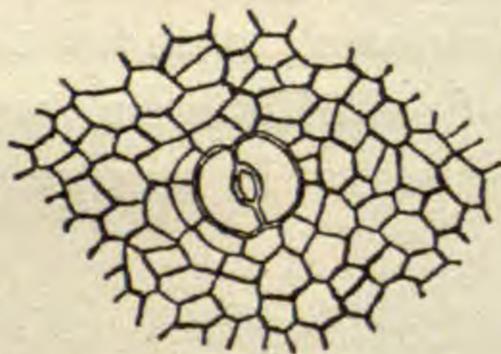


Abb. 9. Spaltöffnung auf der Innenseite einer normalen Knospenschuppe des innersten Schuppenpaares. Vergr. 230fach.

Spalträume treten aber in dem scheidig verlängerten und vergrößerten Blattgrunde der aus den innersten Knospenschuppen entstandenen Übergangsformen regelmäßig auf. Ich konnte aber an den Grenzen dieser Spalträume keine Anhäufung von oxalsaurem Kalk feststellen. Die Angaben von MIKOSCH beziehen sich übrigens nur auf die äußeren Knospenschuppen und hier haben wir es mit den innersten zu tun. Die Erklärung der Entstehung solcher Spalträume, welche GRÜSS²⁾ gibt, scheint mir auch für unseren Fall zu gelten. Er sagt auf S. 639: „In den meisten Knospenschuppen bemerkt man einen Spaltraum, welcher sich durch das ganze

1) MIKOSCH, K., Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospenschuppen dicotyler Holzgewächse Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. LXXIV, Abt. 1, math.-natw. Klasse, Wien 1876, S. 723—755.

2) GRÜSS, J., Beiträge zur Biologie der Knospe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, XXIII, S. 637—703).

Parenchym parallel der Schuppenoberseite hinzieht. Er entsteht auf eine rein mechanische Weise. Beim Knospenaufbruch findet am Grunde der Schuppen eine starke Zellvermehrung statt. Da nun die Epidermiszellen auf der Unterseite der äußersten Tegmente abgestorben sind, so muß das Wachstum einseitig werden, kann also nur auf der Oberseite, wo sich noch teilungsfähige Zellen vorfinden, ergiebig sein. In Folge davon wird sich die Schuppe umbiegen und im Innern einen Spaltraum entstehen lassen, in welchem sich oft Drusen von Calciumoxalat bilden; auch in den inneren Schuppen ist der Spaltraum bemerkbar, denn ihr Wachstum verläuft in ähnlicher Weise: die Zellteilung ist am Grunde auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite.“ Solche Spalträume erstrecken sich beinahe durch die ganze Länge der Blattscheide der umgebildeten Knospenschuppen von *Aesculus Hippocastanum* parallel der Oberseite und sind an den quer verlaufenden blasig aufgetriebenen Stellen besonders groß. Im Längsschnitt sieht man die Epidermis samt einigen darunter folgenden Zellschichten wellenförmig vom Grundgewebe abgehoben. Einen ähnlichen Fall von Bildung einer sich abhebenden Falte, der auch auf dem besonders lebhaften Wachstum der Epidermis und der ihr anliegenden Grundgewebsschichten beschreibt KÜSTER¹⁾ von *Fuchsia globosa* und gibt auch eine Abbildung der Gewebefalte. Die Ursache des stärkeren Oberflächenwachstums ist hier aber durch die Entwicklung im dampfgesättigten Raum gegeben. In unserem Falle gilt die oben erwähnte Erklärung von GRÜSS. Ob in unserem Falle die Feuchtigkeit, welche in der haarfilzigen Rinne der Blattscheide, besonders in diesem regenreichen Sommer, sicher zeitweise vorhanden war, eine Rolle spielt, könnte nur durch das Experiment nachgewiesen werden. Wahrscheinlich spielt sie hier nur eine sekundäre Rolle.

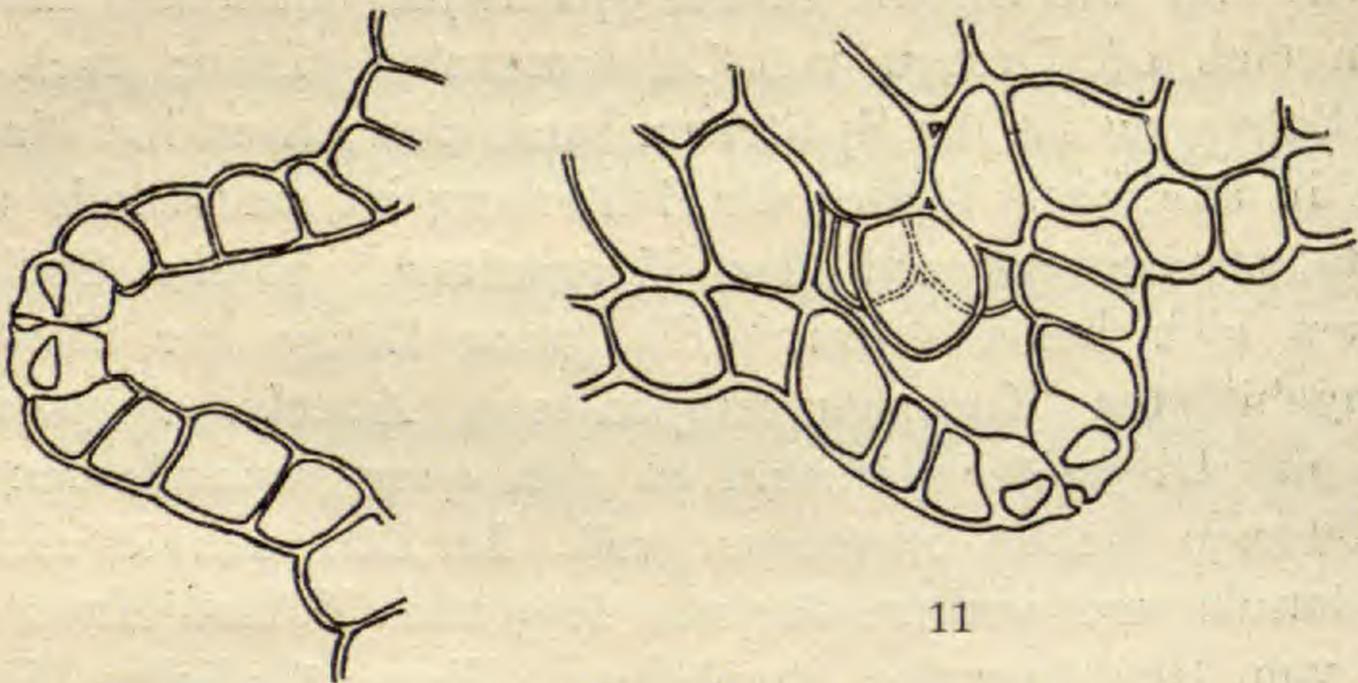
Im Folgenden möchte ich nun auf zwei anatomische Besonderheiten der umgebildeten Knospenschuppen näher eingehen; erstens auf die papillenförmige Erhebung der Spaltöffnungen und zweitens auf die Ausbildung einer Art von Schwammparenchym und auf eigentümliche Kalluswucherungen, welche im Innern an den Rändern der oben erwähnten schizogenen Spalträume auftreten.

1. Papillenförmig erhöhte Spaltöffnungen.

Wie oben erwähnt wurde, besitzen die normalen innersten Knospenschuppen Spaltöffnungen, welche in ihrem Bau keine Besonderheiten aufweisen und auf gleicher Höhe mit den Epidermis-

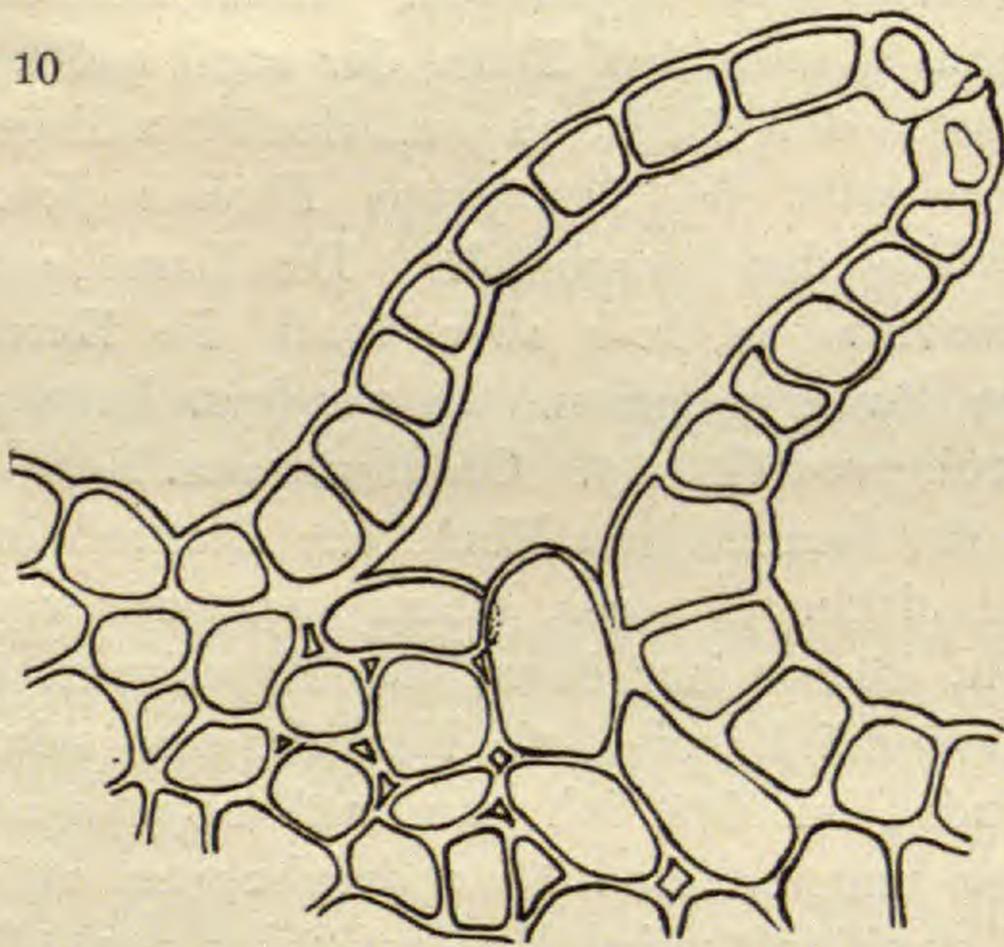
1) KÜSTER, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Auflage, Jena 1916, S. 294/295.

zellen stehen (vgl. Abb. 9). Die Spaltöffnungen der konkaven Oberseite der rinnenförmig vertieften, blasig-quergerunzelten und mit einem abwischbaren rostbraunen Haarfilz bedeckten verlängerten Blattscheide der aus den innersten Knospenschuppen hervorgegangenen Uebergangsformen, sind mehr oder weniger stark über die Epidermis emporgehoben und befinden sich an der Spitze von



10

11



12

Abb. 10, 11 und 12. Schnitte durch papillenförmig erhöhte Spaltöffnungen von der Oberseite der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe. Vergr. 440fach.

papillenförmigen Erhebungen, ähnlich wie bei *Cucurbita Pepo*. Diese zylindrischen bis abgestumpft kegelförmigen Papillen stellen Erhebungen für sich dar und haben mit den oben erwähnten Erhebungen und Faltungen der Epidermis mit anschließenden Gewebelagen nichts zu tun. Die Abbildungen 10—12 zeigen mediane

Schnitte durch solche Spaltöffnungen tragende Papillen. Die Erhöhung über die Epidermis beträgt durchschnittlich das 3–4fache der Dicke der Epidermiszellen, kann aber, wie in Abb. 12 das 6–8fache der Epidermisdicke erreichen. Im Innern der Papille befindet sich eine ziemlich große Atemhöhle. Die Schließzellen besitzen scharfkantige Kutikularleisten.

An der konvex gebogenen Außen-(Unter-)Seite der Blattscheide dieser Uebergangsformen, welche ebenfalls mit rostbraunen Haaren bedeckt ist, sind die Spaltöffnungen in viel geringerer Anzahl als auf der Oberseite vorhanden und kaum merklich über die Epidermis erhöht (vgl. Abb. 13). Die Spaltöffnungen der Teilblättchen der Spreite dieser Uebergangsgebilde befinden sich nur auf der Unterseite der Teilblättchen wie bei den normalen Blättern und zeigen genau dieselbe Ausbildung wie diejenigen der normalen Blätter, sind also nicht über die Epidermis erhöht.

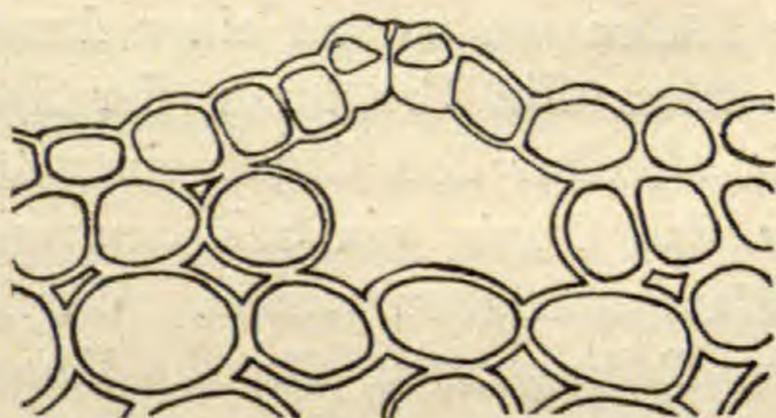


Abb. 13. Schnitt durch eine Spaltöffnung von der Unterseite der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe. Vergr. 440fach.

Was sind nun die Ursachen für die Erhöhung der Spaltöffnungen auf der Oberseite der Blattscheide dieser Übergangsgebilde? HABERLANDT¹⁾ äußert sich über die erhöhte Lage von Spaltöffnungen folgendermaßen: „Der biologische Vorteil, welcher mit dieser Lage der Spaltöffnungen verbunden ist, kann einstweilen noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Aus dem Umstande, daß emporgehobene Spaltöffnungen nicht selten an Pflanzen feuchter, schattiger Standorte, wie z. B. bei verschiedenen Farnen, vorkommen, könnte gefolgert werden, daß die exponierte Lage der Stomata ein Mittel zur Erhöhung der Transpiration vorstellt. Auch leicht benetzbare Blätter besitzen oft emporgehobene Spaltöffnungen, was vielleicht als Schutzmittel gegen eine länger andauernde kapil-

1) HABERLANDT, G. Physiologische Pflanzenanatomie 4. Aufl. Leipzig 1909. S. 430.

lare Verstopfung der Spalten mit Wasser zu deuten ist. Andererseits ist diese Lage der Stomata auch an sehr stark behaarten Blättern, in gemeinschaftlichen äußeren Atemhöhlen und Längsrinnen zu beobachten; in diesem Falle läßt sich kaum ein plausibler Grund dafür angeben.“

In den Fällen, welche HABERLANDT anführt, sind die erhöhten Spaltöffnungen überkommene Artmerkmale, und über die Ursachen ihrer Erhöhung über die Epidermis können wir nur Vermutungen anstellen. In dem uns hier vorliegenden Falle sehen wir aber die Erhöhung der Spaltöffnungen gewissermaßen vor unseren Augen vor sich gehen, Hand in Hand mit der Umwandlung eines Organs. Wir haben uns also mit der Frage zu beschäftigen, ob die Schuppe bei ihrer Umwandlung eine Steigerung der Transpiration erfährt und ob für die Spaltöffnungen nach der Umwandlung der Schuppe die Gefahr einer kapillaren Verstopfung besteht. Trifft beides oder eines von beiden zu, so dürfte die kausale Erklärung der Erhöhung der Spaltöffnungen damit gegeben sein, zugleich aber hätten wir es mit einer direkten Anpassung zu tun; wir könnten dann die Erhöhung der Spaltöffnungen auch final deuten, da sie offenbar dem Organ einen biologischen Vorteil bringen bzw. für das Organ ein Schutzmittel gegen eine von außen drohende Gefahr darstellen würde. Wir haben uns also die Verschiedenheit der Bedingungen für die Knospenschuppe einerseits und für das Übergangsgebilde andererseits bezüglich der Transpiration und Atmung zu vergegenwärtigen.

Aus der Schuppe, einem durchaus xerophytisch gebauten Organ, wird zunächst ein blattartiges Gebilde (vgl. Abb. 3 rechts und das von GOEBEL weiter oben Gesagte), das wie die normalen Blätter von der umgebenden Luft umspült wird. Das Gebilde wächst stark, wird also eine intensive Atmung haben, und da es unter einer starken Wasserzufuhr gebildet wird und eine reiche Nervatur besitzt, so wird es auch eine starke Transpiration haben. Können nun die auf der Oberseite vorhandenen zahlreichen Spaltöffnungen — die auf der Unterseite weniger zahlreichen kommen hierbei weniger in Betracht — den an sie gestellten Anforderungen besonders in Hinsicht auf Transpiration und Atmung vollauf genügen? Offenbar nicht, denn sie stehen unter denkbar ungünstigen Bedingungen der Außenwelt gegenüber. Die Transpirationsmöglichkeit ist durch die rinnenförmige Vertiefung und durch den Haarfilz — beides durchaus eine xerophytische, von der Schuppenatur stammende Ausstattung — ziemlich gering. Weiter bietet die nach oben offene Rinne die Möglichkeit, daß Wasser in der

Rinne stehen bleibt und so für die Spaltöffnungen die Gefahr einer länger andauernden kapillaren Verstopfung und Verhinderung ihrer Tätigkeit besteht. Machen wir uns diese Verhältnisse klar, so bleibt uns keine andere Deutung der papillenförmigen Erhöhung der Spaltöffnungen übrig als die, daß wir es hier nach STAHL¹⁾ mit einer sogenannten *adversen direkten Anpassung* zu tun haben. Unter *adversen Anpassungen* versteht STAHL (S. 155) „Schutzmittel der Pflanzen gegen feindliche Organismen und von der anorganischen Umgebung drohende Gefahren.“

Fassen wir das Bisherige kurz zusammen: Die Schuppe, ein Organ, welches nach Erfüllung seiner Schutzfunktion für die Knospe normalerweise abfällt, ist hier unter besonders günstigen Ernährungsbedingungen erhalten geblieben und hat sich zu einem Laubblattgebilde umgewandelt, das nach meinen Beobachtungen bis in den Herbst (Ende September bis Anfang Oktober) erhalten bleibt. Dieses laubblattähnliche Gebilde hat von seiner früheren Knospenschuppenatur xerophytische Merkmale (Einrollung und Haarfilz) behalten. Unter den veränderten Lebensbedingungen sind ihm diese xerophytischen Merkmale nicht mehr notwendig und nützlich, sondern im Gegenteil eher hinderlich und schädlich. Durch Erhöhung der Spaltöffnungen paßt sich das Organ an die neuen Bedingungen an. Wir haben also die Erhöhung der Spaltöffnungen als eine Schutzmaßregel, als eine *adverse direkte zweckmäßige Anpassung* aufzufassen.

Daß bei den im Sommer aus den äußersten Knospenschuppen hervorgehenden Uebergangsformen keine Erhöhung der Spaltöffnungen stattfindet, erklärt sich leicht so, daß hier die Schuppe selbst (der Blattgrund) keine merkliche Vergrößerung erfährt, keine rinnenförmige Vertiefung und keinen Haarfilz besitzt. Die wenigen Spaltöffnungen, welche ich an der Übergangszone von Schuppe und Blattstiel bei letzteren Zwischenformen beobachtete, sind nicht erhöht.

1) STAHL, E. Regenfall und Blattgestalt (Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg Vol. XI, pag. 98—182; 1893).

2. Die Ausbildung einer Art von Schwammparenchym und das Auftreten von Kalluswucherungen an den Rändern der inneren Spalträume.

Die normalen innersten Knospenschuppen zeigen unter der äußeren Epidermis zunächst mehrere Schichten von dickwandigem Gewebe. Nach innen folgt ein dünnwandiges, reich mit luftgefüllten Interzellularen durchzogenes Grundgewebe, in welchem die Gefäßbündelanlagen liegen und welches gegen die innere Epidermis zu wieder in mehrere Schichten von dickwandigem Gewebe übergeht. Schwammgewebe ist nicht vorhanden.

Der scheidig verlängerte Blattgrund einer umgewandelten innersten Schuppe dagegen zeigt im Querschnitt in seiner unteren Hälfte folgendes Bild (vgl. Abb. 14): Auf die äußere (untere) Epidermis

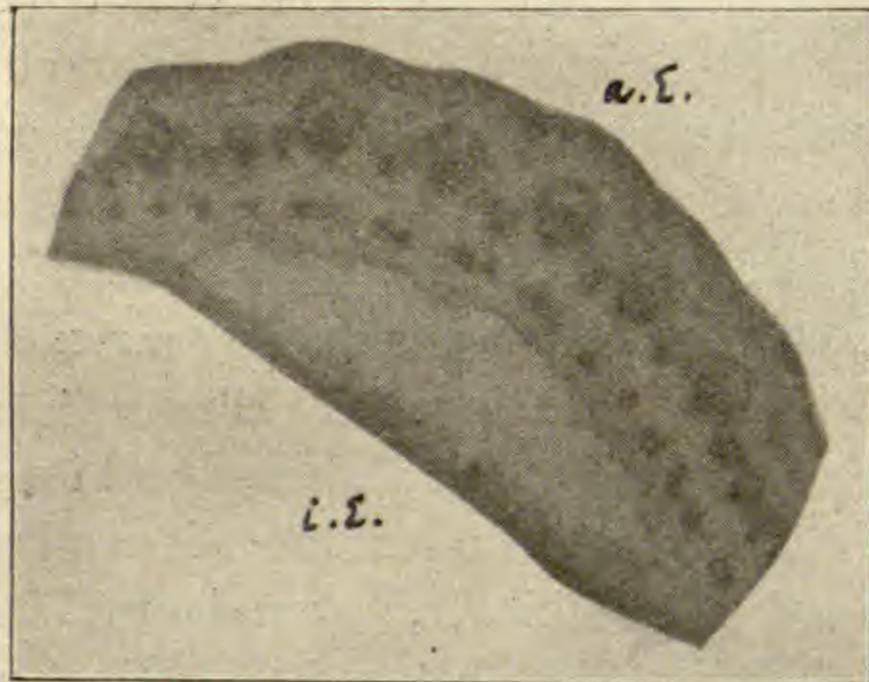


Abb. 14. Teil eines Querschnittes durch den unteren Teil der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe; a. E. = äußere Epidermis, i. E. = innere Epidermis. Vergr. 13fach.

folgen zunächst 3—4 Schichten von dickwandigen, kollenchymatisch verdickten und Chlorophyll führenden kleinen Zellen, zwischen denen sich keine Interzellularen befinden. Dieses kleinzellige, dickwandige Gewebe geht in weitleumigere, dünnwandigere Zellen über, welche nur noch an den Ecken kollenchymatisch verdickt sind. Häufig finden sich kleine Zerreißen des Gewebes oder streckenweise gequetschtes Gewebe, offenbar Folgen von Gewebespannungen. Hierauf folgt ein dünnwandiges, an den Ecken nicht verdicktes Grundparenchym, das von zahlreichen, im Querschnitt 3—4eckigen Interzellularräumen durchzogen ist. In diesem Grundgewebe befinden sich die von mechanischem Gewebe umgebenen Gefäßbündel, welche einen zusammenhängenden mechanischen Gürtel bilden. Der Siebteil dieser Gefäßbündel ist der äußeren

Epidermis zugekehrt. Auf diesen mechanischen Gürtel folgt wieder das von Interzellularen durchzogene dünnwandige Grundgewebe, in welchem nicht durch mechanisches Gewebe verbundene kleinere Gefäßbündel liegen, deren Siebteil aber gegen die innere (obere) Epidermis gekehrt ist. Die Zellen des Grundgewebes werden nun wieder englumiger und dickwandiger. Hierauf folgt im mittleren Teil des Querschnittes, besonders unter den oben erwähnten blasig aufgetriebenen Querrunzeln, ein großer schizogener Spaltraum. In den Spaltraum wuchern kallusartige Zellkomplexe von allen Seiten herein. An den schmälern Stellen des Querschnittes setzt sich der große

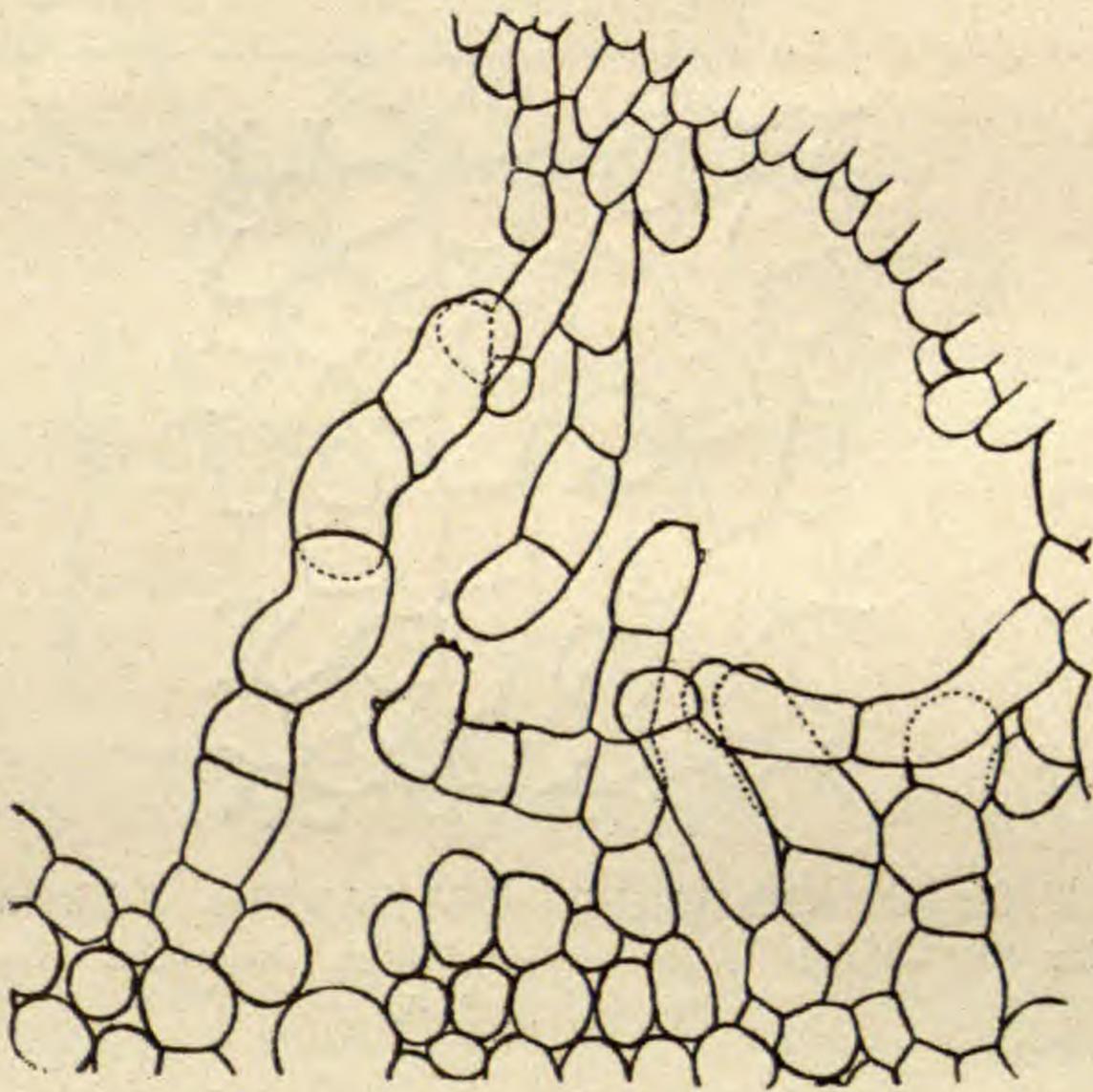


Abb. 15. Teil eines Spaltraumes im Innern der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe mit Kalluswucherungen. Vergr. 184 fach.

mittlere Spaltraum nur stellenweise fort. Teilweise ist hier der ursprüngliche Spaltraum ganz von den Kalluswucherungen ausgefüllt. Man sieht an den enger werdenden Stellen des großen mittleren Spaltraumes Bilder, wie sie die Abbildung 15 zeigt. Die von den gegenüberliegenden Rändern des Spaltraumes ausgehenden Kalluszellfäden legen sich manchmal aneinander, wie es in der Abbildung 15 zu sehen ist. Auf die mehr oder weniger mit Kalluswucherungen erfüllten Spalträume folgt gegen die innere Epidermis zu wieder dickwandigeres kleinzelliges, zunächst noch

von Interzellularen durchzogenes Gewebe, das in 2—3 kollenchymatisch verdickte Zellschichten übergeht, an welche die obere (innere) Epidermis dicht anschließt. Das unter der oberen Epidermis liegende kleinzellige Gewebe führt Chlorophyll. Unter den Spaltöffnungen reicht das von Interzellularen durchzogene Gewebe bis an die Atemhöhlen heran.

Im oberen Teil des scheidigen Blattgrundes der umgebildeten innersten Knospenschuppen ist das Querschnittsbild etwas verschieden von dem oben geschilderten des basalen Teiles. Der Querschnitt hat eine geringere Breite. Die großen Gefäßbündel bilden keinen durch mechanisches Gewebe geschlossenen Gürtel, sondern stehen getrennt und die kleinen Gefäßbündel der zweiten (inneren)

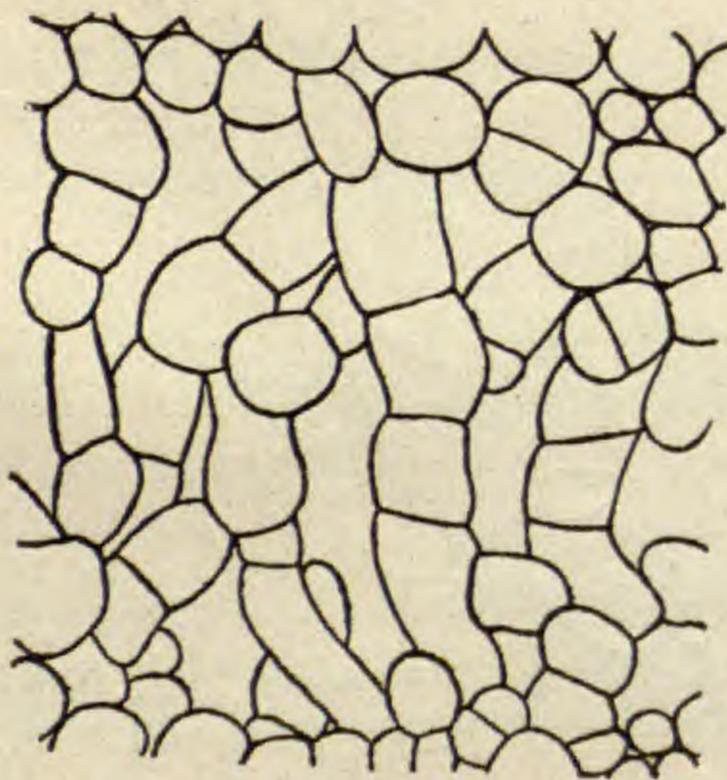


Abb. 16. Teil des aus Kalluswucherungen gebildeten Schwammparenchyms im Innern der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe. Vergr. 184fach.

Reihe sind ganz dicht an die großen Gefäßbündel der äußeren ersten Reihe herangerückt, z. T. mit den großen Gefäßbündeln zu einem Ganzen verschmolzen. Spalträume finden wir hier nicht, selbst unter den blasig-quergerunzelten Stellen nicht. Wohl aber finden wir die blasigen Stellen mit einer Art von Schwammparenchym erfüllt, von dem die Abbildung 16 einen Teil zeigt. Dieses „Schwammparenchym“ ist wohl so entstanden, daß zunächst in kleine, durch Gewebespannungen entstandene Hohlräume, die angrenzenden Zellen kallusartige Fortsätze und Wucherungen hineinsandten. Die Gewebespannung war hier offenbar nicht so groß, daß sogleich große Spalträume entstanden, sondern nur kleinere. Diese wurden dann von dem Kallusgewebe erfüllt. Die

Ausfüllung und Bildung der Hohlräume hat hier offenbar gleichen Schritt halten können. Diese mit kallusartigem Schwammparenchym ausgefüllten blasig aufgetriebenen Stellen unterscheiden sich von den oben geschilderten, nur an den Rändern mit Kalluswucherungen besetzten großen Spalträumen, nur dadurch, daß an jenen die Zerreiung plötzlich einen großen Spaltraum entstehen ließ und die Kalluswucherungen nicht den ganzen Raum erfüllen konnten, während an diesen die Auftreibung und Abhebung der Epidermis mit anschließenden Gewebeschichten nur allmählich erfolgte und der entstehende Hohlraum sofort von kallusartigem

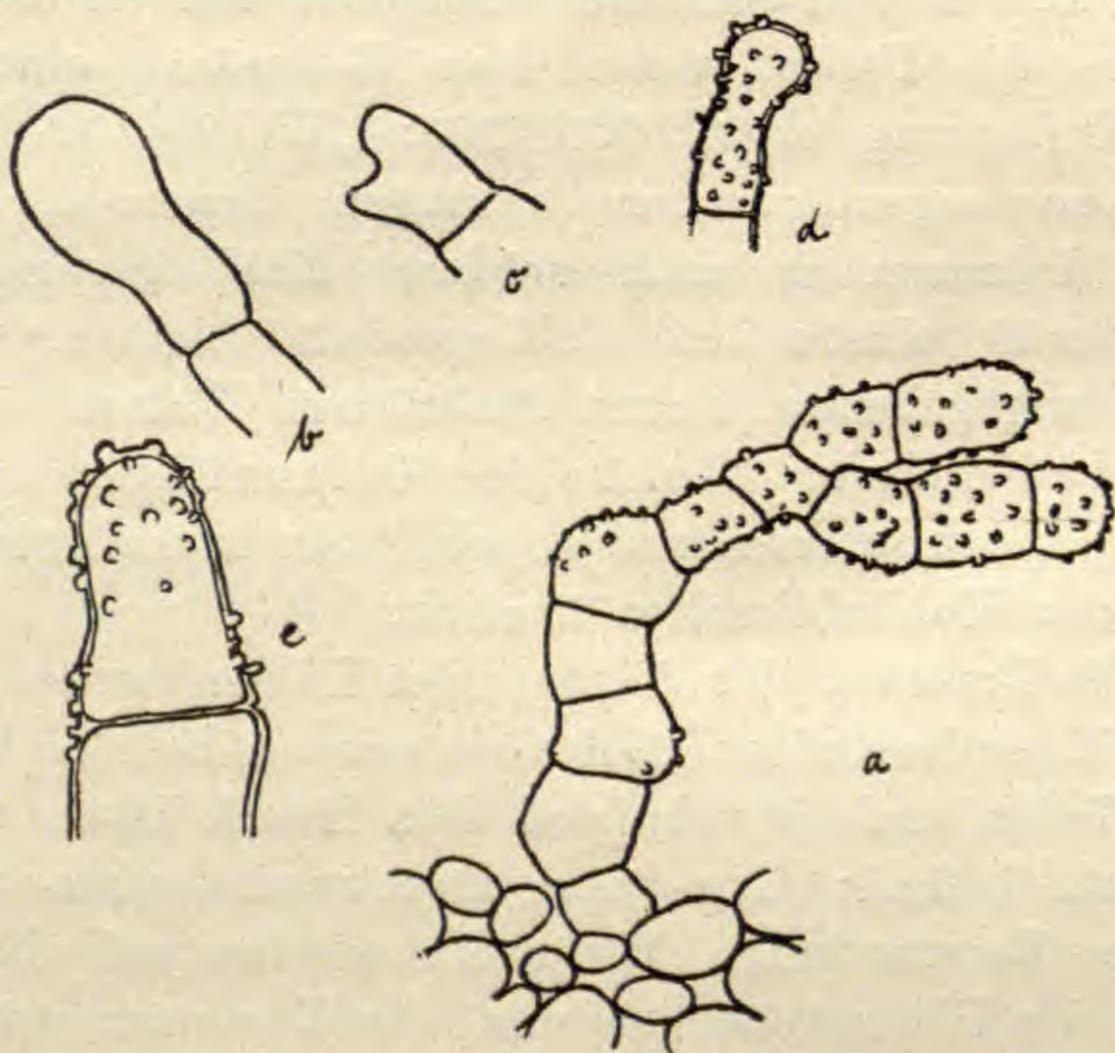


Abb. 17. Kalluswucherung und Endzellen solcher Wucherungen aus einem Spaltraum im Innern der Blattscheide einer umgebildeten innersten Knospenschuppe. Vergr. a—d 184fach, e 440fach.

Schwammparenchym ausgefüllt werden konnte, soda man überhaupt keinen Spaltraum und keine Zerreiung mehr sieht.

Wir haben jetzt noch etwas näher auf die von den Rändern in die großen Spalträume hereinwachsenden Kalluswucherungen einzugehen. Es handelt sich hier um Bildungen, welche den von SORAUER¹⁾ beschriebenen und abgebildeten Wollstreifen im Apfelkernhaus ähnlich sind. Es sind teils fadenartige einzelne Zellreihen, teils sind diese Zellfäden verzweigt (vgl. Abb. 17 a).

1) SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 1909, 3 Aufl., Bd. I, S. 324—326.

Häufig wachsen die Kalluswucherungen unregelmäßig durcheinander (vgl. Abb. 15). Die Endzellen dieser Kallusfäden sind öfters blasig angeschwollen (vgl. Abb. 17b) oder gabelig geteilt (vgl. Abb. 17c). Häufig besitzt die Membran, besonders der letzten Zellen dieser Kalluswucherungen, warzenartige, rundliche oder rundlich gestielte Auswüchse (vgl. Abb. 17a, d und e), wie sie auch SORAUER für die Wucherungen im Apfelkernhaus angibt. VÖCHTING¹⁾ nimmt an, daß diese warzen- oder tröpfchenartigen Auswüchse der Zellmembran aus Pectin-Verbindungen bestehen. Bei Behandlung mit Chlorzinkjod behalten sie ihre helle Farbe bei. Auf Zusatz von Methylenblau werden sie dunkelblau bis dunkelviolett, auf Zusatz von Safranin orangerot und in beiden Fällen verlieren sie die Farbe, wenn man Essigsäure einwirken läßt. Über ihre Bedeutung sagt VÖCHTING: „Welche ökologische Bedeutung diesen eigentümlichen Bildungen, denen wir bei hypertrophischen Pflanzen in noch größerer Zahl begegnen werden, zukommt, muß einstweilen dahingestellt bleiben.“ Die von VÖCHTING angegebenen Pectin-Reaktionen hatten in unserem Falle dasselbe Ergebnis. Manche der Kalluszellfäden sind den von VÖCHTING²⁾ beschriebenen und abgebildeten haarartigen Bildungen des Kallus der Kohlrabiknollen ähnlich.

Über die Ursachen der Bildung des Kallusgewebes äußert sich KÜSTER³⁾ folgendermaßen: „Offenbar werden bei der Verwundung bestimmte Zellen und Gewebe von dem Druck ihrer turgeszenten Nachbarschaft befreit; Zug- und Druckverhältnisse ändern sich also bei der Verwundung. Weiterhin werden auf die Zellen am Wundrande die Plasmatrümmer und die Zersetzungsprodukte der zerstörten, abgestorbenen Nachbarelemente chemische Wirkungen und auch die Berührung mit dem fremden Medium — Luft, Wasser — wird neue chemische Einflüsse auf die bloßgelegten Zellen ausüben, während andererseits die chemischen Wirkungen, welche die zerstörten oder beseitigten lebenden Zellen ausübten, nach der Verwundung fortfallen. Von den früheren Darlegungen her ist in Erinnerung, daß jeder der hier genannten Faktoren auf die Gewebebildung der Pflanzen von Einfluß sein kann; es scheint also sehr wohl möglich, daß sie auch bei der Bildung der Kallusgewebe von Bedeutung sind.“ Es ist also wohl nicht genau zu sagen, was die kausalen Bedingungen für die Kallusbildungen in

1) VÖCHTING, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908, S. 32 u. 33.

2) VÖCHTING, H., a. a. O., S. 90 u. 91, und Taf. IV u. V.

3) a. a. O., S. 341.

diesen schizogenen Hohlräumen sind. Wir können uns aber fragen, ob das durch die Kalluswucherungen zustande gekommene Schwammparenchym für die umgebildete Knospenschuppe eine ökologische Bedeutung hat. Nach HABERLANDT¹⁾ hat das Schwammgewebe, abgesehen von seinen sonstigen Aufgaben, die Funktion eines Transpirationsgewebes. Er sagt: „Wenn durch die klimatischen Verhältnisse die Intensität der Transpiration sehr herabgesetzt wird, wie z. B. an feuchten, schattigen Standorten, dann ist es für die Pflanze angezeigt, ihr Transpirationsgewebe recht mächtig auszubilden.“ In unserem Falle haben wir es mit Gebilden zu tun, welche ihre Entwicklung und ihr Weiterbestehen einer starken Wasserzufuhr verdanken. Dazu befinden sich die Stammausschläge im Schatten der Krone des Baumes, und der Baum selbst steht an einem ziemlich feuchten Standort (Ablauf eines Fischeiches). Dazu kommen die schon oben erwähnten, für die Transpiration hinderlichen, xerophytischen Merkmale der ursprünglichen Knospennatur dieser Gebilde. Wir dürfen also, wie dies ja schon bei der Besprechung der erhöhten Spaltöffnungen geschehen ist, annehmen, daß für diese Organe das Bedürfnis einer Erhöhung der Transpiration vorliegt. Wir können also dieses kallusartige Schwammparenchym als ein Transpirationsgewebe auffassen und, da seine Ausbildung Hand in Hand mit der Erhöhung der Spaltöffnungen geht, hierin ebenfalls eine direkte zweckmäßige Anpassung erblicken.

KÜSTER spricht den pathologischen Bildungen jegliche finale Bedeutung ab. In dem letzten Abschnitte seiner pathologischen Pflanzenanatomie²⁾ „Ökologie der pathologischen Gewebe“ setzt er seine Anschauung unter ausführlicher Kritik der einschlägigen Literatur auseinander.

Mit der Annahme einer direkten zweckmäßigen Anpassung haben wir uns auf ein vielumstrittenes Gebiet begeben. Über die Zulässigkeit einer finalen Beurteilung biologischer Vorgänge sind bekanntlich die Meinungen sehr geteilt. Die mechanistische Richtung in der Naturwissenschaft lehnt die Annahme der direkten zweckmäßigen Anpassung ab mit der Begründung, daß diese Annahme in unauflösbarem Widerspruch zu den physikalischen (mechanistischen) Grundlagen der Naturwissenschaft stehe. Diese Rich-

1) HABERLANDT, G., a. a. O., S. 402.

2) KÜSTER, E., a. a. O., S. 399—427.

tung läßt nur das Kausalitätsprinzip gelten. Der Darwinismus sieht in der Selektionstheorie die alleingültige Erklärung für Formneubildungen der Organismen. Ich will hier auf diese viel und gründlich erörterten Streitfragen nicht näher eingehen und verweise besonders auf die Abhandlung von WETTSTEIN¹⁾ und auf das kürzlich erschienene Werk von O. HERTWIG²⁾, wo diese Fragen eingehend behandelt werden. Der von HERTWIG entwickelte und vertretene Standpunkt ist nicht neu. In ähnlicher Weise haben sich schon Biologen und Philosophen ausgesprochen, auf deren Urteil HERTWIG besonderen Wert legt, wie CLAUDE BERNARD, AUGUSTE COMTE, C. E. v. BAER, PFEFFER, ED. v. HARTMANN und vor allem NÄGELI in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre. Es mögen hier einige Worte von PFEFFER über diese Frage Platz finden. In seiner Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. 2, S. 232 heißt es: „Wenn nun auch die nähere Feststellung einer veranlassenden Ursache (eines Reizes) einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, so ist es doch jedenfalls irrig, wenn, wie es öfters geschieht, die Erkenntnis eines einzelnen Faktors als eine allseitig zureichende Kausalerklärung des komplexen vitalen Phänomens angesehen wird“ und in Bd. 1, S. 25: „Die Korrelationen und die anderen hier behandelten Erscheinungen sind übrigens nur Spezialfälle der überaus mannigfachen Regulationsvorgänge, die das ganze Getriebe in der Pflanze (auch im einzelnen Protoplasten) durchziehen und lenken. Ohne ein zweckentsprechendes selbstregulatorisches Walten wäre, wie schon betont wurde, ein gesetzmäßiger Entwicklungsgang ganz undenkbar, wäre es unmöglich das harmonische Zusammenwirken der Teile in dem Wechsel der Verhältnisse zu erzielen und zu erhalten.“ Es soll hier nicht der Standpunkt vertreten werden, als ob überall die Einrichtungen im Bau der Organismen unter dem Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit zu erklären seien. Vor allem darf eine finale Deutung eines Vorganges nicht im Widerspruch mit kausal festgestellten Ursachen stehen, die finale Deutung darf nicht an den Haaren herbeigezogen werden. Es ist daran festzuhalten, daß wir bei jeder „Deutung“ uns auf den unsicheren Boden der Hypothese stellen, und den sicheren Boden des Tatsächlichen verlassen. In diesem Streit stehen nicht Tatsachen gegen Tatsachen, sondern

1) WETTSTEIN, R. v., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XVIII, 1900).

2) HERTWIG, O., Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von DARWINS Zufallstheorie. (Jena, G. FISCHER, 1916.)

Meinungen gegen Meinungen. Unmerklich gleiten wir dabei in das Gebiet der persönlichen Weltanschauung hinüber. Hypothesen sind Tastversuche ins Gebiet des Unerforschten. Jeder falsche Weg wird von selbst durch die Erweiterung unserer Kenntnisse nötigenfalls korrigiert. Kausale und finale Beurteilung haben als heuristische Prinzipie der Forschung ganz gut nebeneinander Platz.

Hohenheim, Botanisches Institut 6. November 1916.

65. A. Schulz: Der Emmer des alten Ägyptens.

(Mit Tafel XIX).

(Eingegangen am 8. November 1916.)

In meiner Abhandlung „Über eine Emmerform aus Persien und einige andere Emmerformen“¹⁾ habe ich darauf hingewiesen²⁾, daß der Emmer, dessen „gegerbte“ d. h. entkörnte Vesen (Spren) im Jahre 1903 in Ägypten bei Abusir (unweit vom alten Memphis) in zwei Priestergräbern gefunden wurden, die zur Zeit der XII. Dynastie in den Fundamenten des damals schon verfallenen Totentempels des der V. Dynastie angehörenden Königs NEWOSERRE (NEUSERRE, NEWESERRE) angelegt waren, zwar dem noch im 19. Jahrhundert in der persischen Provinz Luristan angebauten Emmer (*Triticum dicoccum Haussknechtianum* Schulz) nahesteht, aber doch nicht identisch mit ihm ist, und daß er durchaus verschieden ist von der unter den Namen Ägyptischer Spelz oder Ägyptischer Winterweizen, *Triticum dicoccum tricoccum* SCHÜBLER, bekannten Emmerform.³⁾ Ich habe ihn⁴⁾ *Tr. dicoccum aegyptiacum rufum* genannt. Vor kurzem habe ich Gelegenheit gehabt, noch mehr von der Emmerspren aus diesen Priestergräbern zu untersuchen⁵⁾, wodurch ich imstande bin, meine früheren An-

1) Diese Berichte, Bd. 33 (1915) S. 233—242 u Taf. VI.

2) A. a. O., S. 237—240.

3) Es scheint nicht bekannt zu sein, woher diese Emmerform die Namen Ägyptischer Spelz und Ägyptischer Winterweizen hat. In Ägypten ist sie offenbar niemals angebaut worden.

4) A. a. O., S. 240.

5) Auch diese Probe gehört dem Herbarium Haussknecht in Weimar, und wurde mir von dem Kustos dieses Herbars, Herrn J. BORNMÜLLER freundlichst zur Untersuchung zur Verfügung gestellt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Losch Hermann

Artikel/Article: [Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern bei Aesculus Hippocastanum L. Ein Beitrag zur Frage der direkten Anpassung. 676-697](#)