

25. G. Haberlandt: Ueber das Assimilationssystem

(Mit Tafel X.)

Eingegangen am 20. Juni 1886.

I. Einleitung.

Hinsichtlich der physiologischen Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems stehen sich gegenwärtig zwei verschiedene Auffassungen gegenüber. Von Stahl wird bekanntlich die Form und Stellung der assimilirenden Zellen mit den Beleuchtungsverhältnissen in Zusammenhang gebracht und aus denselben erklärt, während ich zu dem wesentlich anderen Resultate gekommen bin, dass der anatomische Bau des assimilatorischen Gewebesystems von den Principien der „Oberflächenvergrößerung“ und der „Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ beherrscht wird; hauptsächlich ist es das letztgenannte Princip, welches, in sehr verschiedener Weise zur Anwendung kommend, die Form und Stellung der assimilirenden Zellen bestimmt. Von späteren Arbeiten sind namentlich jene von Pick und von Heinricher zu erwähnen; ersterer hat sich Stahl angeschlossen, letzterer erblickt mit mir in der Stoffableitung das massgebende Princip. Den gleichen Gesichtspunkt hat Wille¹⁾ bei der Betrachtung des Assimilationssystems der Algen mit gutem Erfolge zur Geltung gebracht. In neuester Zeit hat sich auch Schimper, welcher der Stahl'schen Ansicht den Vorzug giebt, mit dieser Frage beschäftigt²⁾.

1) Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Abh. der k. schwed. Akad. der Wissensch. in Stockholm. Bd. 21. 1885. Vergl. auch das Referat in Engler's botan. Jahrbüchern. VII. Bd. 2. Heft.

2) Die Literatur dieses Gegenstandes, soweit sie hier berücksichtigt wird, ist folgende:

1. E. Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1880. No. 18—24.
2. E. Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms Bot. Zeit. 1880, No. 51.
3. G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystemes der Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. XIII. 1881.
4. H. Pick, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Botanisches Centralblatt. 1882. No. 37, 38.

In der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich nun, auf Grund verschiedener neuer Beobachtungen die Unhaltbarkeit der Stahl'schen Auffassung darzulegen und die von mir aufgestellte Erklärung gegen verschiedene Einwürfe zu vertheidigen. Bevor ich jedoch zum eigentlichen Gegenstande dieser Abhandlung übergehe, möchte ich auf einige kritische Bemerkungen Schimper's, die Untersuchungsmethoden betreffend, erwidern.

In meiner „Vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems“ hatte ich mir die Aufgabe gestellt, die grosse Mannigfaltigkeit im Bau des Chlorophyllparenchyms, welche bis dahin bloß in ungenügender Weise bekannt war, näher zu schildern, und durch Vergleichung der zahlreichen Einzelthatsachen zu bestimmten Vorstellungen über die allgemeinen Bauprinzipien des Assimilationssystems zu gelangen. Was speciell die Leitungsbahnen der auswandernden Assimilationsprodukte betrifft, so habe ich mir meine Ansichten hierüber nicht bloß auf Grund der Ergebnisse einer allgemeinen Vergleichung gebildet, sondern war auch nicht minder bestrebt, durch eine möglichst erschöpfende Diskussion bestimmter lehrreicher Einzelfälle (so z. B. des Blattbaues von *Ficus elastica*, *Cyperus alternifolius* u. A.) zu zwingenden Schlüssen betreffs der Stoffleitungsbahnen zu gelangen. Es lag nicht im Plane meiner Arbeit, denselben Gegenstand auch mit Zuhülfenahme der experimentell-mikrochemischen Methode zu behandeln, und ich glaube dies schon im Titel der Arbeit deutlich genug zum Ausdruck gebracht zu haben. Natürlich verkenne ich nicht im Geringsten den Werth und die Bedeutung, welche die mikrochemische Methode in dieser Frage besitzt, allein es kann meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen, dass hier auch die rein anatomische Methode eine vollkommen beweiskräftige Argumentation gestattet. Wenn demnach Schimper in der Einleitung seiner oben citirten Arbeit sagt: „Ueberall begnügt sich der Verfasser mit blossen Analogieschlüssen, welche mehr oder weniger berechtigt sein mögen, aber natürlich bloß den Werth von Hypothesen haben,“ so muss ich dem schon deshalb widersprechen, weil der für verschiedene Fälle erbrachte Nachweis, dass die Ableitung der Assimilationsprodukte, zufolge des jeweiligen anatomischen Baues des Organes, nur in ganz bestimmten Bahnen erfolgen kann, mit einem blossen Analogieschlusse nichts gemein hat. Wenn ich

-
5. E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. 16. Bd. 1883. p. 162 ff.
 6. G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. 1884. p. 180 ff.
 7. E. Heinricher, Ueber isolateralen Blattbau etc. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XV. 1884. p. 502 ff.
 8. A. F. W. Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeit. 1885. No. 47—49.

meine Ansicht, dass die Assimilationsprodukte das Palissadengewebe auf kürzestem Wege, parallel zur Streckungsrichtung der Palissaden, verlassen, bloß damit begründet hätte, dass im allgemeinen stoffleitende Zellen in der Richtung des Stromes gestreckt sind, so wäre dies allerdings bloß eine Argumentation per analogiam gewesen. So leicht habe ich mir aber, wie der aufmerksame Leser meiner Abhandlung bald finden wird, die Sache nicht gemacht.

Uebrigens wendet auch Schimper bei seinen Beweisführungen die anatomische Methode mehrmals an. So sagt er z. B. nach Besprechung des anatomischen Baues des *Hydrocharis*blattes folgendes: „Fragen wir uns auf Grund der eben skizzirten anatomischen Struktur, welchen Weg die in den obersten Mesophyllzellen gebildeten Assimilate werden einschlagen müssen (!), um den Blattstiel zu erreichen, so scheint kaum eine andere Möglichkeit vorhanden zu sein, als die, dass sie sich zunächst in senkrechter Richtung nach unten, zu dem Diaphragma¹⁾ begeben, und in den Zellen des letzteren seitlich zu den Gefäßbündeln wandern. Nur die unmittelbar über einer Leitscheide befindlichen Zellen werden sich direkt in die letztere entleeren können.“ Das ist doch genau dieselbe Art der Schlussfolgerung, welche in meiner Abhandlung so häufig wiederkehrt. Auch die Consequenzen, welche Schimper aus dem angeblichen Fehlen der von mir aufgefundenen anatomischen Beziehungen des Assimilationssystems zu den Milchröhren ableitet, haben die Anerkennung der Beweiskraft der anatomischen Methode zur Voraussetzung. —

Ogleich ich in vorliegendem Aufsatz die Bekanntschaft mit den oben erwähnten Arbeiten Stahl's voraussetze, so dürfte es sich doch empfehlen, den Hauptinhalt seiner Auseinandersetzungen, soweit dieselben den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf die Ausbildung des Assimilationssystems betreffen, in Kürze vorzuschicken.

Stahl unterscheidet bekanntlich zwei Hauptformen des Assimilationsgewebes: Die Palissadenzellen, welche die für starke Lichtintensitäten angemessene Zellform repräsentiren und die Schwammparenchymzellen welche geringeren Lichtintensitäten angepasst sind. In den ersteren bedecken die Chlorophyllkörner die zur Blattfläche senkrechten Wandpartien; sie befinden sich daher in Hinsicht auf das die Blattfläche senkrecht treffende Sonnen- oder intensive Tageslicht in der Profilstellung, die sie auch bei schwächerer Beleuchtung beibehalten. Auf der ganz unverhältnissmäßig starken Ausbildung der zur Oberfläche des Organes senkrecht orientirten Wandpartien, welche eben die Profilstellung der Chlorophyllkörner ermög-

1) Als „Diaphragma“ bezeichnet Schimper eine mittlere Zellschicht des Blattes, welche aus beinahe lückenlos zusammenschliessenden Zellen besteht, das „Zuleitungsgewebe“ nach der von mir vorgeschlagenen Terminologie.

lichen, beruht die Gestalt und Orientirung der Palissadenzellen. Die Schwammparenchymzellen haben im Gegensatze zu der erstgenannten Zellform die gemeinsame Eigenschaft, in der Richtung der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung zu zeigen. Ihren Chlorophyllkörnern ist somit die Möglichkeit geboten, in Hinsicht auf senkrecht einfallendes Licht die Flächenstellung anzunehmen, welche geringeren Lichtintensitäten entspricht. Im Zusammenhange damit steht die bevorzugte Ausbildung von Schwammparenchym in den Blättern verschiedener Schattenpflanzen, sowie das Auftreten dieses Gewebes auf den Unterseiten dorsiventraler Blätter, im Schatten des darüberliegenden Palissadengewebes.

II. Die Ortsveränderungen und Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner in den Palissadenzellen.

Von Stahl¹⁾ wurde bereits darauf hingewiesen, dass unter gewissen Umständen auch in den Palissadenzellen einseitige Ansammlungen der Chlorophyllkörner an bestimmten Wandpartien auftreten, für welche sich nachweisen lässt, dass sie von den Beleuchtungsverhältnissen abhängen. So zeigte der Chlorophyllbeleg in den obersten an die Epidermis grenzenden Theilen der Palissadenzellen von *Fuchsia globosa* bei schräg einfallendem Sonnenlichte einen hufeisenförmigen Querschnitt, wobei die Oeffnungen aller Hufeisen von der Lichtquelle abgekehrt waren. „Die Chlorophyllkörner hatten sich also von denjenigen Wandpartien, welche das am wenigsten geschwächte Sonnenlicht empfangen hatten, zurückgezogen.“ Dieselbe Erscheinung wurde seinerzeit auch von mir beobachtet, am schönsten bei *Polygonum bistorta*²⁾. Neuere Beobachtungen, welche ich seitdem angestellt habe, verschafften mir die Gewissheit, dass thatsächlich bei verschiedenen Pflanzen die Chlorophyllkörner der Palissadenzellen gegenüber dem Einfluss der Intensität und Richtung des Lichtes sich ähnlich verhalten, wie nach den Untersuchungen Stahl's die Chlorophyllkörner eines *Vaucheria*fadens oder des hinteren, fadigen Theils eines Farnprothalliums, und dass die vorhin beschriebene Lagerungsweise bei schräg einfallendem Sonnenlichte nur ein Specialfall dieses allgemeinen Verhaltens der Chlorophyllkörner ist.

Meine hierhergehörigen Beobachtungen beziehen sich auf das Palissadengewebe von *Ornithogalum nutans* u. *umbellatum*, *Muscarracemosum*, *Scilla bifolia*, *Viola odorata*, *Polygonum bistorta* und *Ranunculus Ficaria*³⁾. Bei diesen Pflanzen sind an sehr trüben Tagen, be-

1) 1. p. 25 (Sep.-Abdr.).

2) 3. p. 83 (Sep.-Abdr.).

3) Es ist nicht zu bezweifeln, dass die obige Liste bei eingehenderer Untersuchung sich sehr vervollständigen liesse.

sonders aber im Schatten darüber lagernder Blätter die Querwände der Palissadenzellen mehr oder minder vollständig von Chlorophyllkörnern besetzt, während bei mässig umwölktem Himmel, sowie im Sonnenlichte die eben genannten Wandungen keinen Chlorophyllbeleg aufweisen. Bei *Ranunculus Ficaria* vollzieht sich der Uebertritt der Chlorophyllkörner von den oberen, an die Epidermis grenzenden Querwänden auf die Seitenwände bei direkter Insolation sehr rasch; schon nach einer Viertelstunde sind erstere vollständig entblösst. Dagegen dauert es mehrere Stunden lang, bis bei stark gedämpfter Beleuchtung die Querwände von Chlorophyllkörnern wieder ganz dicht besetzt sind. — Dass es sich bei diesen Umlagerungen nicht blos um eine Wirkung der Helligkeitsschwankung handelt, sondern dass dabei auch die Richtung des einfallenden Lichtes von massgebender Bedeutung ist, geht schon aus den oben erwähnten Beobachtungen über die Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner bei schief einfallendem Sonnenlichte hervor. In noch auffälligerer Weise kann sich der Einfluss der Lichtrichtung geltend machen, wenn man auf hinreichend dünne Blattquerschnitte in senkrechter Richtung direktes Sonnenlicht einfallen lässt. Am besten gelangen mir diese Versuche mit Blättern von *Ranunculus Ficaria*, die sich an schattigen Standorten entwickelt hatten. Die in einer Lage auftretenden Palissadenzellen sind 3—4 mal so hoch als breit und enthalten nur mässig zahlreiche, keineswegs dichtgedrängte Chlorophyllkörner, so dass ziemlich ausgiebige Ortsveränderungen derselben möglich sind. Bei einigermassen vorsichtiger Präparation bleibt auch an dünnen Blattquerschnitten eine Anzahl unversehrter Palissadenzellen übrig, in welchen die Umlagerungen der Chlorophyllkörner noch ziemlich lange mit fast derselben Energie erfolgen, als wie im unverletzten Blatte. Die Schnitte wurden auf dem Objektträger in einen Tropfen Wasser gebracht und bei Vermeidung jeden Druckes mit einem Deckgläschen bedeckt. Während des Versuches liess man öfters frisches Wasser zutropfen.

Wenn das Blatt, durch welches der Schnitt geführt wurde, mehr oder minder stark beleuchtet war, so sind zu Beginn des Versuches die Chlorophyllkörner auf den Seitenwänden ziemlich gleichmässig vertheilt; die Querwände sind nackt. Lässt man nun senkrecht zur Schnittfläche direktes Sonnenlicht einfallen, so findet man schon nach einer Viertelstunde die von den Lichtstrahlen senkrecht getroffenen Seitenwände der Palissadenzellen mit einer geringeren Anzahl von Chlorophyllkörnern besetzt, als früher. Nach Ablauf einer Stunde sind die meisten Chlorophyllkörner auf die zum einfallenden Lichte parallel orientirten Seitenwände hinübergewandert; einzelne bedecken nunmehr auch die Querwände und nur wenige sind aus unbekanntem Gründen in der Flächenstellung verblieben. Sieht man von letzteren ab, so weisen nunmehr die Chlorophyllkörner der Palissadenzellen dieselbe Lagerung

in Form zweier seitlicher Längsbänder auf, wie die Chlorophyllkörner eines in gleicher Weise beleuchteten *Vaucheria*-fadens oder des unteren fädigen Theiles eines Farnprothalliums. Bei stark gedämpftem Lichte verbreitern sich die beiden Längsstreifen allmählig, so dass sie mit ihren Rändern auf die vom Lichte ungefähr senkrecht getroffenen Wandpartien übergreifen. Die vollständige Flächenstellung wird aber nicht erreicht, da das farblose Plasma, wie die Chlorophyllkörner nach einigen Stunden bereits verschiedene Desorganisations-Erscheinungen zeigen¹⁾.

Bei einer Anzahl von Pflanzen sind also die Chlorophyllkörner der Palissadenzellen im Stande, je nach der Intensität und Richtung des Lichtes die Flächenstellung oder die Profilstellung anzunehmen, doch ist es natürlich bei der gegebenen Form und Orientirung der Palissadenzellen nur einem kleinen Bruchtheil der Chlorophyllkörner möglich, einen solchen Lagerungswechsel thatsächlich einzugehen; da aber dieselben schon bei gewöhnlichem diffusen Tageslichte die Profilstellung zeigen, so entspricht die Gestalt und Orientirung der Palissadenzellen vollständig den diesbezüglichen Ansprüchen der Chlorophyllkörner.

Wenn die soeben beschriebenen Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner des Palissadengewebes ganz allgemein vorkämen oder wenigstens bei sehr zahlreichen Pflanzen zu beobachten wären, und wenn sich ferner herausstellen würde, dass für die Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner des Assimilationssystems keine anderen Momente massgebend sind, als Richtung und Intensität der Beleuchtung, so müsste man zugeben, dass die Stahl'sche Theorie mit dem wirklichen Sachverhalte in sehr vollkommenem Einklange steht. Thatsächlich treffen jedoch die beiden erwähnten Voraussetzungen nicht zu und bei genauerer Untersuchung der Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner im Palissadengewebe begegnet man häufig Anordnungen, welche dem Stahl'schen Profilstellungs-Schema direkt widersprechen.

Von Stahl wurde bereits ausdrücklich hervorgehoben, dass die Chlorophyllkörner in den Palissadenzellen gewöhnlich keine Ortsveränderungen zeigen, dass sie bei starker wie bei schwacher Beleuchtung die zur Oberfläche des Organs senkrechten Seitenwände occupiren. Es kann in der That keinem Zweifel unterliegen, dass die oben erwähnten Pflanzenarten, bei welchen auch im Palissadengewebe Chlorophyllwanderungen stattfindet, als Ausnahmefälle zu betrachten sind. In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle wird durch einen Beleuchtungswechsel keine Aenderung in der Vertheilung und Orientirung der Chlorophyllkörner veranlasst²⁾. Es entzieht sich daher auch einer

1) Bei modificirter Versuchsanstellung liessen sich vielleicht günstigere Resultate erzielen; für meine Zwecke genügte es, die Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner bei senkrecht einfallendem Sonnenlichte kennen gelernt zu haben.

2) Ersteres ist strenge genommen nicht ganz richtig, da bei verschiedenen Pflanzen dieser Kategorie noch mehr oder minder ausgiebige Verschiebungen der Chloro-

direkten Beurtheilung, ob hier das Auftreten der Chlorophyllkörner an den Seitenwänden gleichfalls mit der Intensität und Richtung der Beleuchtung in Zusammenhang steht. Wenn man auch hier von einer Profilstellung und zwar in demselben Sinne spricht, wie bei jenen Zellen, deren Chlorophyllkörner wanderungsfähig sind, so liegt dem ein Analogieschluss zu Grunde, dessen Berechtigung vorerst noch näherer Prüfung bedarf. Ist nämlich die Stahl'sche Anschauung richtig, so müssen in jedem Palissadengewebe, dessen Chlorophyllkörner unfähig sind, ihre Lage zu ändern, die zur Organoberfläche parallelen Wände und Wandungstheile ohne Rücksicht auf ihre anatomische Bedeutung von Körnern entblösst sein, da ja eine dauernde Flächenstellung, die bei direkter Isolation nicht mit der Profilstellung vertauscht werden könnte, der Theorie widersprechen würde. Diese nabeliegende Forderung gab also die Richtung an, in welcher die Uebereinstimmung oder Nichtübereinstimmung der Theorie mit den Thatsachen zu suchen war.

Bei vielen krautartigen Pflanzen treten auch auf der Oberseite der dorsiventral gebauten Blättern zahlreiche Spaltöffnungen auf, womit dann in der Regel ein sehr lockerer Bau des Palissadengewebes verbunden ist. Auch die isolateralen Laubblätter, welche beiderseits Spaltöffnungen und Palissadengewebe besitzen, weisen in letzterem häufig recht weite Durchlüftungsräume auf. In solch locker gebautem Palissadengewebe sind begreiflicherweise die zwischen den einzelnen Zelllagen auftretenden Querwände (resp. Scheidewände) zur Oberfläche des Organs nicht immer parallel orientirt, sondern sehr häufig mehr oder minder gegen dieselbe geneigt. (Fig. 1, 2, 3). Hin und wieder zeigen einzelne Querwände sogar eine zur Oberfläche nahezu senkrechte Stellung. Die gegenüberliegende Seitenwand der betreffenden Palissade erscheint dann entsprechend gekrümmt, so dass der umgebogene Wandungstheil zur Organoberfläche häufig parallel orientirt ist. In

phyllkörner an den Seitenwänden der Palissadenzellen vorkommen. Bereits in meiner früheren Abhandlung (p. 83) habe ich darauf hingewiesen, dass nach direkter Insolation nicht selten unmittelbar unter der Epidermis ein mehr oder minder breiter Gürtel der Seitenwände von Chlorophyllkörnern gänzlich entblösst ist, so dass sich dieselben aus dem ganzen oberen Ende der Palissadenzelle zurückgezogen haben. (*Dipsacus fullonum*, *Linum perenne* u. A.) Ob man es hier mit einer beginnenden „Systrophe“ zu thun hat, lasse ich dahingestellt. Da sich aber diese Verschiebungen bloß auf die Seitenwände beschränken und derart erfolgen, dass die Lage der Chlorophyllkörner zur Richtung des einfallenden Lichtes unverändert bleibt, so können wir dieses sich Abwärtsschieben des ganzen Chlorophyllbeleges vernachlässigen. Wir haben hier eben nur daran festzuhalten, dass bei manchen Pflanzen ein von der Richtung und Stärke des Lichtes abhängiger Uebertritt der Chlorophyllkörner von den Seitenwänden auf die Querwände und umgekehrt erfolgen kann, während in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ein solcher Lagerungswechsel nicht zu Stande kommt. Dieser Gegensatz wird also durch das Vorkommen der angegebenen Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner an den Seitenwänden nicht berührt.

derartigen Palissadenzellen steht nun die Vertheilung der Chlorophyllkörner mit dem Stahl'schen Profilstellungs-Schema im Widerspruch: Die Querwände sind auch dann stets von Körnern entblösst, wenn sie eine geneigte oder zur Organfläche nahezu senkrechte Stellung zeigen, und demnach die Profilstellung oder wenigstens eine Annäherung an dieselbe ermöglichen würden; andererseits sind nicht bloß die senkrechten, sondern auch die umgebogenen, zur Organoberfläche ungefähr parallel orientirten Theile der Seitenwände mit Chlorophyllkörnern dicht besetzt, obgleich sich dieselben derart in dauernder Flächenstellung befinden. Nicht die Orientirung der Wände zur Organoberfläche entscheidet hier demnach darüber, ob sich an denselben ein Chlorophyllbeleg vorfindet oder nicht, sondern lediglich der anatomische Charakter der betreffenden Wände und Wandungstheile. Eine genauere Definirung des entscheidenden Faktors kann aber erst später gegeben werden. — Die soeben besprochenen Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner lassen sich beispielsweise bei *Rumex scutatus*, *Balsamita vulgaris* und *incana*, *Cirsium pannonicum*, *Echinops exaltatus*, *Dipsacus fullonum*, *Silphium laciniatum* (besonders prägnant im Palissadengewebe der morphol. Unterseite der aufrecht gestellten Blätter, Fig. 1.) *Brassica napus*, (Fig. 2, 3.) *Linum perenne* u. A. beobachten.

Eine häufig wiederkehrende Art des Anschlusses übereinanderstehender Palissadenzellen ist in Fig. 5 (*Brassica rapa*) dargestellt: Zwei durch einen breiten Interzellularraum von einander getrennte Zellen der oberen Lage setzen beiderseits schief an eine Zelle der nächstunteren Lage an. Die geneigten Scheidewände zwischen den Palissadenzellen sind vollständig von Körnern entblösst. Die obere, eigentliche Querwand der unteren Palissadenzelle, welche an den breiten Luftraum grenzt, ist dicht mit Chlorophyllkörnern besetzt, obgleich sie zur Organoberfläche parallel orientirt ist. — In dieser Art giebt es noch verschiedene Variationen einer dem Profilstellungsschema widersprechenden Lagerungsweise der Chlorophyllkörner. Dieselben lassen sich nicht nur bei diffusem Tageslichte, sondern auch nach mehrstündiger Insolation beobachten.

Im Anschlusse hieran möchte ich auf das häufige Vorkommen gekrümmter Palissaden hinweisen, wie solche namentlich bei verschiedenen *Liliaceen* und *Gramineen* die Athemhöhlen der Spaltöffnungen begrenzen und überwölben.¹⁾ Besonders auffallend sind solche Formen im Blatt von *Scilla bifolia*, wo selbst eine rechtwinkelige Krümmung der Palissaden nicht selten ist. (Fig. 7.) Was nun die Chlorophyllvertheilung in solchen Zellen betrifft, so unterscheidet sie sich in keiner

1) G. Haberlandt, l. c. p. 88 (Sep.-Abdr.).

Hinsicht von jener in typischen Palissadenzellen: Die Seitenwände sind überall gleichmässig von Chlorophyllkörnern bedeckt, obgleich auf diese Weise je nach dem Grade der Krümmung eine grössere oder geringere Anzahl von Körnern aus der Profil- in die Flächenstellung gelangt.

Sehr lehrreich ist auch die Lagerung der Chlorophyllkörner in jenen Palissadenzellen, welche mit ihren oberen, meist abgerundeten Enden frei in die Athemhöhlen der Spaltöffnungen hineinragen. Bei den meisten Pflanzenarten, welche oben genannt wurden, kommen solche Palissadenzellen ziemlich häufig vor. Während nun die Querwände der mit der Epidermis verwachsenen Palissaden nackt sind, besitzen die freien Enden der in die Athemhöhlen hineinragenden Zellen einen allseitigen Chlorophyllbeleg (Fig. 4), vorausgesetzt, dass die betreffenden Palissadenzellen nicht nahezu bis an die Epidermis reichen. In diesem Falle macht sich allerdings der Einfluss des nur unbedeutend geschwächten Sonnenlichtes häufig derart geltend, dass die obersten Wandungstheile von Chlorophyllkörnern entblösst sind. Doch handelt es sich hier keineswegs um eine allgemeine Erscheinung; in einem und demselben Blatte, mochte es nun dem diffusen Tageslichte, oder den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt gewesen sein, besitzen einzelne knapp unter der Epidermis endigende Palissadenzellen an ihren oberen Querwänden einen Chlorophyllbeleg, während ein solcher in anderen Palissadenzellen von gleicher Höhe fehlt. Bei *Dipsacus fullonum* lässt sich dies recht schön beobachten. Selbst in einer Entfernung von bloss 5 μ von der Epidermis sind hier die freien Enden mancher Palissaden mit einem allseitigen Chlorophyllbeleg versehen. (Fig. 6.) Allerdings sind solche Fälle ziemlich selten. Dagegen weisen jene Palissadenzellen, welche in grösserer Entfernung von der Epidermis endigen, an ihren oberen Querwänden fast ausnahmslos Chlorophyllkörner auf. In dieser Tiefe wird also die Flächenstellung an den freien Querwänden der Palissadenzellen nicht mehr vermieden.¹⁾

Um die vorstehend beschriebenen Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner in ihren Beziehungen zum Lichte richtig beurtheilen zu können, darf man nicht ausser Acht lassen, dass ein Strahlenbündel von bestimmter Intensität und Richtung nach seinem Eindringen in ein typisch gebautes Laubblatt alsbald in doppelter Hinsicht bedeutend verändert wird. In Folge der unausbleiblichen Reflexionen, Brechungen und Absorptionen tritt einerseits eine bedeutende Schwächung und andererseits eine Zerstreuung des Lichtes ein, so dass in einer gewissen Tiefe von einer Profil- und Flächenstellung im gleichen Sinne

1) Die Chlorophyllkörner des Assimilationssystems von *Marchantia polymorpha* sind wanderungsfähig. Dementsprechend findet man bei der Sonnen- wie bei der Schattenform die oberen freien Enden der assimilirenden Zellfäden nach direkter Insolation von Chlorophyllkörnern entblösst, während bei schwacher Beleuchtung die betreffenden Querwände einen Chlorophyllbeleg aufweisen.

wie bei einem einschichtigen Moosblatt, einem Farnprothallium oder selbst einem Blatt von *Elodea* nicht mehr die Rede seinkann. Nur in den unmittelbar an die Epidermis grenzenden Regionen des Palissadengewebes kommt der Gegensatz zwischen Profil- und Flächenstellung in der Regel voll zur Geltung; tiefer nach innen zu wird dieser Gegensatz immer mehr verwischt und ausgeglichen¹⁾. Als ein weiteres, im gleichen Sinne wirkendes Moment kommt noch hinzu, dass unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen das Sonnenlicht ja niemals dauernd senkrecht auf die Laubblattfläche fällt. Bei dem wechselnden Stand der Sonne von Morgen bis Abend werden die in fixer Lichtlage befindlichen Laubblattspreiten von den Sonnenstrahlen unter den verschiedensten Winkeln getroffen und wenn sich das Blatt in horizontaler Lage befindet, so kann dasselbe in unseren Breiten überhaupt niemals senkrecht bestrahlt werden²⁾. Dass aber schräg einfallendes Sonnenlicht bereits in den oberen Partien des Palissadengewebes bedeutend geschwächt wird, geht u. A. schon aus der oben erwähnten Thatsache hervor, dass bei jenen Pflanzen, in deren Palissadengewebe die Chlorophyllkörner wanderungsfähig sind, die besprochene hufeisenförmige Anordnung der Chlorophyllkörner nur in den obersten, der Epidermis benachbarten Regionen der Palissadenzellen zu Stande kommt. — Aus all diesen Gründen werden wir es begreiflich finden, wenn sich im Palissadengewebe, sobald es sein Bau ermöglicht, namentlich in den tieferen Lagen alle Uebergänge von einer zur Organoberfläche senkrechten, zu einer ihr parallelen Orientirung der Chlorophyllkörner vorfinden. Ist aber die Profilstellung derselben, wie wir gesehen haben, schon in einer verhältnissmässig geringen Entfernung von der Epidermis, kein unbedingtes Erforderniss mehr, dann kann auch die bevorzugte Ausbildung der zur Organfläche senkrecht gestellten Seitenwände, wodurch eben die typische Form und Orientirung der Palissadenzellen bedingt wird, nicht den Zweck haben, die Profilstellung der Chlorophyllkörner zu ermöglichen. Dieser Satz erfährt dadurch keine Einschränkung, dass bei verschiedenen Pflanzen die wanderungsfähigen Chlorophyllkörner des Palissadengewebes bei höheren Lichtintensitäten bloß an den Seitenwänden auftreten; auf diesen Ausnahmefällen darf eine biologische Erklärung der Form und

1) Vergl. Reinke, Photometrische Untersuchungen über die Absorption des Lichtes in den Assimilationsorganen. Bot. Zeit. 1886. No. 9—14.

2) In Mitteleuropa (zwischen dem 45.—55. Breitengrade) beträgt die Mittagshöhe der Sonne am 21. Juni, also der höchste Sonnenstand, welcher überhaupt erreicht wird, 58,5—68,5 Grade. Unter dem 47. Grade nördl. Breite (Graz) fallen die Sonnenstrahlen auf ein horizontal stehendes Blatt am 21. Mai und 21. Juli um 8 Uhr Morgens und 4 Uhr Nachm. unter einem Winkel von bloß 35 Graden ein. Zu den angegebenen Tageszeiten findet aber jedenfalls ausgiebige Assimilation statt.

Orientirung der Palissadenzellen schon deshalb nicht basiren, weil von einer solchen Erklärung selbstverständlich verlangt werden muss, dass sie auf das Palissadengewebe jeder beliebigen Pflanze anwendbar sei.

Es erübrigt uns jetzt noch, für die oben geschilderten Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner im Palissadengewebe einen allgemeinen Ausdruck zu finden. Wenn wir vorläufig von jenen Querwänden der obersten Zelllage absehen, mit welchen dieselbe an die Epidermis grenzt, so können wir im Palissadengewebe dreierlei Arten von Zellwänden unterscheiden, welche in anatomisch-physiologischer Hinsicht untereinander gänzlich verschieden sind: 1) freie Seiten- und Querwände, welche an Interzellularräume grenzen; 2) Seitenwände, welche benachbarte Palissadenzellen von einander trennen (seitliche Fugenwände); 3) Querwände, welche die übereinander stehenden Palissadenzellen der einzelnen Schichten von einander trennen. — In der Regel treten nun die Chlorophyllkörper an den sub 1) und 2) angeführten Zellwänden auf, während sie an den sub 3) genannten fehlen. Die Orientirung der Wände zur Organoberfläche ist hierbei irrelevant. Durch welche anatomisch-physiologische Merkmale unterscheiden sich nun die Querwände zwischen den einzelnen Zellschichten von den Seitenwandungen und den freien Querwänden? Die Antwort hierauf ist leicht zu geben: Der Unterschied besteht darin, dass die ersteren vom Strom der auswandernden Assimilationsprodukte durchquert werden, während die letzteren von demselben unberührt bleiben. Die freien Wandungen dienen dem Gasaustausche und die seitlichen Fugenwände kommen für den Stoffverkehr überhaupt nicht in Betracht. Wir können daher als Regel folgenden Satz aufstellen: Im spezifischen Assimilationsparenchym, dem Palissadengewebe, sind jene Zellwände, durch welche sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt, von Chlorophyllkörnern entblösst. (Fig. 1, 2, 3).

Was nun die obersten Querwände des Palissadengewebes betrifft, mit welchen dasselbe an die Epidermis grenzt, und die ja ebenfalls dauernd, oder wenigstens bei höheren Lichtintensitäten nackt sind, so kommt hier wohl gewöhnlich in erster Linie die Ausschliessung der Flächenstellung in Betracht. Dass aber dieses Moment nicht ganz allein zur Geltung gelangt, beweisen die oben erwähnten Beobachtungen an den knapp unter der Epidermis frei endigenden Palissadenzellen; hin und wieder sind dieselben auch an ihren oberen Querwänden mit einem Chlorophyllbeleg versehen. Es scheint also die Entblössung dieser Wände bei jenen Palissadenzellen, welche mit der Oberhaut verwachsen sind, noch durch einen zweiten Faktor mitbedingt zu werden. Man wird kaum fehlgehen, wenn man hierbei die Beziehungen des Assimilationssystems zur Epidermis als Wassergewebsmantel (im Sinne Westermaier's) ins Auge fasst. Dass diese Beziehungen hier that-

sächlich von Einfluss sind, ergiebt sich u. A. aus folgendem: Wenn die wasserspeichernden Epidermiszellen (oder auch hypodermalen Wassergewebszellen) besonders gross sind und sich mit ihren Innenwänden gegen das Assimilationssystem beträchtlich vorwölben, so grenzen die radialen Epidermiswänden beiderseits opponirten Palissadenzellen mit zur Oberfläche des Organes schiefen Wänden an die Epidermis, resp. an das Wassergewebe. Obgleich die Schiefstellung dieser Querwände nicht selten so bedeutend ist, dass sie nahezu die Profilstellung ermöglichen würde, so sind doch ausnahmslos auch diese Wände von Chlorophyllkörnern entblösst. Da nun die in Rede stehenden Wandungen, welche das Palissadengewebe von der Epidermis, beziehungsweise dem Wassergewebe trennen, in anatomisch-physiologischer Hinsicht durch einen sie durchquerenden Wasserstrom gekennzeichnet werden, so lässt sich der oben formulirte Satz folgendermassen erweitern: Im specifischen Assimilationsparenchym, dem Palissadengewebe, sind jene Zellwände, durch welche hindurch ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet, von Chlorophyllkörnern entblösst.

Der vorstehende Satz, den ich hier blos als eine Ausnahmen zulassende Regel hinstelle, bildet die nothwendige Ergänzung eines anderen, von Frank¹⁾ ausgesprochenen Satzes, wonach sich die Chlorophyllkörner unter normalen Lebensverhältnissen ausschliesslich oder doch vorzugsweise an den frei liegenden Zellwänden vorfinden, mögen die letzteren die Oberfläche des Pflanzentheiles einnehmen, oder an intercellulare Räume grenzen. Dieser Zustand der Vertheilung des chlorophyllführenden Plasmas wird von Frank bekanntlich als Epistrophe bezeichnet. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle reicht nun der von Frank namhaft gemachte Gegensatz zwischen freien Wandungen und Fugenwänden zur Charakterisirung der Chlorophyllvertheilung im Palissadengewebe ebensowenig aus, wie der von Stahl festgestellte Gegensatz zwischen Profil- und Flächenstellung. Wie wir gesehen haben, handelt es sich im Palissadengewebe um einen anderen Gegensatz, welcher ausschliesslich anatomisch-physiologischer Natur ist: die von der Stoffleitung unberührt bleibenden Wände sind mit Chlorophyllkörnern besetzt, die von ihr beanspruchten dagegen sind von Körnern entblösst. Inwiefern diese Chlorophyllvertheilung in den obersten Regionen des Palissadengewebes in Folge des Lichteinflusses modificirt wird, ist bereits früher besprochen worden. Auch ist zu betonen, dass obiger Gegensatz auch bei jenen Pflanzen vorhanden ist, in deren Palissadengewebe die Chlorophyllkörner wanderungsfähig sind. Nur wird hier die Wirksamkeit jenes Faktors bei sehr geringen Lichtintensitäten von dem Bestreben des chlorophyllführenden Plasmas, die

1) Ueber Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner etc. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII. p. 299.

Flächenstellung zu erreichen, vollkommen paralysirt. Bei etwas höheren Intensitäten kommt jedoch der in Rede stehende Gegensatz deutlich zur Geltung.

Zum Schlusse möchte ich noch hervorheben, dass der oben formulierte Satz, durch welchen die Chlorophyllvertheilung im Palissadengewebe (sofern sie sich von der Intensität und Richtung des Lichtes unabhängig erweist) unter einen bestimmten Gesichtspunkt gebracht wird, mit dem von Frank aufgestellten Epistrophenschema nicht im Widerspruch steht. Die von Frank festgestellte Bevorzugung der freien Zellwände seitens der Chlorophyllkörner hat gleichfalls ihre biologische Ursache: an den freien Wandungen, mögen sie die Oberfläche des Organes einnehmen, oder an Durchlüftungsräume grenzen, befinden sich eben die Chlorophyllkörner in der für die Absorption der Kohlensäure günstigsten Lage. Wenn nun eine assimilirende Zelle nicht zu zahlreiche Chlorophyllkörner und hinreichend ausgedehnte freie Wände besitzt, so erscheint es begreiflich, dass sich sämtliche Chlorophyllkörner, sofern es mit den Beleuchtungsverhältnissen vereinbar ist, an den eben genannten Wandungen vorfinden. Ein bekanntes Beispiel hierfür bietet das typisch gebaute *Sempervivum*-Blatt. Bei manchen Pflanzen sind die genannten Voraussetzungen für diese Art der Chlorophyllvertheilung auch im Palissadengewebe realisirt. Die Chlorophyllkörner treten blos an jenen Seitenwänden der Palissaden auf, welche an die Durchlüftungsräume grenzen, während jene Seitenwände, welche die benachbarten Palissaden von einander trennen, beiderseits nackt sind. Hierher gehören z. B. *Leucojum vernum*, *Sempervivum dendroideum* (nach Schimper), *Echinops exaltatus*, *Centaurea macrophylla*, *Cirsium palustre*, *Cirsium pannonicum* (Fig. 8). Im Laubblatt der letztgenannten Pflanze ist die in Rede stehende Chlorophyllvertheilung besonders schön zu beobachten. Dasselbe gilt für die Laubblätter von *Polygonum bistorta*; das Palissadengewebe dieser Pflanze verhält sich demnach, da seine Chlorophyllkörner wanderungsfähig sind, betreffs der Vertheilung des Chlorophylls ganz ähnlich, wie das Assimilationsparenchym des *Sempervivum*-Blattes.

III. Die Schiefstellung der Palissadenzellen.

Von Pick wurde (l. c.) bekanntlich gezeigt, dass in den Blättern und assimilirenden Stengeln verschiedener Pflanzen die Orientirung der Palissadenzellen von der zur Oberfläche des Organs senkrechten Stellung nicht selten mehr oder minder bedeutend abweicht. Pick hält diese Schiefstellung, welche er hauptsächlich an vertikal stehenden Assimilationsorganen beobachtet hat, für eine „zweckentsprechende Orientirung der Palissadenzellen zum einfallenden Lichte“ und ist der Ansicht, dass es sich hierbei um eine direkte Accomodation des Palissadengewebes an die Beleuchtungsrichtung handle. Ich habe dieser

Auffassung anfänglich beigestimmt, indem ich mir vorstellte, dass secundär auch die Beleuchtungsverhältnisse für die Orientirung der Palissadenzellen massgebend werden können¹⁾).

Dementgegen hat Heinricher²⁾ auf Grund verschiedener Beobachtungen den Nachweis zu führen versucht, dass die von Pick konstatirte Schiefstellung der Palissadenzellen überhaupt nicht durch das Licht bedingt werde, sondern auf rein passiven Verschiebungen beruhe, welche durch Wachstum und Streckung anderer Gewebselemente des Blattes hervorgerufen werden.

Heinricher weist zunächst darauf hin, dass sich die in Rede stehenden Verschiebungen ausnahmslos und am ausgeprägtesten in Blättern vorfinden, bei denen die Längsrichtung im Wachstum besonders gefördert erscheint. (Solche Blätter besitzen dementsprechend eine mehr oder minder lineale oder lanzettliche Gestalt). Ferner legt Heinricher dar, dass in ein- und demselben Blatte die Schiefstellung der Palissaden verschieden stark sein kann. Bei *Isolepis australis* waren die an ein subepidermales Bastbündel grenzenden Palissaden um einen Winkel von 40° aus der senkrechten Stellung verschoben, während diese Verschiebung dort, wo die Palissaden unmittelbar an die Epidermis grenzten, nur 14° betrug. Auch macht sich häufig eine grössere Verschiebung an den Blattunterseiten bemerkbar; bei *Asperula longiflora* betrug sie auf der Blattoberseite bloss 5°, auf der Unterseite dagegen 20°. An grossen breiten Blättern fand Heinricher die Schiefstellung der Palissadenzellen oft nur streckenweise ausgeprägt, so dass hier wahrscheinlich lokale Wachstumsvorgänge dieselbe veranlasst hatten. Ein sehr gewichtiges Bedenken gegen die Pick'sche Auffassung, dass die Schiefstellung der Palissaden als eine in Bezug auf die Richtung des einfallenden Lichtes zweckentsprechende Orientirung anzusehen sei, leitet Heinricher aus der Beobachtung ab, dass in den überhängenden Blättern von *Isolepis australis* die Aufrichtung der Palissaden in allen Blattheilen die gleiche, gegen die Spitze gekehrte ist. In dem überhängenden Theile des Blattes befinden sich also die schiefgestellten Palissadenzellen in einer Lage, welche der vom Erklärungsprincip geforderten gerade entgegengesetzt ist.

Ich habe die von Heinricher geltend gemachten Beweisgründe deshalb fast vollzählig angeführt, weil sie in der That geeignet sind, die von Pick im Sinne der Stahl'schen Theorie gegebene Erklärung der Schiefstellung sehr zu erschüttern. Zu vollständiger Widerlegung der Pick'schen Ansicht waren aber noch einige ergänzende Beobachtungen nothwendig, die nun im folgenden mitgetheilt werden sollen.

1) Physiol. Pflanzenanatomie. p. 194.

2) l. c. p. 552 ff.

Dass die Schiefstellung der Palissadenzellen keineswegs in Folge einer aktiven Orientirung derselben zur Richtung des einfallenden Lichtes zu Stande kommt, ergibt sich für eine ganze Reihe von Fällen mit grösster Bestimmtheit daraus, dass die Schiefstellung der Palissaden schon in ganz jungen Blättern oder Blattheilen vorhanden ist, welche sich noch in der Knospenlage oder unter der Erdoberfläche befinden. Zur Verdeutlichung des Gesagten mögen hier einige Beispiele mitgetheilt werden.

Dactylis glomerata. In einem ganz jungen, von den Scheiden der alten Blätter noch vollständig umhüllten Blatte waren die subepidermalen Palissadenzellen bereits nochmal so hoch als breit und deutlich schiefgestellt. Die Abweichung von der senkrechten Stellung betrug 15° ; im ausgewachsenen Blatte betrug dieselbe 35° ¹⁾.

Poa annua. Ausgewachsenes Blatt isolateral, beiderseits kurze Palissaden vorhanden. Dieselben waren in einem noch ganz in der Knospenlage befindlichen Blatte (Länge der Spreite $1,5\text{ cm}$) bereits deutlich differenzirt. Abweichung von der Senkrechten zwischen zwei Gefässbündeln 12° , über einem Gefässbündel 19° . In einem ausgewachsenen Blatte betrug die Abweichung 13° , resp. 30° .

Ornithogalum nutans. Untersucht wurde ein ausgewachsenes Blatt, dessen über dem Erdboden befindlicher Theil $6,5\text{ cm}$ lang war. In einer Tiefe von 3 cm unter der Erdoberfläche waren die Palissaden der Blattunterseite ungefähr anderthalbmal so hoch als breit; ihre Abweichung von der Senkrechten betrug 28° (Fig. 26). Im oberirdischen Blattheile waren die Palissadenzellen etwas weniger schief gestellt: Abweichungswinkel 22° .

Ornithogalum byzantinum. Das viertinnerste, von den äusseren Blättern umschlossene, Laubblatt besass auf der Unterseite in einer Tiefe von $1,5\text{ cm}$ unter der Erdoberfläche bereits sehr schön ausgebildete Palissadenzellen; dieselben waren fast dreimal so hoch als breit; ihre Abweichung von der Senkrechten betrug 27° (Fig. 25). Genau dieselbe Schiefstellung zeigten die Palissaden eines ausgewachsenen Blattes.

Scilla bifolia. Bloss die Spitze des ältesten Blattes ragte ca. $0,5\text{ cm}$ hoch aus der Erde hervor. In einer Tiefe von ca. 2 cm unter der Erdoberfläche waren die Palissadenzellen der Blattunterseite bereits doppelt so hoch als breit; der Abweichungswinkel betrug 17° (Fig. 24). Auf der Blattoberseite waren die Palissaden weit kürzer, bloss um wenig höher als breit; der Abweichungswinkel betrug hier 11° .

Allium ascalonicum. Junges, noch ganz von den Scheiden um-

1) Die Grösse der Abweichung wurde stets an Skizzen bestimmt, welche mit Hilfe des Zeichenprismas angefertigt worden waren.

hülltes Blatt; Palissaden in einer Tiefe von 1,5 *cm* unter der Erdoberfläche mehr als doppelt so hoch als breit; Abweichungswinkel 14°. Im ausgewachsenen Blatte betrug derselbe 18°.

Allium tataricum. Junges, noch ganz von den Scheiden umhülltes Blatt; Palissaden in einer Tiefe von 1 *cm* unter der Erdoberfläche 2,5 mal so hoch als breit; Abweichungswinkel 17°. Im ausgewachsenen Blatte betrug derselbe 30°.

Narcissus poëticus. Junges Blatt, 3 *cm* hoch aus dem Erdreich hervorragend. In einer Tiefe von 3 *cm* unter der Erdoberfläche waren die Palissaden schon nahezu dreimal so hoch als breit; der Abweichungswinkel betrug 16°; in einer Tiefe von 5 *cm* waren die Palissaden gleichfalls schon deutlich differenzirt (ca. anderthalbmal so hoch als breit) und schiefgestellt; der Abweichungswinkel betrug 11°. Im oberirdischen Blattheile war die Schiefstellung nicht ausgesprochener, als in der Tiefe von 3 *cm* unter der Erdoberfläche.

Aus den vorstehenden Beobachtungen ergibt sich also, dass die Schiefstellung der Palissadenzellen sehr häufig unter Verhältnissen zu Stande kommt, welche den Einfluss des Lichtes von vornherein ausschliessen. Bei verschiedenen Pflanzen sind die Palissadenzellen bereits in noch unterirdischen Blättern und Blatttheilen schiefgestellt, und zwar nicht selten in ebenso ausgesprochener Weise, wie in den ausgewachsenen Blättern. Von einer „Orientirung der Palissadenzelle zum einfallenden Lichte“ kann hier selbstverständlich gar keine Rede sein und es ist dies umsomehr zu betonen, als gerade in den besprochen Fällen die Schiefstellung nicht selten eine sehr beträchtliche war.

Von Pick wird angegeben, dass Blätter von Pflanzen mit Blattrosetten, so *Diploxaxis muralis*, *Leontodon Taraxacum* und *Plantago media*, welche normal eine senkrechte Orientirung der Palissadenzellen besitzen, bei vertikaler Stellung eine Aufwärtsorientirung derselben erkennen lassen. Ich habe einen solchen Unterschied in der Stellung der Palissadenzellen horizontaler und vertikaler Blätter nicht konstatiren können. Es zeigte sich vielmehr, dass in beiderlei Blättern die Palissaden streckenweise schief gestellt sein können, namentlich über den Gefässbündeln, dass aber diese Schiefstellung niemals beträchtlich wird¹⁾ und häufig genug mit der normalen, senkrechten Orientirung abwechselt. Solche lokale Verschiebungen können unmöglich mit der Beleuchtungsrichtung in Beziehung gebracht werden; die Annahme Heinrichs, dass hier lokale Wachstumsvorgänge ausschlaggebend seien, erscheint um so gerechtfertigter, als sich die Schiefstellung der Palissadenzellen besonders häufig und meist auch

1) Die Abweichung von der senkrechten Stellung beträgt selten mehr als 10°. Vgl. auch Fig. 12 der Pick'schen Abhandlung.

stärker ausgeprägt in unmittelbarer Nachbarschaft der Stranggewebe vorfindet. Das von Heinricher citirte Beispiel wurde bereits erwähnt. Fast ebenso auffällig war der Unterschied in der Schiefstellung in dem schon oben erwähnten Blatte von *Poa annua*. Ueber den Gefässbündeln betrug die Abweichung von der Senkrechten 30° , zwischen denselben 13° . Hierher gehört auch eine von Firtsch am Haustorium des Dattelkeimlings gemachte Beobachtung, wonach die palissadenförmig gestreckten Zuleitungszellen zwischen dem Absorptionsgewebe und den Gefässbündeln auffallend schief gestellt sind.

Eine specielle Besprechung erfordert noch die Beobachtung Pick's, dass an Querschnitten durch horizontal gewachsene Zweige von *Spartium junceum* die Palissadenzellen nicht ringsum senkrecht, d. h. radial orientirt sind, sondern dass eine um so stärkere Aufwärtsstellung derselben erkennbar ist, je mehr sie seitlich nach unten stehen. Auch für diese Art der Schiefstellung ist Pick den Beweis schuldig geblieben, dass sie in Folge einer aktiven Orientirung der Palissadenzellen zum einfallenden Lichte zu Stande kommt. Man könnte sie ebensogut als eine geotropische Erscheinung hinstellen, wenn ich dies auch für wenig wahrscheinlich halte. Eine dritte Möglichkeit besteht darin, dass es sich hier um einen rein mechanischen Vorgang handelt, und zwar im folgenden Sinne: Auf der Oberseite des horizontalen *Spartium*-Zweiges besitzt das Palissadengewebe, nach Pick, in Folge des fördernden Einflusses, welchen das Licht auf die quantitative Ausbildung des Assimilationsparenchyms ausübt, eine grössere Dicke, als auf der schwächer beleuchteten Unterseite. Dieses ungleiche Dickenwachsthum des Palissadengewebes fasse ich nun als die primäre Erscheinung auf, während die Aufwärtsorientirung der seitlich gelegenen Palissadenzellen meiner Ansicht nach nichts weiter als die mechanische Folge jener ungleichen Dickenzunahme ist. Es handelt sich hier, bestimmter ausgedrückt, um dieselbe „Ablenkung der orthogonalen Trajektorien nach dem Orte des stärksten Wachstums“¹⁾, die beispielsweise auch für den Verlauf der Markstrahlen in excentrisch gebauten Hölzern bestimmend ist. Ich spreche hiermit natürlich nur eine Vermuthung aus, die erst noch näher zu prüfen wäre. Soviel scheint mir aber gewiss zu sein, dass mit Rücksicht auf die sonstige Unabhängigkeit der Schiefstellung von der Beleuchtungsrichtung auch in diesem speciellen Falle die Pick'sche Ansicht nur eine geringe Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Zum Schlusse möchte ich noch den schwerwiegenden Einwand Heinricher's, dass in den überhängenden Blättern von *Isolepis australis* die Palissadenzellen in allen Blatttheilen spitzenwärts orientirt sind,

1) Vgl. Schwendener, Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajektorischen Curven. Monatsber. d. Berliner Akad. 1880. p. 417 ff.

durch Mittheilung mehrerer neuer Beispiele unterstützen. Ich fand das Gleiche in den überhängenden oder gebogenen Blättern von *Ornithogalum umbellatum*, *Muscari racemosum*, *Scilla bifolia*, *Dactylis glomerata*, *Dasylyrion acrotrichum* und in den abwärts hängenden Zweigen von *Ephedra altissima*. Wenn nach Pick's Auffassung die Aufwärtsorientirung der Palissadenzellen in den vertikal aufrechten Blättern und Stengelorganen als eine zweckentsprechende Einrichtung anzusehen ist, so muss die Abwärtsorientirung der Palissaden in den vollständig überhängenden Blatt- und Stengeltheilen folgerichtig als eine zweckwidrige Einrichtung aufgefasst werden. Thatsächlich ist weder das eine, noch das andere der Fall; die Schiefstellung der Palissaden steht mit der Richtung des einfallenden Lichtes überhaupt nicht im Zusammenhange, weder im rein physiologischen, noch im teleologischen Sinne. Wie nun die Schiefstellung in ihren verschiedenen Modificationen mechanisch zu Stande kommt, — dies ist eine Frage, deren erschöpfende Beantwortung späteren Untersuchungen überlassen bleibt. Für unsere Zwecke genügt es, im Anschlusse an die Auseinandersetzungen Heinricher's gezeigt zu haben, dass die von Pick aufgestellte Erklärung der Schiefstellung den thatsächlichen Verhältnissen in mehrfacher Hinsicht widerspricht.

Wenn aber die Schiefstellung der Palissadenzellen in ihrem Zustandekommen und ihrer Bedeutung von der Richtung des einfallenden Lichtes unabhängig ist, dann spricht dieselbe selbstverständlich nicht für, sondern gegen die Stahl'sche Theorie. Nimmt man dagegen an, dass Form und Orientirung der Palissadenzellen mit der Stoffleitung zusammenhängen, so ist in jenen Fällen, welche wir hier im Auge hatten, die besprochene Abweichung von der zur Organfläche senkrechten Stellung der Zellen so gut wie belanglos. In andern Fällen dagegen steht die Schiefstellung der Palissaden direkt im Dienste der Stoffleitung.

IV. Der Bau des Assimilationssystems in Sonnen- und Schattenblättern.

Die interessantesten und wichtigsten Beobachtungen Stahl's über den Bau des Assimilationssystems sind zweifellos jene, welche sich auf den verschiedenartigen Bau der Sonnen- und Schattenblätter bei ein- und derselben Species beziehen. Die von Stahl nachgewiesene „Plastizität“ des Blattmesophylls verschiedener Pflanzen, welche von dem genannten Forscher als eine der wichtigsten Stützen seiner Theorie geltend gemacht wird, ist mir bei meinen Untersuchungen über diesen Gegenstand allerdings entgangen; ich muss aber gleich hinzufügen, dass die Bekanntschaft mit den von Stahl aufgedeckten Thatsachen meine eigenen Anschauungen über die Bauprinzipien des Assimilationssystems nicht zu ändern vermochte.

Die in Rede stehenden Beobachtungen Stahl's gipfeln bekanntlich in dem Satze, dass „an sonnigen Standorten stärkere Ent-

wicklung des Palissadengewebes, an schattigen stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms“ zu beobachten sei. Am eingehendsten wird dieser Satz durch die Besprechung eines seither oft citirten Beispielles begründet, des Blattbaues der Buche. In den Sonnenblättern, welche im Maximum dreimal so dick sein können, als die Schattenblätter, ist beinahe sämtliches Assimilationsparenchym als Palissadengewebe ausgebildet; auf der Oberseite sind 2—3, auf der Unterseite ist eine Lage von Palissadenzellen vorhanden; nur wenige Zellen des Blattinneren zeigen als Schwammparenchym eine der Blattfläche parallele Ausdehnung. „Das Schattenblatt besteht dagegen ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen, die, wie die Flächenansicht zeigt, mit ihren verlängerten Armen verbunden sind. Die Zellen der obersten Zellschicht¹⁾ allein zeigen eine sich an die der Palissadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen ausgebildet.“

Indem ich nun zur Besprechung dieses und ähnlicher Beispiele übergehe, möchte ich zunächst an die eben erwähnten Zellen des Schattenblattes der Buche anknüpfen. Stahl bezeichnet dieselben als Trichterzellen, doch glaube ich, dass es richtiger ist, sie noch als Palissadenzellen anzusprechen. Die typischen Trichterzellen, wie sie beispielsweise bei *Oxalis acetosella*, *Begonien*, auf der Blattunterseite von *Taxus baccata* etc. vorkommen, sind kaum höher als breit, während die oberste Zellschicht des Schattenblattes der Buche selbst im extremsten Falle aus Zellen besteht, die $1\frac{1}{2}$ —2 mal so hoch als breit sind.²⁾ Ihre Annäherung an die Trichterform ist eine so geringe, dass die die Seitenwände bekleidenden Chlorophyllkörner theils vollständig, theils nahezu die Profilstellung einnehmen. Man ist also vollkommen berechtigt, zu sagen, dass im Buchenblatte selbst bei sehr starker Beschattung eine Palissaden-Zelllage zur Ausbildung kommt, und wenn wir bedenken, dass, einer approximativen Berechnung nach, die grössere Hälfte der Gesamtmenge der Chlorophyllkörner des Blattes in dieser Palissadenschicht auftritt, so muss es wohl mehr als fraglich erscheinen, ob der Bau des Schattenblattes wirklich zu Gunsten der Stahl'schen Ansicht spricht. Bei dem Umstande, dass auch im Schattenblatt das Schwammparenchym bloss aus 2—3 Zelllagen besteht, (vgl. die Stahl'sche Abbildung), unterscheidet sich der Bau des Sonnen- von dem des Schattenblattes in erster Linie und am auffallendsten durch die verschieden starke Ausbildung des Palissadengewebes, des specifischen Assimilationsparenchyms nach meiner Auffassung. Dieser in biologischer Hinsicht leicht verständliche Unterschied kann aber zur Erklärung der Form und Orientirung der Palissadenzellen nicht herangezogen werden.

1) Im Texte steht „Zellschichten“, doch ist dies offenbar, wie auch aus der Abbildung hervorgeht, ein Druckfehler.

2) Vgl. die Abbildung bei Stahl, Fig. 2a.

Sehr lehrreich ist auch der Bau des Assimilationssystems in den Blättern des Haselstrauches (*Corylus avellana*). Im Sonnenblatte (Fig. 19) besteht die oberste Palissadenschicht aus engen, langgestreckten Zellen, welche theilweise quergetheilt sind. Die zweite Zelllage besteht gleichfalls aus typischen Palissadenzellen, jedoch von geringerer Höhe; dann folgt eine Lage von trichterförmigen Sammelzellen, eine Lage von flachen Schwammparenchymzellen und schliesslich, an die untere Epidermis angrenzend, eine sehr locker gebaute Palissadenschicht. — Ein an der Nordseite des betreffenden Strauches gewachsenes Blatt, (Fig. 20) welches niemals besonnt worden war und durch darüber befindliche Zweige derart beschattet wurde, dass es nur von einem kleinen Theil des Himmelsgewölbes diffuses Tageslicht empfangen konnte, zeigte folgenden Bau: die oberste Palissadenschicht war, was Höhe und Breite der Zellen betrifft, von jener des Sonnenblattes kaum verschieden; bloss die Quertheilungen fehlten. Die zweite Lage bestand aus sehr kurzen, häufig trichterförmigen Palissadenzellen, unterschied sich also beträchtlich von der gleichnamigen Zellschicht des Sonnenblattes. Die dritte Lage, welche beim Sonnenblatte in Form von trichterförmigen Sammelzellen ausgebildet ist, war gleich der vierten als Schwammparenchym entwickelt. Die fünfte Schicht endlich bestand wieder aus schütter gestellten Palissadenzellen, welche nur wenig niedriger waren, als jene des Sonnenblattes. Wir haben hier demnach einen der mit der Stahl'schen Theorie unvereinbaren Fälle vor uns, wo sich in dorsiventralen Blättern, die sich in plagiotroper, resp. horizontaler Stellung befinden, Palissadenzellen auch auf der Blattunterseite ausbilden.¹⁾ Der vorliegende Fall ist um so bedeutungsvoller, als er ein Blatt betrifft, welches nicht einmal auf der Oberseite direktes Sonnenlicht empfangen hatte. — Gehen wir nun zu den eigentlichen Schattenblättern über, welche sich ganz im Innern des Strauches entwickelt haben, so ist zunächst zu bemerken, dass ihre Dicke fast nur die Hälfte der Dicke des Sonnenblattes beträgt, und dass ihr Assimilationsparenchym nicht aus 5, sondern nur aus 4 Zellschichten zusammengesetzt ist. (Fig. 21.) Die oberste Lage ist als typisches Palissadengewebe entwickelt, dessen Zellen sich häufig zu büschelförmigen Gruppen vereinigen. Dieselben sitzen den trichterförmigen Sammelzellen der zweiten Zellschicht auf.

1) Auf das nicht seltene Vorkommen solcher Fälle hat bereits Heinricher hingewiesen, l. c. p. 551, 552. Dasselbst werden auch einige Beispiele namhaft gemacht. Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch auf das Laubblatt von *Passerina filiformis* aufmerksam machen (Fig. 17), welches sowohl auf der nach aussen gekehrten und deshalb besser beleuchteten Unterseite, als auch auf der mit einem starken Haarfilze versehenen Blattoberseite, die schon zufolge der Form und Stellung des Blattes nur wenig Licht empfängt, ein Palissadengewebe besitzt. Ein Unterschied macht sich blos darin geltend, dass das Palissadengewebe der Blattoberseite viel lockerer gebaut und chlorophyllärmer ist, als jenes der Unterseite.

Dann folgt eine Lage von Schwammparenchymzellen und an Stelle der unteren Palissadenzelllage beobachtet man mehr oder minder gestreckte, zur Blattfläche nahezu parallel oder schräg orientirte Zellen, die man gleichfalls zum Schwammparenchym zu rechnen hat. —

Bei *Acer pseudoplatanus* beträgt die Dicke des Schattenblattes ca. $\frac{3}{5}$ von jener des Sonnenblattes. In letzterem (Fig. 22) besteht das spezifische Assimilationsgewebe aus einer Schicht sehr hoher Palissadenzellen, welche büschelweise den meist trichterförmigen Sammelzellen aufsitzen. Das Schwammparenchym besteht aus zwei Lagen. Im Schattenblatte (Fig. 23) sind die Palissadenzellen nur halbmal so hoch, als im Sonnenblatte; die Sammelzellen fehlen, das Schwammparenchym besteht gleichfalls aus 2 Lagen.

Bei *Syringa vulgaris* sind im Sonnen- wie im Schattenblatte zwei Palissadenschichten vorhanden; die Dicke derselben beträgt zusammen im Sonnenblatte durchschnittlich 88μ , im Schattenblatte bloß 52μ . Das Schwammparenchym dagegen ist in beiderlei Blättern von gleicher Dicke (43μ).

Aus den geschilderten Beispielen, die sich leicht vermehren liessen, ergibt sich folgendes: 1. Auch im tiefsten Schatten kommt es zur Ausbildung wenigstens einer Palissadenzelllage; 2. der auffallend schwächeren Ausbildung des Palissadengewebes in den Schattenblättern entspricht nur eine geringe oder gar keine Zunahme des Schwammparenchyms (*Acer pseudoplatanus*, *Syringa vulgaris*).¹⁾ Gegenüber dem oben citirten Stahl'schen Satze halte ich es daher für einen naturgemässeren Ausdruck der Thatsachen, wenn gesagt wird: Bei verschiedenen Pflanzen, (zu welchen namentlich zahlreiche Laubhölzer gehören) entspricht der stärkeren oder schwächeren Intensität des Lichtes, welches das betreffende Blatt empfängt, eine stärkere oder schwächere Ausbildung des spezifischen Assimilationsparenchyms, des Palissadengewebes. Es handelt sich hier also bloss um einen Specialfall der allgemeinen biologischen Regel, dass die Pflanze bei der Ausbildung ihrer vegetativen Apparate der Gunst oder Ungunst der äusseren Vegetationsbedingungen in einer für sie vortheilhaften Weise Rechnung trägt. So wie im einzelnen Laubblatte das spezifische Assimilationsgewebe ausschliesslich oder doch hauptsächlich auf der besser beleuchteten Blattseite zur Ausbildung kommt, ebenso findet man bei zahlreichen Pflanzen das in Rede stehende Gewebe hauptsächlich in den besser beleuchteten Laubblättern ausgebildet. Jene periphere Anordnung des Assimilationssystems, welche ich bereits in meiner ersten Arbeit mit der Intensität der Beleuchtung in Zu-

1) Natürlich kann es sich hier nur um eine absolute Zunahme handeln. Die im Vergleich zum schwach entwickelten Palissadengewebe relativ stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms in den Schattenblättern darf damit nicht verwechselt werden.

sammenhang brachte, gilt eben nicht bloss für das einzelne Assimilationsorgan, sondern sehr häufig auch für die ganze Pflanze.

Es erübrigt uns jetzt noch, die beiden Extreme der soeben besprochenen „Plastizität“ des Blattmesophylls zu erörtern.

Wie Stahl gezeigt hat, geht die Akkomodationfähigkeit des Assimilationssystems an die Intensität der Beleuchtung bei einigen Pflanzen — *Lactuca Scariola*, *Iris Pseudacorus* — so weit, dass die Ausbildung von Palissadengewebe bloss bei intensivem Lichte stattfindet; in den Schattenblättern fehlt dieses Gewebe vollständig.¹⁾ Zweifelsohne ist auch bei solchen Pflanzen die Ausbildung von Palissadengewebe eine Vererbungserscheinung, oder, um mit Nägeli zu sprechen, ihr Idioplasma besitzt gleichfalls die Palissadenzellanlage;²⁾ allein damit dieselbe in Thätigkeit versetzt werde, ist ein starker Lichtreiz nothwendig, während bei anderen Pflanzen weit geringere Lichtintensitäten genügen, um die zur Ausbildung von Palissadenzellen führenden Entwicklungsvorgänge auszulösen. Bei einer dritten Gruppe von Pflanzen ist zur Entfaltung der Palissadenzellanlage ein Lichtreiz völlig überflüssig, das Palissadengewebe entsteht schon im Dunkeln und der Einfluss des Lichtes besteht höchstens darin, dass es die quantitative Ausbildung dieses Gewebes ansehnlich fördert. Unter allen Umständen ist also meines Erachtens der in verschiedener Weise sich äussernde Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung des Palissadengewebes bloss als ein Reiz aufzufassen, welcher für die Ausbildung dieses Gewebes mehr oder minder maassgebend wird. Dieses letztere ist aber stets ein ererbtes Merkmal, und wo die „hereditäre Disposition“ zur Ausbildung eines Palissadengewebes fehlt, dort wird auch die intensivste Beleuchtung ein solches nicht zur Entwicklung bringen. —

Das entgegengesetzte Extrem bezüglich der Plastizität des Blattmesophylls macht sich, wie Stahl hervorhebt, besonders im Bau von wintergrünen Laubblättern geltend. Dieselben zeigen „selbst in sehr schattiger Lage noch eine relativ starke Ausbildung des Palissadengewebes“. So fand Stahl in den Blättern der Preisselbeere (*Vaccinium vitis idaea*) immer noch drei Zellschichten zu Palissadenzellen entwickelt; ebenso besitzen die Blätter von *Ilex aquifolium*, *Vinca minor*, *Pirola*-Arten „selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnissmässig kräftig entwickeltes Palissadenparenchym.“ Hierher gehört auch *Buxus sempervirens*, dessen Schattenblätter sich weder in ihrer Gesamtdicke noch in der Ausbildung ihres Palissadengewebes von den Sonnenblättern unterscheiden lassen. Es ist klar, dass solche Vorkommnisse der Stahl'schen Theorie widersprechen. Der genannte Forscher sucht

1) Vgl. auch Pick, l. c. p. 4, 5.

2) Richtiger gesagt, alle diejenigen Micellarreihen, durch deren Zusammenwirken die Entwicklung von Palissadenzellen bedingt wird. Vgl. Nägeli, Mech. Theorie der Abstammungslehre, p. 44, 45.

nun diesen Widerspruch mit der Annahme zu begegnen, dass „an die langlebigen Blätter der immergrünen Gewächse noch andere Ansprüche — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht werden, welche eine so weit gehende Akkomodation an die Beleuchtungsverhältnisse wie bei den im Herbst abfallenden Blättern, nicht gestatten.“ Diese Hilfhypothese ist aber kaum stichhaltig, denn es ist nicht einzusehen, weshalb ein festerer Bau und Widerstandsfähigkeit gegen Frost die Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse beeinträchtigen sollen. Die Ausbildung von Palissadengewebe macht ja das betreffende Blatt in genannter Hinsicht nicht widerstandsfähiger. Dass sich tatsächlich eine derbere, aufs Ueberwintern eingerichtete Blattstruktur mit einer sehr deutlich ausgesprochenen Plastizität des Assimilationssystems vereinigen lässt, geht aus Beobachtungen Pick's¹⁾ hervor, denen zu Folge die Sonnenblätter von *Hedera Helix* zwei deutliche Palissadenzellschichten besitzen, während in Schattenblättern die betreffenden Lagen aus rundlichen oder parallel der Blattoberfläche etwas gestreckten Zellen bestehen.

V. Die Bauprinzipien des Assimilationssystems.

Wie ich in meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand detaillirt auseinandergesetzt habe, wird der Bau des Assimilationssystems von zwei Prinzipien beherrscht: Das 1. Bauprinzip erfordert die Einschaltung von Zellwänden und Membranfalten zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung; es soll derart für eine möglichst grosse Anzahl von Chlorophyllkörnern der erforderliche Platz geschaffen werden. Das 2. Bauprinzip besteht in der Ableitung der Assimilationsprodukte auf möglichst kurzem Wege; indem dasselbe in sehr verschiedener Weise zur Geltung kommt, lässt das Assimilationssystem eine Reihe verschiedenartiger Bautypen erkennen, bei welchen die in der Ableitungsrichtung gestreckte Form der Assimilationszellen in verschiedener Orientirung häufig wiederkehrt. Die Palissadenzelle repräsentirt demnach bloss einen besonders häufig vorkommenden Specialfall in der Reihe der gestreckten Assimilationszellen.

Was nun das erste Bauprinzip betrifft, welches sich am reinsten in dem mit unregelmässig orientirten Membranfalten versehenen Assimilationsparenchym der *Pinus*-Blätter ausspricht und in sehr augenscheinlicher Weise auch im Bau des „Armpalissadengewebes“ zur Geltung kommt, so ist dagegen, so weit mir bekannt, von keiner Seite ein Einwand erhoben worden. Auch die Stahl'sche Theorie setzt ja, soweit es sich um das Palissadengewebe handelt, die Giltigkeit jenes Prinzipes stillschweigend voraus, indem sie auf die so reichliche Ausbildung der die Profilstellung ermöglichenden Seitenwände hinweist.

1) l. c. p. 5.

Eingehender habe ich hier auf das „Prinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ zurückzukommen. Dieses Prinzip ist in der verschiedenen Art seiner Ausführung nichts anderes als der anatomische Ausdruck der physiologischen Forderung, die durch die Assimilation produzierten Stoffe aus dem assimilirenden Gewebe so rasch als möglich hinauszuschaffen. Ich habe auf diese Beziehung bereits in meiner ersten Arbeit ausdrücklich hingewiesen.¹⁾ Auch Schimper²⁾ theilt diese Ansicht, soweit es sich um die möglichst rasche Stoffableitung handelt. Bei Besprechung der Entleerungsvorgänge im *Hydrocharis*-Blatt sagt er: „Letzteres (das oberseitige Chlorophyllparenchym) stellt eben, wie das Palissadenparenchym gewöhnlicher Laubblätter, das eigentliche Assimilationsgewebe dar, und es ist daher von Wichtigkeit, dass eine möglichst schnelle Ableitung seiner Producte statfinde.“ Es ist mir demnach unverständlich, wenn Schimper in derselben Abhandlung³⁾ behauptet, dass das Princip der Stoffableitung auf kürzestem Wege durch Stahl's und Pick's Untersuchungen beseitigt oder doch sehr in den Hintergrund verlegt worden sei. Er stellt sich damit in Widerspruch mit obigem Satze und mit den Ergebnissen seiner eigenen mikrochemischen Untersuchungen, aus welchen in Uebereinstimmung mit den von mir auf Grund von anatomischen Beobachtungen ausgesprochenen Sätzen deutlich hervorgeht, dass in einem gewöhnlich gebauten Laubblatt die Assimilate des Palissadengewebes zunächst in das Schwammparenchym translocirt und aus diesem in die Leitparenchymscheiden⁴⁾ entleert werden, deren reich verzweigtes Netz das ableitende Gewebe darstellt. Auf diese Weise werden ja eben die Assimilationsprodukte aus dem Palissadengewebe auf möglichst kurzem Wege abgeleitet. —

In meiner „Vergl. Anatomie des Assimilationssystems“ habe ich verschiedene Einrichtungen beschrieben, welche zweifelsohne mit dem in Rede stehenden Bauprinzip zusammenhängen. Ich meine hier das büschelförmige Zusammenneigen den Palissadenzellen über trichterartig ausgebildeten „Sammelzellen“, sowie die bedeutenden Krümmungen einzelner Palissaden oder ganzer Palissadenzellreihen, welche ohne Vermittlung von Sammel- und Schwammparenchymzellen einen direkten Anschluss an die Leitparenchymscheiden zu erreichen suchen. Sehr schöne Beispiele für die letztgenannte Art von Anschlusseinrichtungen

1) l. c. p. 38, 39 (Sep.-Abdr.).

2) l. c. p. 9.

3) l. c. p. 12.

4) Ich ziehe die Bezeichnung „Leitparenchymscheide“ dem von Schimper vorgeschlagenen Ausdruck „Leitscheide“ desshalb vor, weil erstere das betreffende Gewebe nicht bloß physiologisch, sondern auch anatomisch charakterisirt. Der rein physiologische Ausdruck „Leitscheide“ ist nicht präzis genug. Auch das Leptom eines concentrischen Farngefäßbündels repräsentirt eine Leitscheide.

findet man in der Abhandlung Heinricher's. Der Blattquerschnitt von *Scabiosa ucrainica* (Taf. XXIX, Fig. 2) ist ein besonders lehrreiches Beispiel; die langgestreckten Palissadenzellen ordnen sich hier in „Stoffleitungs-Curven“ an, wie man sich solche nicht deutlicher wünschen kann. Ein anderes Beispiel, welches die büschelförmige Anordnung der Palissaden über den Sammelzellen und die hierdurch bedingten Krümmungen ersterer schön illustriert, zeigt sich in Fig. 10 der vorliegenden Arbeit, die einen Theil des Blattquerschnitts von *Thunbergia Harrisii* darstellt.

Natürlich stehen alle die zahlreichen Fälle, in welchen die beschriebenen Anschlusseinrichtungen eine mehr oder minder beträchtliche Abweichung der Palissadenzellen von der zur Organfläche senkrechten Orientirung zur Folge haben, mit der Stahl'schen Theorie in Widerspruch. Schimper, welcher letzterer zustimmt, glaubt nun diese Schwierigkeit in der Weise beheben zu können, dass er die büschelförmige Anordnung der Palissaden und jene Streckungen der assimilirenden Zellen, welche nicht mit dem Lichte in Zusammenhang stehen, als „durch entwicklungsmechanische Momente bedingt“ hinstellt. Er hat nämlich eine äusserst auffallende büschelige Anordnung und Streckung der Zellen um die abgestorbenen und zerquetschten äusseren Enden der Siebtheile in den wurzelartigen Organen von *Prosopanche Burmeisteri* beobachtet, welche er auf die das Wachstum senkrecht zum Siebtheil begünstigende grosse Weichheit der verquollenen Siebröhren zurückführt; in analoger Weise sollen auch die geschilderten Anschlusseinrichtungen des Assimilationssystems entwicklungsmechanisch erklärt werden können.

Es fällt nicht schwer zu zeigen, wie unbegründet die vorstehenden Einwürfe Schimper's sind. Zunächst übersieht derselbe, wie schon die blosse Thatsache, dass überhaupt in zahlreichen Fällen die Stellung der Palissadenzellen von der zur Organfläche senkrechten abweicht und dass dieselben oft sehr beträchtlich gekrümmt sind, mit Stahl's Theorie in Widerspruch steht. Ob diese Abweichungen und Krümmungen, welche mit der Beleuchtungsrichtung in keinem Zusammenhang stehen, eine bestimmte physiologische Bedeutung haben, oder ob dieselben blos entwicklungsmechanisch erklärt werden können: diese Frage bleibt vorläufig gänzlich ausser Betracht, da es sich hier nur darum handelt, ob Stellung und Form der betreffenden Palissadenzellen mit dem Profilstellungsschema vereinbar sind oder nicht. — Ich müsste es ferner als einen gewagten Analogieschluss bezeichnen, wenn Schimper die mechanische Erklärung, welche er für die büschelige Anordnung und Streckung der Zellen rings um die abgestorbenen und zerquetschten (!) Enden von Siebtheilen giebt, auf ähnliche Zellformen und Zellanordnungen des Assimilationssystems übertragen wollte. Wenn aber Schimper mit diesem Beispiele blos zu

zeigen beabsichtigte, dass auch die geschilderten Anschlusseinrichtungen einer „entwicklungsmechanischen“ Erklärung zugänglich sind, so war dies wohl ziemlich überflüssig, da doch niemand bezweifelt, dass jede morphologische Einrichtung, mag sie nun biologisch vortheilhaft sein oder nicht, auf irgend eine Weise entwicklungsmechanisch zu Stande kommt. Wenn durch den Nachweis, dass und wie eine bestimmte Einrichtung im Bau der Organismen durch entwicklungsmechanische Momente bedingt wird, die Nützlichkeit dieser Einrichtung ausgeschlossen würde, dann gäbe es überhaupt keine vortheilhaften Einrichtungen und Schimper hätte es nicht erst nöthig, mit einem grossen Theile derselben „aufzuräumen“, wie er sich ausdrückt. Uebrigens habe ich auf die Beziehungen zwischen causal-mechanischer und biologischer Erklärungsweise bereits bei früheren Gelegenheiten hingewiesen,¹⁾ und wundere mich, dass ich auf derlei selbstverständliche Dinge nochmals zurückkommen musste. —

In meiner Abhandlung „Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren“²⁾ glaube ich den Nachweis erbracht zu haben, dass dieselben Anschluss- und Ableitungseinrichtungen, welche in so vielen Laubblättern für die anatomischen Beziehungen des Assimilationssystems, speciell des Palissadengewebes, zu den Leitparenchymscheidens charakteristisch sind, in ähnlicher Weise auch in den Assimilationsorganen milchender Pflanzen bezüglich der Milchröhren wiederkehren. Es ergab sich hieraus die Folgerung, dass die Milchröhren thatsächlich, wie Faivre, Schullerus u. A. schon früher behauptet hatten, in erster Linie der Stoffleitung dienen. Schimper, welcher aus den Ergebnissen seiner physiologischen Experimente die Folgerung ableitet, dass die Milchröhren, wenigstens was die Kohlehydrate betrifft, keine Stoffleitungsbahnen vorstellen, bestreitet auch das Vorhandensein der oben erwähnten Anschluss- und Ableitungseinrichtungen. Dementgegen muss ich auf Grund sehr eingehender Nachuntersuchungen meine ursprünglichen Angaben über diesen Gegenstand im Allgemeinen vollständig aufrechterhalten und kann blos das eine zugeben, dass jene eigenartige Anschlussform, welche ich in Fig. 10, Taf. I meiner Abhandlung und Fig. 78 A meiner physiologischen Pflanzenanatomie dargestellt habe, in den Blättern von *Euphorbia Myrsinites* einen allerdings seltenen Ausnahmefall vorstellt. Die anderen Anschlussformen dagegen, welche ich abgebildet, resp. beschrieben habe, und welche nicht minder beweisend sind, lassen sich auf jedem Querschnitt durch ein Blatt der betreffenden Pflanze sehr deutlich beobachten.

Meine Angaben über die anatomischen Beziehungen des Assimi-

1) Vgl. Anatomie des Assimilationssystems. p. 9 ff. (Sep.-Abdr.) Physiologische Pflanzenanatomie, p. 17 ff.

2) Sitzungsber. d. Wiener Akad. 87. Bd. 1883.

lationssysteme zu den Milchröhren sind übrigens in letzter Zeit von zwei italienischen Forschern, Pirotta und Marcatili, welche ihre Untersuchungen auf zahlreiche Vertreter verschiedener Gattungen und Familien ausgedehnt haben,¹⁾ nicht nur bestätigt, sondern auch vielfach erweitert worden, so dass es mir überflüssig erscheint, auf die gegentheiligen Behauptungen Schimpers noch näher einzugehen.

Bevor ich die in Rede stehenden Anschluss- und Ableitungseinrichtungen des Assimilationssystems verlasse, möchte ich noch, mit Rücksicht auf etwaige „entwicklungsmechanische“ Erklärungsversuche, einen in dieser Hinsicht sehr wichtigen Umstand besonders hervorheben. In Uebereinstimmung mit der physiologischen Aufgabe dieser Einrichtungen findet man nämlich, dass ein Anschlussbestreben des Assimilationssystems an andere Gewebecomplexe und Gewebselemente nur dann sich geltend macht, wenn diese als Stoffleitbahnen zu dienen geeignet sind, oder wenn überhaupt aus bestimmten Gründen ein Stoffverkehr zwischen dem Assimilationssystem und dem betreffenden Gewebe oder lokalen Apparate vorausgesetzt werden muss. Wenn z. B. das Palissadengewebe von einzelnen Bastzellen oder von kleineren Bastbündeln durchzogen wird, wie in den assimilirenden Zweigen von *Ephedra altissima* (Fig. 9), so wird dadurch die gewöhnliche, typische Form und Stellung der Palissadenzellen nicht im geringsten gestört; von einem Anschlussbestreben der letzteren an die mechanischen Stränge ist nichts zu bemerken. Wenn aber der das Palissadengewebe durchziehende Strang ein kleines Leitbündel ist (Fig. 17), oder wenn ein Milchröhrenast in demselben verläuft, so kommt das Anschlussbestreben stets mehr oder minder deutlich zur Geltung. Recht lehrreich ist auch die ganz verschiedene Art und Weise der Anordnung der Palissadenzellen in der Nachbarschaft grösserer Baststränge oder Bastrippen, je nachdem die letzteren von einer Leitparenchymsschicht umgeben sind oder nicht. Bei *Ulex europaeus* z. B. (Fig. 13) grenzt an die grosse mediane Bastrippe der Blattunterseite beiderseits eine Lage von Leitparenchymzellen; dementsprechend convergiren die Palissadenzellreihen rechts und links auf das deutlichste gegen den derart bekleideten Baststrang. Bei *Passerina filiformis* (Fig. 17, 18) grenzen dagegen die mechanischen Bündel direkt an das Palissadengewebe, dessen Zellen sich von den Bündeln wegwenden und eventuell selbst beträchtliche Schiefstellung oder Krümmungen zeigen, um ein seitliches Ausweichen möglich zu machen. — Aus all' diesem scheint mir zu folgen, dass wir von einer befriedigenden entwicklungsmechanischen Erklärung der besprochenen

1) Die Verfasser haben ihre Untersuchungsergebnisse bisher in zwei vorläufigen Mittheilungen „Sui rapporti tra il vasi laticiferi ed il sistema assimilatore“, Annario dell' Istituto bot. di Roma. II. Bd. 1886, veröffentlicht. Ihre zweite Mittheilung wurde speziell durch die widersprechenden Angaben Schimper's veranlasst.

Anschluss- und Ableitungseinrichtungen noch sehr weit entfernt sind. Jedenfalls reicht man hier mit so einfachen mechanischen Erklärungsgründen, wie „Streckung der Zellen nach dem Orte des geringsten Widerstandes“ etc. nicht aus und ich stehe nicht an, zu behaupten, dass es sich hier in gleicher Weise um ererbte, spezifische Gestaltungs- und Wachthumsvorgänge handelt, wie bei der Entwicklung des ganzen Assimilationssystems, beziehungsweise des Palissadengewebes.¹⁾

Zum Schlusse möchte ich noch auf einen für das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege sehr wichtigen Bautypus des Assimilationssystems hinweisen, welchen ich bereits in meiner ersten Arbeit ausführlich beschrieben habe, der jedoch von gegnerischer Seite bisher keine Berücksichtigung erfahren hat. Es ist dies der in den Blättern und Stengeln verschiedener *Cyperus*-Arten vorkommende „Kranz-Typus“, wie man ihn kurzweg nennen könnte, und den ich l. c. p. 50 mit folgenden Worten gekennzeichnet habe: „Die assimilirenden Zellen sind grösstentheils gestreckt, doch zeigt ihre Orientirung keine bestimmte und constante Beziehung zur Oberfläche des Organs. Sie ordnen sich vielmehr radienförmig um die Gefässbündel herum an. Das Ableitungsgewebe tritt innerhalb einer zarten Prosenchymischeide auf, besteht aus längsgestreckten chlorophyllführenden Zellen und umgibt auf dem Querschnitte kranz- oder halbmondförmig das Gefässbündel. Sehr instruktiv sind diese Verhältnisse bei *Cyperus pannonicus*. Hier treten in den Blättern subepidermale Bastbündel mit ziemlich stark in die Quere gezogenem Querschnitte auf. Dem Bastbündel opponirt findet man ein Gefässbündel, welches gleichfalls einen tangential etwas verbreiterten Querschnitt besitzt. Zwischen diesen beiden Strängen tritt nun (auf dem Querschnitt) eine Reihe von 4—6 gestreckten chlorophyllreichen Assimilationszellen auf, welche senkrecht zur Oberfläche des Organs orientirt sind und denen Niemand den Palissadencharakter absprechen wird. An diese Zellen schliessen sich nun seitlich noch andere, gleichfalls gestreckte Assimilationszellen an, welche aber nur mehr zum Gefässbündel, welches sie kranzförmig umgeben, eine bestimmte Orientirung zeigen. Sie stehen senkrecht auf seiner Mantelfläche. Allein auch die Palissadenzellen des Kranzes zeigen diese Beziehung zum Gefässbündel und so giebt es denn alle Uebergänge in der Stellung der assimilirenden Zellen von der zur Oberfläche des Organs senkrechten Orientirung an bis zur tangentialen, mit der Oberfläche parallelen Lagerung derselben.“ Ich brauche wohl nicht erst besonders hervorzuheben, dass ein derartiger Bau des

1) Aus diesem Grunde kann ich auch der von Schimper beobachteten büscheligen Anordnung und Streckung der Zellen um die abgestorbenen und zerquetschten Enden der Siebtheile bei *Prosopanche Burmeisteri* bloss eine äusserliche, das Wesen der Sache nicht berührende Aehnlichkeit mit der büscheligen Anordnung und Streckung einzelner Palissadenzellgruppen zuerkennen.

Assimilationssystems der Stahl'schen Theorie widerspricht und bloss auf Grund der Stoffleitungsverhältnisse seine Erklärung findet.

Ich habe seither den Kranz-Typus in verschiedenen Variationen, welche zur Aufstellung besonderer Bautypen berechtigen würden, auch noch bei anderen Pflanzen beobachtet und will hier einige lehrreiche Beispiele deshalb mittheilen, weil es mir wichtig erscheint zu zeigen, dass in nicht seltenen Fällen auch der Gesamtbau des Assimilationssystems mit Stahl's Theorie nicht vereinbar ist. Andererseits sind gerade diese Fälle besonders geeignet, das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege sehr deutlich zu illustriren.

Das Laubblatt von *Saccharum officinarum* (Fig. 15)¹⁾ ist schwach gerieft und wird von abwechselnd grösseren und kleineren Gefässbündeln durchzogen. Jedes derselben besitzt eine grosszellige, chlorophyllführende Leitparenchymischeide, um welche herum sich ein Kranz von kurzen, oberseits etwas längeren Assimilationszellen zieht. Unter der Epidermis der Oberseite (bisweilen auch auf der Unterseite) wird dieser Kranz bei den grösseren Bündeln von einem wenigzelligen Baststrange unterbrochen.

Bei *Spartina cynosuroides* (Fig. 14) ist die Laubblattspreite oberseits mit ziemlich tiefen Längsrinnen versehen. In jeder Riefe verläuft ein Gefässbündel, das eine schwach verdickte Schutzscheide besitzt und von einer grosszelligen, chlorophyllführenden Leitparenchymischeide umgeben wird. Unterseits grenzt dieselbe direkt an ein breites subepidermales Bastbündel, oberseits dagegen findet sie ihre Fortsetzung in einer gewöhnlich aus zwei Zelllagen bestehenden Leitparenchymischeide, die bis zum 1—2 schichtigen Bastbande reicht, welches unter der oberen Epidermis der Riefe liegt. Rechts und links von der Leitparenchymischeide tritt das spezifische Assimilationsgewebe in Form beträchtlich gestreckter Zellen auf, welche insgesamt senkrecht zur Oberfläche des Leitparenchyms orientirt sind. Im oberen Theile der Riefe treten diese gestreckten Zellen unmittelbar unter der Epidermis auf, sie sind zur Oberfläche des Blattes senkrecht gestellt und müssen als typische Palissadenzellen bezeichnet werden. Weiter gegen das Blattinnere zu fehlt aber in ihrer Stellung jede Beziehung zur Oberfläche des Organs; man könnte sie allenfalls in Bezug auf die untere Blattfläche als parallel gelagert resp. schief orientirt bezeichnen. Von einer Beziehung der Form und Streckungsrichtung der Zellen zum Lichte kann hier demnach keine Rede sein. Da nun Niemand behaupten wird, dass für jene assimilirenden Zellen, welche subepidermal gelagert sind und Palissaden vorstellen, ein anderes Erklärungsprincip zu gelten habe, als für die mehr einwärts gelegenen Nachbarzellen, so bleibt keine andere Annahme übrig, als dass hier

1) Ich wurde auf dasselbe von Heinricher aufmerksam gemacht.

überhaupt bezüglich des ganzen Assimilationssystems eine Beziehung zwischen der Form und Stellung der Zellen und der Richtung des einfallenden Lichtes nicht existirt. Eine befriedigende Erklärung ist hier nur auf Grund des „Princips der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ möglich.

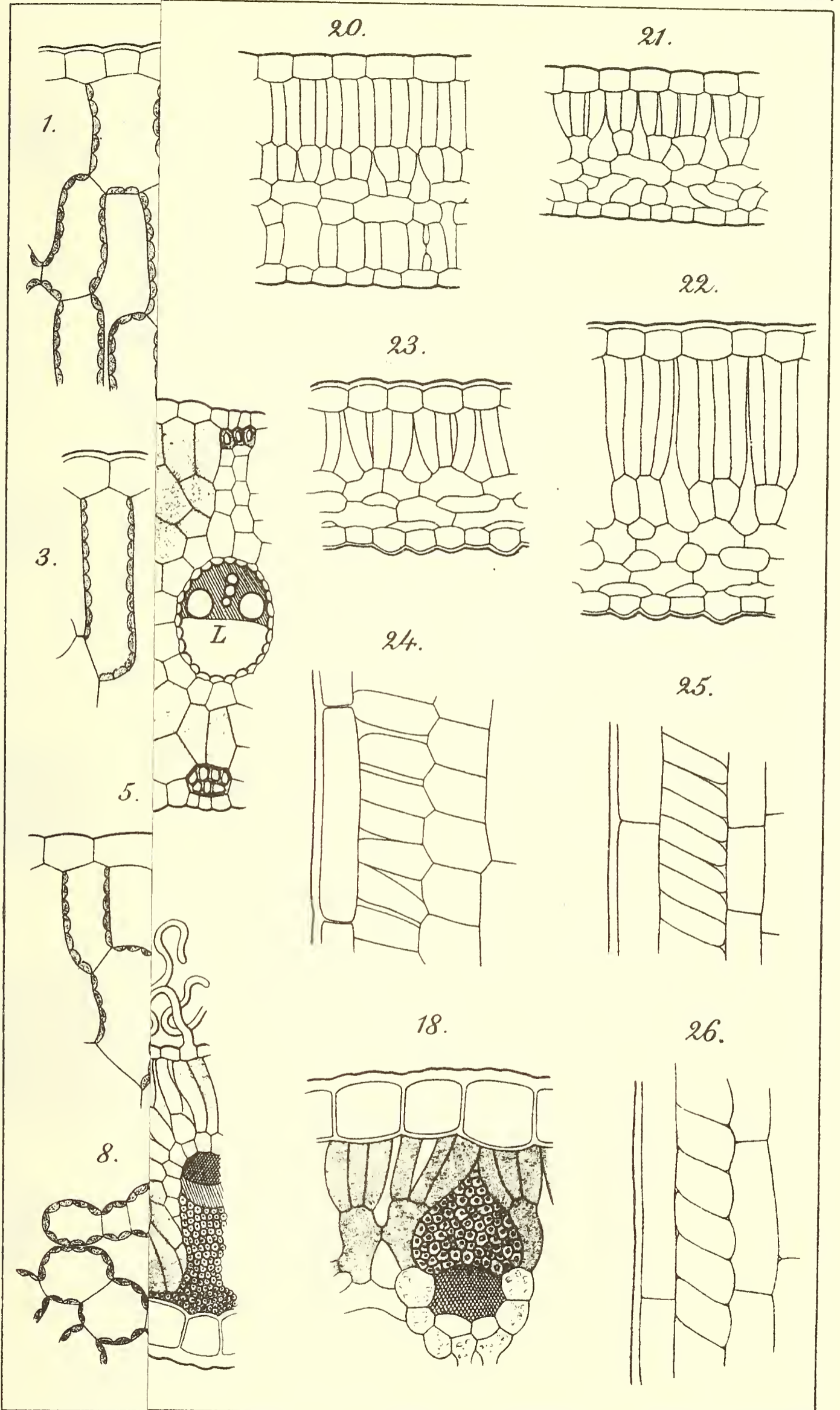
Genau dieselben Erwägungen gelten auch für den etwas abweichenden, in der Hauptsache aber ganz ähnlichen Blattbau von *Alopecurus pratensis*, hinsichtlich dessen ich blos auf die Abbildung (Fig. 16) verweise. —

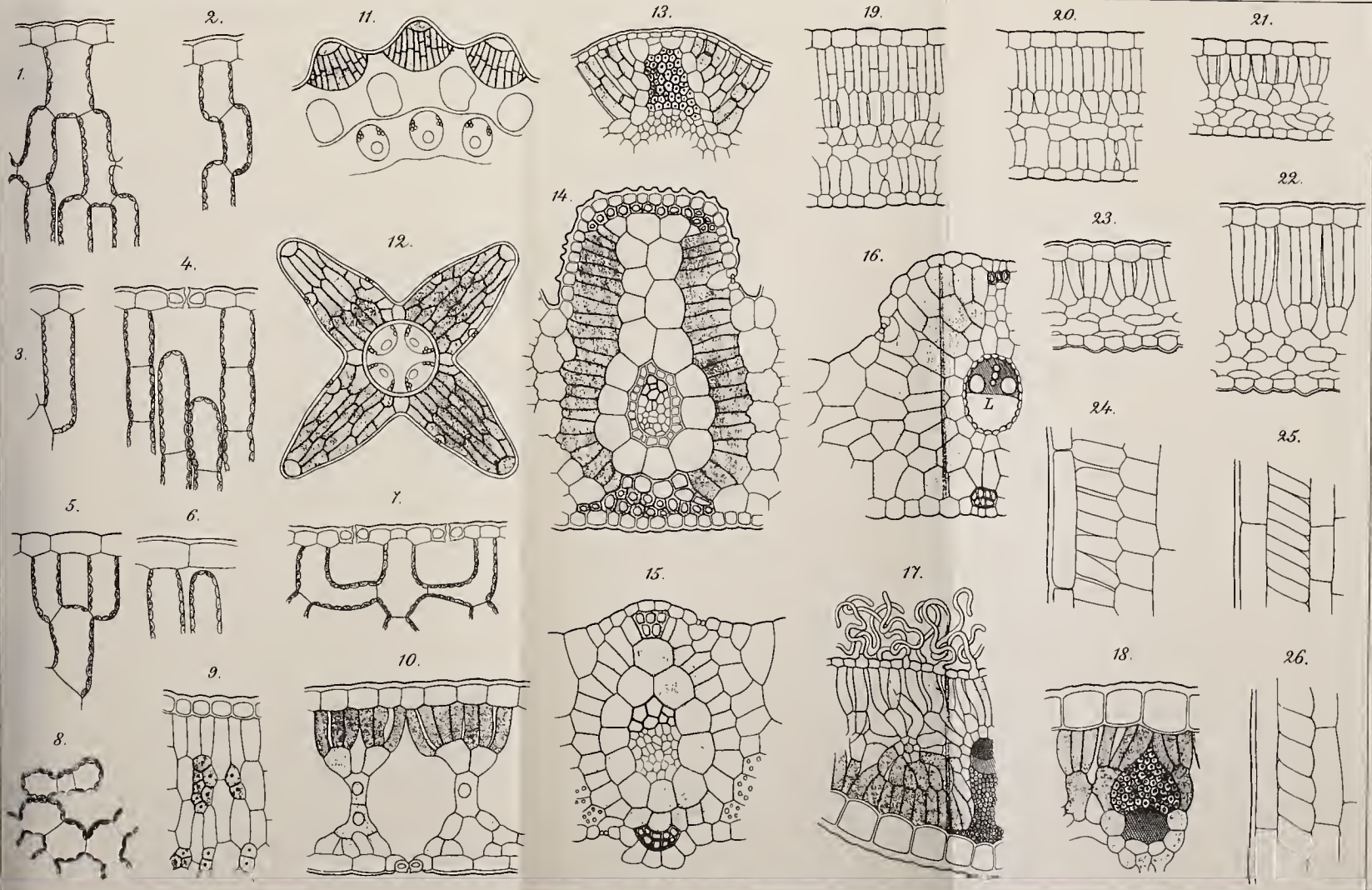
Einen ganz eigenthümlichen Bau besitzen die assimilirenden Stengelorgane von *Equisetum arvense*. Der vertikal stehende Hauptstamm (Fig. 11) zeigt zahlreiche Längsriefen, in welchen zu äusserst ein subepidermaler Baststrang verläuft, worunter dann noch, nach unten zu bogig sich abgrenzend, Palissadengewebe auftritt. So darf man hier wohl das Chlorophyllparenchym noch bezeichnen, obgleich die annähernd radiale Lagerung der gestreckten Zellen sich keineswegs mehr mit der zur Organfläche senkrechten Stellung deckt, wie in assimilirenden Stengeln mit kreisrundem Querschnitt. Wenn demnach schon hier die Anwendung der Stahl'schen Theorie auf unüberwindliche Schwierigkeiten stösst, so macht sich dieser Widerspruch in noch viel schärferer Weise im Bau der Seitenäste geltend, deren Riefen sich meist zu vier über's Kreuz gestellten Flügeln verbreitert haben (Fig. 12). Das Chlorophyllparenchym der Flügel besteht hier gleichfalls aus radial gestreckten Zellen, die aber bei dem eigenthümlichen Umriss des Stengelquerschnittes zur Organoberfläche ungefähr parallel orientirt sind. Man ersieht hieraus auf das deutlichste, dass es hier blos auf die vom Princip der Stoffableitung geforderte radiale Lagerung der gestreckten Assimilationszellen ankommt, nicht aber auf die zur Organfläche senkrechte Stellung derselben.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch das Laubblatt von *Silphium laciniatum* (Unterseite); die Chlorophyllkörner des Palissadengewebes befinden sich theils in der Profil-, theils in der Flächenstellung. Vergr. 300.
- „ 2 und 3. Palissadenzellen aus dem Laubblatte von *Brassica Napus*. Vergr. 200.
- „ 4. Theil eines Querschnittes durch das Laubblatt von *Brassica Napus* (Oberseite); die in die Athemböhle hineinragenden Palissadenzellen besitzen auch oberseits einen Chlorophyllbeleg. Vergr. 200.

- Fig. 5. Palissadenzellen aus dem Laubblatt von *Brassica rapa*. Vergr. 210.
- „ 6. Obere Enden zweier Palissadenzellen aus dem Laubblatt von *Dipsacus ful-
lonum*. Die knapp unter der Epidermis frei endigende Zelle besitzt ober-
seits einen Chlorophyllbeleg. Vergr. 260.
- „ 7. Gekrümmte Palissadenzellen von *Scilla bifolia*. Die Chlorophyllkörner be-
finden sich theils in der Profil-, theils in der Flächenstellung. Vergr. 210.
- „ 8. Palissadenzellen aus dem Laubblatte von *Cirsium pannonicum* im Quer-
schnitt. Bloss die an Intercellularräume grenzenden Wände besitzen einen
Chlorophyllbeleg. Vergr. 270.
- „ 9. Theil eines Querschnittes durch einen Zweig von *Ephedra altissima*. Vergr.
175.
- „ 10. Theil eines Querschnittes durch das Laubblatt von *Thunbergia Harrisii*.
Vergr. 145.
- „ 11. Theil eines Querschnittes durch ein oberes Internodium des Hauptstammes
von *Equisetum arvense*. Vergr. 38.
- „ 12. Theil eines Querschnittes durch einen Seitenzweig von *Equisetum arvense*.
Vergr. 46.
- „ 13. Querschnitt durch das mediane Bastbündel und das daran grenzende Leit-
parenchym und Palissadengewebe der Laubblattunterseite von *Ulex euro-
paeus*.
- „ 14. Querschnitt durch eine Laubblattriefe von *Spartina cynosuroides*. Vergr.
300.
- „ 15. Desgleichen von *Saccharum officinarum*. Vergr. 320.
- „ 16. Desgleichen von *Alopecurus pratensis*. (Das Assimilationssystem der rech-
ten Seite ist weggelassen.) Vergr. 200.
- „ 17 und 18. Theile von Querschnitten aus dem Laubblatt von *Passerina fli-
formis*. Die Haare befinden sich auf der morphologischen Oberseite des
Blattes. Vergr. 160.
- „ 19—21. Querschnitte durch Laubblätter von *Corylus avellana*. Fig. 19. Son-
nenblatt. Fig. 20. Halbschattenblatt (vgl. den Text). Fig. 21. Schatten-
blatt. Vergr. 210.
- „ 22 und 23. Querschnitte durch Laubblätter von *Acer pseudoplatanus*. Fig. 22.
Sonnenblatt. Fig. 23. Schattenblatt. Vergr. 210.
- „ 24. Radialer Längsschnitt durch ein junges Laubblatt von *Scilla bifolia*, 2 cm
unter der Erdoberfläche. Palissaden bereits entwickelt und schiefgestellt.
Vergr. 220.
- „ 25. Desgleichen von *Ornithogalum byzantinum*, 1,5 cm unter der Erdoberfläche.
Vergr. 170.
- „ 26. Desgleichen von *Ornithogalum nutans*, 3 cm unter der Erdoberfläche. Vergr.
220.
-





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [4](#)

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

Artikel/Article: [Ueber das Assimilationssystem 206-236](#)