

ernnd in unmittelbarer Nähe der Wurzeln und zwischen ihnen Knospen zu treiben. Diese müssen immer wieder entfernt werden, sonst würden sich schnell neue Axen an apikalen Ende entwickeln. Da nun der Saftstrom ihnen normal zuflösse, erhielte der übrige Teil der Pflanze mit umgekehrter, erschwerter Saftströmung eine schlechtere Versorgung und würde absterben. Auf diese Weise wären dann die normalen Verhältnisse wieder hergestellt. Fig. 2 zeigt die Pflanze im Februar 1923, also in einem Alter von 4 Jahren; der kleine Stammspross ist mit St bezeichnet. Sie soll später einmal gelegentlich anatomisch und histologisch untersucht werden. *Phyllocactus* liefert also auch einen kleinen Beitrag zu VOECHTINGs (6) Versuchen, welche die Ummöglichkeit einer Umkehr der Polarität beweisen.

Diese Erörterungen haben eigentlich nur Probleme aufgeworfen, ihre Lösung ist mir, wie erwähnt, versagt geblieben, doch werden sie vielleicht Anregung geben, ähnliche Versuche anderen Ortes unter günstigeren Bedingungen aufzunehmen.

An dem zuletzt beschriebenen *Phyllocactus* zeigten sich im Laufe des März u. April 1923 vier Blütenknospen, die Pflanze wird also in diesem Jahre zum ersten mal und zwar verhältnismässig reichlich blühen.

#### LITERATURNACHWEIS.

(1) VOECHTING, Organbildung im Pflanzenreich, 1878. - (2) VOECHTING, Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen, in Pringsh. Jahrb. XXVI, 1894. - (3) VOECHTING l.c. 1878, p. 221. - (4) VOECHTING, l.c. 1878, p. 220. - (5) SCHUMANN in Engl.-Prantl, Nat. Pflanzenfam. III, 6a, p. 179. - (6) VOECHTING (1) und Unters. zur experiment. Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers II. - Weitere Literatur: GOEBEL, 1889, Pflanzenbiologische Schilderungen. - GOEBEL, 1895, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderen Pflanzen, in Flora LXXX. - GOEBEL, Organographie der Pflanzen I. - JOST, 1913, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

## Ueber das Assimilationsgewebe der Monokotylen und seine Verwendung in der Frage ihres systematischen Anschlusses.

Von WILLY ZINKE (Halle).

### I. KURZE CHARAKTERISTIK DER MONOKOTYLEN.

Die Monokotylen sind im allgemeinen eine wohl charakterisierte Pflanzengruppe. Die Einkeimblättrigkeit, die geschlossenen Leitbündel im Stamm, die ein typisches Dickenwachstum unmöglich machen, der tatsächlich vorhandene dreigliedrige Blütenbau oder der darauf zurückführbare sind die Hauptmerkmale, die diese Gruppe kennzeichnen. Indessen zeigen die Monokotylen andererseits keine Gleichförmigkeit, sondern treten uns als eine sehr verschieden gestaltete und wandlungsfähige Pflanzenabteilung entgegen. Rein äusserlich fallen auf der Formenreichtum in den unterirdischen Stammbildungen, im Blütenbau und in der Gestalt der Blätter. Die Laubblätter zeigen alle Formen, wie wir sie bei den Dikotylen finden, aber ausserdem in ausgeprägteste Weise die linealische und schwertförmige Form, die in reinsten Weise die Parallelnervigkeit aufweisen, welche wir in weniger typischer Form bei vielen andern Blattgestalten der Monokotylen antreffen. Unter den Dikotylen bilden die monokotylen-ähnlichen Eryngien ein linealisches, parallelnerviges Blatt aus. Bei den Monokotylen finden wir in einzelnen Familien netznervige Blätter, wie sie für die Dikotylen charakteristisch sind; indessen treten diese Formen an Zahl und Verbreitung zurück.

Es liegt der Gedanke nahe, dass bei dem Formenreichtum der Monokotylenblätter und bei der Mannigfaltigkeit in der Anordnung und im Verlauf der Blattnerven auch der Bau des Mesophylls recht verschieden ist. Schon lange ist bekannt, dass bei manchen Monokotylenblättern das Palissadenparenchym fehlt, das für den dikotylen Blattbau charakteristisch ist. Da es in der Literatur meines Wissens noch keine Übersicht gibt, die besonders den Bau des spezifischen Assimilationsparenchyms bei den Monokotylen berücksichtigt und andererseits eine solche Zusammenstellung vielleicht für die Lösung des Problems des homogenen Blattbaus vieler Monokotylen von gewissem Nutzen sein könnte, will ich zuerst einen Überblick der diesbezüglichen Verhältnisse bei den einzelnen Familien geben und zwar in der Anordnung, wie sie bei ENGLER-GILG, "Syllabus der Pflanzenfamilien", 8. Auflage 1919, verzeichnet ist. Danach soll untersucht werden, ob die Formen der Zellen des Assimilationsparenchyms phylogenetische Erörterungen zulassen und im besonderen in der Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen als Richtlinien dienen können.

Obwohl Angaben über Blattbau sehr zahlreich in der Literatur vorhanden sind, so sind sie für unsere Zwecke häufig zu ungenau. Ausserdem sind die Ansichten der Autoren darüber, ob Zellen als Palissadenzellen aufzufassen sind oder nicht, verschieden, sodass es nötig war, oft Blattsschnitte anzufertigen, auch da, wo Literaturangaben vorhanden waren.

## II. ÜBERSICHT ÜBER DEN MESOPHYLLBAU DER MONOKOTYLEN IN DEN EINZELNEN REIHEN.

### 1. Reihe Pandanales.

Familien: Typhaceae, Pandanaceae, Sparganiaceae.

Über die Form der Assimilationszellen der *Pandanales* ist in der Literatur wenig angegeben. MEYEN bringt eine Abbildung eines Querschnittes von *Pandanus odoratissimus*, VAN TIEGHEM von *P. javanicus hort.* (*P. tectorius Sol.*). Ich untersuchte *P. graminifolius*, *P. Baptisti*, *P. Sanderae*, *Typha angustifolia*., *T. latifolia*., und *Sparganium ramosum Huds.* WARBURG (86) gibt mir an, dass die Blätter der *Pandanus*-Arten unter der Epidermis oft ein 1 - 2-schichtiges Hypoderm besitzen, das bei den *Freycinetia*-Arten besonders stark entwickelt ist und dass das Assimilationsgewebe durch Hypoderm und Sklerenchymfaserstränge auf ganz bestimmte Gebiete eingeeengt wird. GRAEBNER (31) erwähnt bei den *Typhaceae* und *Sparganiaceae* die unmittelbar unter der Epidermis der Oberseite und Unterseite angelagerten Bastfasern und die ziemlich dünne Parenchymschicht aus chlorophyllhaltigen Zellen. Nach den Abbildungen VAN TIEGHEMS und MEYENS scheinen die Zellen der ersten Assimilationsreihe unter der Epidermis der Oberseite von rundlicher, teilweise sogar quer gestreckter Gestalt zu sein, und alle übrigen Mesophyllzellen sind ähnlich gebaut.

Ich fand bei *P. graminifolius* rundliche, aber doch etwas gegen die Blatt-Oberfläche hin gestreckte Zellen, die aber nicht die Bezeichnung Palissadenzellen verdienen. Der Chlorophyllgehalt nimmt von aussen nach innen zu allmählig ab, eine Differenzierung in Palissaden- und Schwammgewebe ist ganz schwach angebahnt. Deutliches Palissadengewebe zeigen *P. Baptisti*, *P. Veitchii*, *P. Sanderae*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia* und *Sparganium ramosum*. Es sind meist 2 - 3 Schichten von Palissadenzellen vorhanden, die oft reiskornförmige Gestalt besitzen und dicht gelagert sind.

### 2. Reihe Helobias.

Familien: Potamogetonaceae, Najadaceae, Aponogetonaceae, Scheuchzeriaceae (Juncaginaceae), Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae.

In dieser Reihe kommen untergetauchte Blätter, Schwimm- und Luftblätter vor. Die submersen Blätter von *Potamogeton*-Arten (*Zostera*, *Posidonia*, *Potamogeton*-Arten, *Cymodocea*, *Zanithellia*, 7, 19), von *Najas*, *Alisma* und *Hydrocharis*-Arten (*Elodea*, *Logarosiphon*, *Valissneria*, *Blyxa*, *Enalus*, *Thalassia*, *Ottelia*, *Boottia kunensts*, *B. Aschersontana*) und zeigen mehr oder weniger ähnlichen einfachen Bau

(16, 69, 71, 79). Die Mesophyllzellen sind gleichartig gestaltet; im Querschnitt erscheinen sie rundlich oder polygonal, im Längsschnitt meist in der Richtung der Längsausdehnung des Blattes gestreckt. Die Epidermiszellen führen meist Chlorophyll, und die Zellen der folgenden Zellschicht weisen nirgends eine palissadenartige Streckung auf. Sobald Schwimmblätter ausgebildet werden (*Potamogeton natans*, *Aponogeton distachyus*, *Alisma natans*, *Hydrocleis*, *Hydrocharis*, *Limnium*, *Hydromystria*) treten ein bis mehrere subepidermale Schichten von Palissadenzellen auf, die aber nicht die hohe Ausbildung erreichen - Längsstreckung und Dichte der Anordnung - wie sie z.B. *Nymphaea alba* und *Nelumbium luteum* unter den Dikotylen zeigen. *Hydrocleis nymphoides* zumal hat neben vertikal gestreckten auch rundliche bis quer gestreckte Zellen in der ersten Assimilationsschicht. Was nun die Luftblätter anbetrifft, die bei den vier oben zuletzt angeführten Familien der *Helobiales* vorkommen, so finden wir bei diesen verschiedene Formen von subepidermalen Assimilationszellen. Gut ausgebildete Palissadenzellen haben die *Juncaginaceae* (*Triglochin palustre*), manche *Butomaceae* (*Limnocharis emarginata*), *Alismataceae* (*Alisma Plantago*, *Sagittaria montevidensis*) und *Hydrocharitaceae* (*Limnium*, *Hydromystria*). Armpalissaden, H- und U-förmige, fand ich bei den *Alismataceae* *Sagittaria sagittifolia* und *Echinodorus subalata*. Der Blattbau von dem dreikantigen Blatte von *Butomus umbellatus* macht den Eindruck, als ob hier die Tendenz zur Ausbildung von Palissadenzellen vorliege. Es besteht weder in Gestalt noch Anordnung der Zellen ein festes Prinzip. Der aus dem Wasser ragende Teil des linealischen Blattes von *Stratiodes aloides* zeigt im Gegensatz zu dem untergetauchten die palissadenartige Streckung der mit Chlorophyll ausgestatteten Epidermiszellen nicht. Die subepidermalen Assimilationszellen sind kugelförmig bis polyedrisch und nur im Luftteil des Blattes ab und zu eiförmig und dann senkrecht zur Blattfläche gestellt.

### 3. Reihe. Triuridales. - Familie: Triuridaceae.

Die *Triuridaceae* sind Saprophyten mit Mykorrhizabildung und Schuppenblättern, denen Chlorophyll ebenso wie Spaltöffnungen fehlen. Ein Assimilationsgewebe ist also bei ihnen nicht vorhanden.

### 4. Reihe. Glumiflorae. Familien: Gramineae, Cyperaceae.

Bei den Gramineen treten im allgemeinen zwei Typen von Anordnung des Assimilationsparenchyms in den Spreiten auf. Der erste Typus ist dadurch charakterisiert, dass der Raum zwischen den stets einschichtigen Epidermen der Gramineenblätter überwiegend aus undifferenziertem Chlorophyllparenchym besteht, in das in bestimmten Abständen Gefäßbündel eingelagert sind. Das Festigungsgewebe, das bei Grasblättern eine wichtige und sehr hervortretende Rolle spielt, tritt bei diesem Typus zurück. Was die Gestalt der chlorophyllführenden Zellen anbetrifft, so besteht das grüne Gewebe fast immer aus isodiametrischen Zellen und zeigt meist kaum eine Ausbildung der Zellen der ersten Schicht unter der Epidermis der Oberseite zu Palissadenzellen. Diesen Typus zeigen Arten von *Avena*, *Festuca*, *Hordeum*, *Triticum*, *Lolium*, *Holcus*, *Bromus*, *Milium*, *Molinia*, *Secale*, *Brachypodium*, *Melica*, *Calamagrostis*, *Alopecurus*, *Phragmites*, *Agropyrum*, *Phleum*, *Antoxanthum*, *Agrostis*, *Hierochloa*, *Phalaris*, *Apera*, *Briza*, *Cynosurus*, *Ventenata*, *Aira*, *Elymus*, *Lepturus*, *Koeleria*, *Glyceria*, *Poa*, *Sesleria*, *Sclerochloa*. BREYMANN (15) fasst diese Arten unter dem Begriff "Wiesengräser" zusammen. Er führt nur *Dactylis glomerata* und *Avena pubescens* als Beispiele besonders an für Gräser, deren Blätter deutliche Palissadenzellen haben.

Der zweite Typus der Anordnung des Chlorophyllgewebes besteht darin, dass sich die assimilierenden Zellen in Scheiden um die Gefäßbündel anordnen. Diese Zellen sind häufig radial gestreckt und schmal und schwach keilförmig, haben also annähernd die Gestalt von Palissadenzellen, lassen aber die senkrechte Orientierung zur Blatt-Oberfläche vermissen. Als Beispiele solcher Verhältnisse sind nach LOCHAUSS (52) anzuführen *Triodia*-Arten, nach BREYMANN (15) Arten von *Andropogon*,

*Panicum, Setaria, Leersia, Cynodon, Eragrostis, Tragus.* GÜNZEL (34) findet bei seiner Untersuchung der Blattanatomie südwest-afrikanischer Gräser den zweiten Typus am häufigsten, besonders gut ausgeprägt bei Paniceen, bei *Andropogon papillosus, Pennisetum oenchröides, Anthephora Hochstetteri, Cynodon Dactylon, Dactyloctenium aegyptiacum, Tragus racemosus, Microchloa setacea*, einigen *Aristida*- und *Eragrostis*-Arten. Manche Bambusen und einige Gräser des ersten Typus besitzen Arm-Palissadenzellen (35).

Bezüglich der zu den Cyperaceen gehörenden Rhynchosporeen führe ich Beobachtungen KAPLANNS (45) an. Bei einem Drittel der untersuchten Rhynchosporeen-Blätter ist das Assimilationsgewebe nicht in Palissaden- und Schwammparenchym geschieden. Überhaupt zeigen die Zellen wenig Neigung, sich senkrecht zur Blatt-Oberfläche zu strecken. Sie sind vielmehr auf dem Querschnitte fast durchweg rundlich bis elliptisch, wenn auch an Grösse sehr verschieden. Ein bis mehrere Schichten typischer Palissadenzellen, manchmal sowohl an der Ober- wie der Unterseite des Blattes, waren ungefähr ebenso häufig zu beobachten. Ausserdem gibt es Übergänge zwischen beiden Formen. Auch die Kranz-Anordnung der Assimilationszellen wie beim Typus 2 der Gräser tritt auf.

Ganz ähnliche Ergebnisse hat RIKLI (64) bei seinen Untersuchungen über die Scirpoideen-Blätter. "Von den mit typischen schlauch- oder knochenförmigen Palissaden ausgezeichneten Arten, wie wir sie z.B. von *Dichronema nervosa* Vahl und *Cyperus fuscus* L. kennen, kommen wir zu Formen, wo der Palissadencharakter verwischt ist" (*Eriophorum*-Arten). "Wir gelangen schliesslich bei *Eriophorum filamentosum* Bklr. zu ovalen, bei *Hypolytrum longifolium* Nees und *H. humile* zu polyedrischen, 5 - 6-seitigen chlorophyllhaltigen Zellen".

Ebenso zeigen die *Carex*-Arten keine durchgehende Einheitlichkeit in den Formen der Assimilationszellen. Nach den Abbildungen MAZELS (53) und nach eigenen Untersuchungen sind polyedrische bis rundliche Zellen in der obersten Assimilationschicht häufig. Andererseits kommen auch palissadenartig gestreckte Zellen vor (51).

#### 5. Reihe. Principes. Familie: Palmae.

Nach den Untersuchungen KOOPS (46) und eigenen über die Anatomie des Palmblattes kann man im allgemeinen 4 Ausbildungsformen des Assimilationsgewebes unter der Epidermis feststellen. Bei *Trachycarpus khasyana* besteht nach KOOP das Mesophyll aus isodiametrischen Zellen, es ist also keine Differenzierung in Schwammparenchym und Palissadengewebe oder palissadenartige Zellen eingetreten. Eine deutlich und typische Form der Palissaden zeigen dagegen, häufig in mehreren Schichten, z.B. *Sabal*-Arten, *Chrysalidocarpus lutescens, Arenga Wightii, Nipa fruticans*. Häufig treten Verhältnisse auf, wie sie z.B. *Borassus flabelliformis* zeigt. Hier besteht das Mesophyll aus plattenförmigen, parallel zum Blattquerschnitt geschichteten Zellen. Sie erscheinen daher am Längsschnitt als gut ausgebildete Palissaden, während im Querschnittsbilde selbst von der beiderseitigen ersten Schicht kaum eine palissadenartige Streckung der Zellen wahrzunehmen ist. Eine vierte Art der Anordnung und des Baus des Chlorophyllgewebes ist da vorhanden, wo ein typisches Palissadengewebe nicht ausgebildet ist, wenn auch viele Zellen der ersten Schichten unter der Epidermis der Blatt-Oberseite im Sinne von Palissadenzellen etwas gestreckt sind. Das übrige Chlorophyllgewebe besteht dann meist aus isodiametrischen Zellen, die zahlreiche Lufträume zwischen sich lassen.

#### 6. Reihe. Synanthae. Familie: Cyclanthaceae.

Nach den Angaben SCHARF's (70), der die Blätter von *Caludovica palmata* und *Sarcinanthus utilis* anatomisch untersuchte, lässt sich bei beiden im Assimilationsgewebe ein Palissaden- und Schwammparenchym unterscheiden. Während aber *Sarcinanthus* deutlich die langgestreckten Palissadenzellen zeigt, sind bei *Caludovica* diese Zellen der Form nach wenig von den Schwammparenchym-Zellen verschieden. Sie sind hier nur kleiner, mit mehr Chlorophyll ausgestattet und nur durch ganz kleine Lufträume voneinander getrennt.

## 7. Reihe Spathiflorae. Familien: Araceae, Lemnaceae.

Über den Blattbau der *Spathiflorae* liegen eingehende Untersuchungen von DALITZSCH (20) vor, ausserdem finden wir Angaben darüber in ENGLERS "Pflanzenreich" bei den diesbezüglichen Unterfamilien (24, 25, 49, 50). Allgemein ist bei den Blättern der Araceen eine Sonderung des Chlorophyllgewebes in Palissadenzellen und Schwammparenchym festzustellen. Die Palissadenzellen treten in 1 - 2, stellenweise auch in 3 und 4 Schichten auf und sind entweder sehr klein oder aber 2 - 4mal so hoch wie breit und lassen nur enge Luftlücken zwischen sich oder schliessen fest aneinander, sind also sehr typisch ausgebildet. Eine besondere Form der Palissadenzelle, die bei *Dieffenbachia Seguine*, *Scindapsus argyrea*, *Caladium Duchartrei*, *Philodendron Warszewiczii*, *Alocasia cuprea* und *Amorphophallus Rivieri* vorkommt, ist die Kegelform (20). Die Palissadenzellen laufen hier stumpf kegelförmig gegen das Schwammparenchym hin aus; dadurch wird die Verbindung der Zellen eine sehr lockere. Nur wenig verbreitet sind Fälle, wo Palissadenzellen nicht vorhanden sind. DALITZSCH schreibt hierüber: "Die Zellen des Chlorophyllparenchyms sind bei manchen Formen garnicht palissadenförmig ausgebildet, sondern erscheinen im Querschnitt des Blattes etwa als Quadrate. Die so beschaffenen Schichten müssen jedoch auch als eine Modifikation des Palissadenparenchyms aufgefasst werden, da sie sich vom Schwammparenchym durch regelmässige Reihenanordnung und festere Verbindung ihrer Zellen unterscheiden". Als Beispiele werden aufgeführt: *Spathiphyllum blandum*, *Anthurium acaule*, *Philodendron longilaminatum* und *Xanthosoma Lindenii*. Abseits stehen im Bau der Blätter *Acorus gramineus* und *Acorus Calamus*. Die Blätter sind hier zentrisch gebaut. Das Chlorophyllgewebe unter den Epidermen besteht bei ihnen aus rundlichen und palissadenartig gestreckten, kurzen Zellen und zeigt im Mittelteil weite Hohlräume.

Die Assimilationsorgane der Lemnaceen bestehen durchweg aus einem homogenen Gewebe, dessen runde Zellen gegen die Oberseite hin oft eiförmige Gestalt besitzen und reichlich Blattgrün führen, während sie nach der Unterseite hin am Chlorophyllgehalt abnehmen und an Grösse zunehmen. Oft führen auch die Epidermiszellen der Oberseite wenig Chlorophyll.

## 8. Reihe. Farinosae.

In der Familie der *Restionaceae* sind nur in Ausnahmefällen (*Anarthria R. Br.*) Laubblätter entwickelt. "Meist sind nur dünne, trockenhäutige Schüppchen oder Blattscheiden vorhanden, welche den allereinfachsten anatomischen Bau zeigen, nämlich ein Chlorophyll-führendes Zellgewebe, dessen einzelne Zellen palissadenartig gestaltet sind" (GILG, 29). Nach ARBER (3) ähnelt der Blattquerschnitt des schwertförmigen Blattes von *Anarthria scabra R. Br.* mit seinen inversen Leitbündeln dem eines *Acacia-Phyllocladus* und weist Palissaden auf.

Für einige *Xyridaceae* gibt POULSEN (60) das Vorhandensein von Palissaden an, für die *Philydraceae Helmholtzia acorifolia* ARBER (3). Nach RUILAND (66) ist der Bau des Assimilationsgewebes der zur Familie der *Eriocaulaceae* gehörenden Pflanzen sehr mannigfaltig. Siehe Abbildung "Pflanzenreich" Heft 13. Neben Blättern mit typischen Palissaden (*Paepalanthus Hilairei Koern.*) kommen solche vor, wo "die Palissadenzellen sehr untypisch, d.h. mit geringem Längendurchmesser, weniger zylindrisch als oblong bis eiförmig (z.B. *Paepalanthus capillaris*, *Letothrix Arechavaletae*, *Eriocaulon*-Arten u.s.w.) nur einschichtig und häufig mit allseitigen Interzellularen. Mitunter lassen sie sich von den Schwammparenchymzellen nur durch ihren reicheren Chlorophyllgehalt unterscheiden". Das Schwammparenchym nimmt meist den grössten Teil der Blattdicke ein und ist sehr lakunös. Nur selten trifft man ein mehrschichtiges Palissadengewebe.

Über Anordnung und Form der Assimilationszellen bei den *Bromeliaceae* geben die Untersuchungen RICHTERS (63) gute Auskunft. Im allgemeinen ist zu sagen, dass in dieser Familie typische Palissadenzellen selten vorkommen. Das Chlorophyllgewebe besteht bei vielen Formen von der ersten Zellschicht unter der Epidermis ab aus isodiametrischen Zellen. Bei wenigen Vertretern sind die Assimilationszellen

sogar quer zur Längsrichtung des Blattes gestreckt, wie das von *Iris*-Arten bekannt ist (*Pothuava Skinneri*, *Lamprococcus Weilbachii*, *Vriesea hieroglyphica*). Da, wo gut ausgebildete Palissadenzellen auftreten, haben sie schlauchförmige Gestalt, sind 2 - 3mal so lang wie breit und bilden eine oder mehrere Schichten des grünen Gewebes. Sie schliessen an das epidermale Wassergewebe an, das in hervorragender Weise bei den Bromeliaceen vorhanden ist.

Von den *Pontederiaceae* untersuchte ich selbst *Eichhornia speciosa*, *Heteranthera reniformis*, *H. zosterifolia* und *H. graminifolia*. Das Luftblatt von *H. reniformis* besitzt zwei Schichten typischer Palissaden, ein Schwammparenchym mit Diaphragmen und grossen Hohlräumen und weist beiderseits Spaltöffnungen auf. Auch bei *Eichhornia* ist das Chlorophyllgewebe scharf in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert. *Heteranthera zosterifolia* zeigt unter der oberen Epidermis zwei Schichten rundlicher Zellen, von denen manche der ersten Schicht wenig senkrecht zur Blattfläche gestreckt sind. Über dem Mittelnerv und in dessen nächster Umgebung geht diese Streckung so weit, dass man diese Zellen als Palissadenzellen bezeichnen kann. Die submerse *H. graminifolia* zeigt die für Wasserblätter charakteristischen rundlichen Assimilationszellen, die manchmal ein wenig quer gestreckt sind.

Nach CARO (18) und GRAVIS (32) sind in der Familie der *Commelinaceae* Palissadenzellen anzutreffen, die viermal so lang wie breit sind und weiterhin alle möglichen Übergänge zu kegelförmigen, ampalissadenartigen, isodiametrischen und quer gestreckten Zellen in der obersten Schicht des Assimilationsgewebes (23).

#### 9. Reihe. Liliiflorae.

Familien: Juncaceae, Stemonaceae, Liliaceae, Haemodoraceae, Amaryllidaceae, Velloziaceae, Taccaceae, Dioscoreaceae, Iridaceae.

Querschnitte der Blätter der *Juncaceae* (36) sind band-, sichelförmig, schwach rinnig oder zylindrisch. Demgemäss ist die Verteilung des Assimilationsparenchyms sehr verschieden. Doch für gewöhnlich liegt es unmittelbar unter der Epidermis u. besteht aus isodiametrischen Zellen, die bei den bandförmigen Blättern höchstens direkt unter der oberen Epidermis eine geringe Streckung senkrecht zur Blattfläche zeigen. Bei den zylindrischen Blättern treten Palissadenzellen auf und zwar besonders in der Gegend der Blattspitze. Nach der Basis zu verschwindet diese Zellform mehr und mehr und geht in die isodiametrische über. Unter den *Luzula*-Arten treffen wir meist Blätter mit rundlichen Assimilationszellen, unter den *Juncus*-Arten solche mit palissadenartigen an.

Die Assimilationszellen der *Liliaceae* (8, 9, 14, 26, 74, 76, 89) sind sehr mannigfaltig gestaltet, insofern als wir rundliche, palissadenförmige, quergestreckte, mit Ausbuchtungen versehene und ampalissadenartige Formen unmittelbar unter der Epidermis der Blatt-Oberseite finden. Oft ist man im Zweifel, ob man eine Zellform noch als palissadenartig bezeichnen darf. Typische Palissadenzellen kommen vor bei *Asphodelus*-Arten, den Phyllocladien von *Asparagus*-Arten, bei den *Scilleae*, bei *Allium*-, *Lomandra*-, *Aletris*-, *Dasypogon*-, *Calectasia*-, *Yucca*-, *Aloe*-Arten. Als *Aloe*-Vertreter führt BERGER (9) in ENGLERs Pflanzenreich Heft 33 an: *Aloe supralaevis* Haw. und *Aloe ciliaris*. Bei xerophilen Liliifloren kommen nach SCHMIDT (74) Palissadenzellen vor, die 5 - 6-mal so lang wie breit sind, andererseits aber auch solche von fast isodiametrischer Gestalt. Wir finden in dieser Familie alle möglichen Übergänge im Bau der Assimilationszellen. Ausserordentlich häufig treffen wir unter den Liliaceen Vertreter, welche die Ausbildung eines Palissadengewebes vermissen lassen. Bei den von R. SCHULZE (76) untersuchten *Herperioideae* war ein Palissadengewebe nicht ausgebildet, und ebenso besteht nach SCHMIDT das grüne Gewebe vieler xerophiler Liliaceen aus isodiametrischen Zellen (*Dracaena*, *Sansevieria*, 74). Meist ist die Gestalt der nicht palissadenartigen Zellen unter der Epidermis der Blatt-Oberseite bei den Liliaceen innerhalb desselben Blattes keine einheitliche. Man findet z.B. bei *Funkia ovata*, *Polygonatum verticillatum*, *Majanthemum bifolium* Zellen, die im Querschnitt rundlich, polygonal oder quer gestreckt erscheinen und oft Einbuchtungen zeigen. Im Flächenschnitt

weisen diese Zellen kurze Arme auf, die nicht in einer bestimmten Richtung zur Blatt-Oberfläche orientiert sind. Vertreter eines mehr rundzelligigen, isodiametrischen Chlorophyllgewebes sind *Hyacinthus*-, *Allium*-Arten, *Beinckia carnea*, *Veratrum nigrum*, *Aloe asperifolia*, *Gasteria maculata*. Mehr quer gestreckt, zuweilen aber auch rundlich, sind die Assimilationszellen der *Tulipeae* (*Erythronium dens-canis*, *Fritillaria*-, *Tulipa* -, *Calochortus*-Arten), *Polygonatum*-Arten, von *Convallaria*-, *Aspidistra*-, *Anthericum*-, *Heimerocallis*-Arten = Diachlorenchym STAHL (81). In der Längsausdehnung des Blattes gestreckte Zellen in der obersten Schicht weisen *Heimerocallis fulva* und *Anthericum comosum* auf (SCHULZE, 76).

Von zwei Haemodoreen, *Haemodorum planifolium* R. Br. und *H. paniculatum* Ldl. . gibt SCHMIDT an, dass sie zu einem Bautyp gehören, bei dem sich an 1 - 2, auch 3 Schichten Palissadenzellen nach innen solche von isodiametrischer Form anschliessen (74).

Die *Amaryllidaceae* (57, 58, 70, 76, 87) weisen Blätter auf, die deutliche Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym erkennen lassen und darin Übergänge bis zu solchen, wo dieser Unterschied nicht wahrnehmbar ist. *Narcissus*-, *Conostylis*-, *Alstroemeria* -, *Agave* -Arten entwickeln Palissadenzellen. Bei den betreffenden Agaven findet man diese Zellen im mittleren Teil und nach der Spitze des fleischigen Blattes zu, während nach der Basis zu isodiametrische Formen auftreten. Ein Assimilationsgewebe von mehr rundlichen Zellen zeigen manche *Alstroemeria*-, *Conostylis*-, dann *Amaryllis*-, *Agapanthus*-, *Conanthera* -, *Hypoxis* -Arten. Bei *Leucojum* und *Galanthus* folgt auf die Epidermis ein Assimilationsgewebe aus chlorophyllreichen Zellen, die in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind.

Die netznervigen Blätter der *Taccaceae* und *Dioscoreaceae* (62) zeigen ein Palissadenparenchym, das zwar im allgemeinen keine hohe Ausbildung erreicht; die Zellen sind kurz, doch auch bis doppelt so lang wie breit. Von *Ataocia cristata* gibt QUEVA an, dass das Chlorophyllparenchym keine Palissadenanordnung zeigt.

In der Familie der *Iridaceae* finden wir neben Vertretern, die gute Palissadenzellen ausbilden, wie besonders *Crocus* und einige *Iris*-Arten, solche, deren oberste Assimilationszellen quer gestreckt und zur Blattfläche parallel gelagert sind (35). Letzteren Fall weisen *Iris*- (35), *Gladiolus*- und *Tritonia*-Arten auf.

#### 10. Reihe. Scitaminales.

Familien: *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Cannaceae*, *Marantaceae*.

Alle vier Familien der Scitaminales haben Palissadenzellen. Bei den *Musaceae* (33, 77) sind sie am höchsten entwickelt und auch in mehreren Schichten vorhanden. Die untersuchten *Cannaceae* zeigten immer Palissaden, während von manchen *Marantaceae* und *Zingiberaceae* auch angegeben wird, dass sie fehlen (z.B. *Calathea varians* von BERTHOLD, 11). - FUTTERER (27) findet im Palissadengewebe der *Zingiberaceae* Stellen, wo schon Zellen dieses Gewebes rundliche Formen annehmen. Das ist wohl auch der Grund, weshalb BARTHELOT bei den *Zingiberaceae* keine Palissadenzellen im Blatt bemerkt haben will.

#### 11. Reihe. Microspermae. Familien: *Burmanniaceae*, *Orchidaceae* (43, 55, 84).

In den schuppenförmigen Blättern der saprophytisch lebenden *Burmanniaceae* ist weder nach der einen noch nach der andern Epidermis hin in Form und Anordnung der Zellen eine palissadenartige Ausbildung zu erkennen (10).

Über den Bau des Assimilationsgewebes der Orchideen gibt MOEBIUS (55) eine eingehende Schilderung. Wiederum herrscht grosse Mannigfaltigkeit in Form und Anordnung der Zellen. Als Beispiele für Differenzierung des Gewebes in Palissaden- und Schwammparenchym sind *Coelogyne*- und *Pleurothallis*-Arten anzuführen. Aber selbst im engsten Verwandtschaftskreise sind Ausnahmen und Übergänge vorhanden. Besonders häufig ist bei den Orchideen das Fehlen von Palissadenzellen zu beobachten. Das Mesophyll vieler "krautiger" Orchideen-Blätter besteht aus rundlichen, mit Ausstülpungen versehenen, auch oft quergestreckten Zellen. Nur quer gestreckte Assimilationszellen sind bei den *Phajinae* und *Lycastinae* zu finden.

Da, wo das ganze Mesophyll aus rundlichen, isodiametrischen Zellen besteht, nehmen diese meist nach der Mitte hin an Grösse zu.

#### Zusammenfassende Übersicht.

Soweit die Befunde über das untersuchte Pflanzenmaterial allgemeine Angaben zulassen, lässt sich folgendes feststellen: Bei fast allen Familien der Monokotylen lassen sich mehr oder weniger zahlreiche Fälle beobachten, wo an Stelle der bei den Dikotylen fast allgemein vorhandenen Palissadenschicht ein Assimilationsgewebe tritt, das aus gleichförmigen, rundlichen oder polyedrischen Zellen, die eine geringe Streckung in der Quer- oder Längsrichtung des Blattes erfahren können, besteht. Am meisten gleichen den Dikotylen im Blattbau bezüglich der Ausbildung eines Palissadengewebes und der Differenzierung des Mesophylls in Palissaden- und Schwammparenchymzellen die *Helobiae*, *Spathiflorae* (*Araceae*), *Musaceae*, *Cannaceae* und *Dioscoreaceae*, wenn man bei den *Helobiae* von den submersen Blättern absieht. Eine Familie, die durchweg durch den Mangel an Palissadenzellen ausgezeichnet wäre, gibt es, mit Ausnahme der saprophytisch lebenden *Trituridales* und *Burmanniaceae* und der untergetaucht lebenden Formen auch bei den Monokotylen nicht. Zu der Gruppe, in die wir diejenigen Familien einreihen wollen, denen eine grosse Variabilität in der Ausbildung der obersten Assimilationsschichten eigen ist, können wir die *Helobiae*, *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Palmae*, *Eriocaulaceae*, *Bromeliaceae*, *Commelinaceae*, *Liliaceae*, *Juncaceae*, *Amaryllidaceae*, *Taccaceae*, *Iridaceae*, *Marantaceae*, *Zingiberaceae* und *Orchidaceae* zählen. Besonders häufig ist das Fehlen der Palissadenzellen festzustellen bei den *Gramineae*, *Bromeliaceae*, *Liliiflorae* und *Orchidaceae*. Die Erscheinung, dass die Zellen der ersten Assimilationsschicht quergestreckt sind und parallel der Blatt-Oberfläche liegen (= Diachlorenchym bei STAILL), zeigen Vertreter der *Bromeliaceae*, *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Orchidaceae* und weniger typisch auch solche der *Commelinaceae*. Die mit Ein- und Ausbuchtungen versehene Assimilationszelle ist noch zu erwähnen, die als Arm-Palissadenzelle nur dann zu bezeichnen ist, wenn ihre Arme eine gewisse Länge erreichen und senkrecht zur Blattfläche orientiert sind. Zellen, die im Querschnitt Armpalissaden vortäuschen, die aber ihre meist kurzen Arme bei genauer Betrachtung regellos nach allen Richtungen ausstrecken, verdienen diesen Namen nicht. Wir finden Armpalissaden bei manchen *Alismataceae* und *Glumiflorae*. Die Zellen mit den unregelmässig ausgestreckten Armen oder kurzen Ausstülpungen wurden bei *Alismataceae*, *Liliiflorae*, *Orchidaceae* und *Commelinaceae* in der ersten subepidermalen Schicht des Chlorophyllgewebes beobachtet.

#### PHYLOGENETISCHE ERÖRTERUNGEN.

Nach dieser Übersicht über das Assimilationsgewebe der Monokotylen komme ich auf die Reihe der *Helobiae* zurück. Angeregt durch eine Arbeit SUESSENGUTHs (83) über die Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen wollte ich untersuchen, ob nicht die Ausbildung der Assimilationsgewebe Schlüsse auf das Verwandtschaftsverhältnis speziell zwischen *Helobiae* und *Polycarpiceae* zu ziehen gestattet und weiterhin wollte ich sehen, ob im Mesophyllbau der *Helobiae*-Vertreter Anhaltspunkte gegeben seien, die ein Licht auf die Ursache des häufigen Fehlens von Palissadenzellen bei den Monokotylen werfen könnten.

Nach SUESSENGUTH sind bisher bei phylogenetischen Erörterungen bezüglich Dikotylen - Monokotylen berücksichtigt worden: die Mikrosporenentwicklung, Entwicklung und Bau der Embryosäcke und Samenanlagen, die Endospermabildung, die Embryonen, der Blütenbau, Gefässbündelbau und -Anordnung, Bündelverlauf, Beiknospen, Bau der Wurzeln, Protoplasmareaktion (Sero-Diagnostik). Über eine Verwendung des Baues der Assimilationszellen in dem angegebenen Sinne macht SUESSENGUTH keine Angaben, und ich habe solche auch in der Literatur nicht gefunden. Es lag der Gedanke nahe, zu diesem Punkte gemeinsame Merkmale der Monokotylen - Dikotylen in den Familien der *Ranales* und *Helobiae* zu suchen.

Ausscheiden müssen wir bei unsern Erörterungen vorläufig die Pflanzen mit

untergetaucht lebenden Blättern, da bei ihnen das Wasser einen gewaltig gleichmachenden Einfluss nicht nur auf die äussere Gestalt der Blätter, sondern auch auf den Bau der chlorophyllführenden Zellen ausgeübt hat, sodass wir sowohl bei submersen Dikotylen (*Lobeliaceae*, *Plantaginaceae*, *Ranunculaceae*) als auch bei Monokotylen (*Helobiae*, *Lemnaceae* u. a.) in Blattquerschnitten jene Bilder erhalten, die nur rundliche oder polygonal-isodiametrische Zellen aufweisen, an denen eine palissadenartige Streckung und damit eine Differenzierung in Palissaden- u. Schwammparenchym nicht wahrzunehmen ist. Meist lassen die linealischen Blattformen sowohl der submersen Dikotylen wie Monokotylen schon einen homogenen Blattbau vermuten, aber auch Dikotylen mit breiter Spreite, wie z. B. *Nuphar luteum* unterliegen dem gleichmachenden Einfluss des Wassers. Während die Luft- und Schwimmblätter von *Nuphar luteum* typische Palissaden zeigen, lassen diejenigen Blätter, die die Wasseroberfläche nicht erreichen, jede Streckung der Assimilationszellen senkrecht zur Blatt-Oberfläche vermissen. Die Einwirkung des Wassers ist so tiefgreifend, dass dadurch etwa vorhandene Stammesunterschiede verwischt werden.

Wir betrachten deshalb nur die Luftblätter, die sowohl morphologisch als auch anatomisch recht verschieden gebaut sind, und deren Verschiedenheiten im ganzen nicht ohne weiteres durch äussere Einflüsse wie durch Einwirkung von Licht, Trockenheit, Feuchtigkeit, Temperatur, Ernährungsfaktoren erklärt werden können, so dass wir annehmen müssen, dass hier ererbte Formen und Tendenzen weitergeführt werden. Trifft man diese Annahme zu für die Form der Assimilationszellen bei denjenigen Familien der Mono- und Dikotylen, die man als verwandtschaftlich nahe stehend ansieht?

Als Formen, die den hypothetischen Vorfahren der Monokotylen am nächsten kommen sollen, wurden Vertreter der *Nymphaeaceae*, *Helobiae*, *Liliiflorae*, *Berberidaceae*, *Ranunculaceae* genannt (83). Aufgrund der Entwicklung und des Baues des Embryosacks kommt z. B. NITZSCHKE (83) zu dem Schluss, dass die *Nymphaeaceae* den *Duromaceae*, die *Alismataceae* den *Ranunculaceae* nahe stehen. Die zerstreute Anordnung der Leitbündel, die für die Monokotylen so charakteristisch ist, tritt bei *Nymphaeaceae* auf, undeutliche Bündelkreise sind bei *Ranunculaceae* (*Actaea*, *Cimicifuga*, *Thalictrum*, *Anemone japonica*) und *Berberidaceae* (*Podophyllum*) zu beobachten.

Wenn wir nun zunächst die Ausbildung des Chlorophyllgewebes der *Helobiae* ins Auge fassen, so finden wir bei *Alisma*, *Plantago*, *Sagittaria montevidensis*, *Limncharis emarginata*, *Triglochin palustre*, *Hydrocharis morsus-ranae* u. a. ein mehr oder weniger lockeres Palissadengewebe ausgebildet. Die einzelnen Zellen sind 2 - 3mal so lang wie breit und nur bei dem Schwimmblatt von *Hydrocharis morsus-ranae* wechseln Palissadenzellen mit solchen Zellen in der ersten Assimilationschicht ab, die fast isodiametrisch gestaltet sind. Mit Ausnahme von *Triglochin*, das durchschnittlich drei Lagen Palissadenzellen aufweist, besitzen die Blätter der angeführten *Helobiae* nur eine Lage. Die übrigen chlorophyllhaltigen Zellen sind unregelmässig in Form, mit Ausstülpungen versehen, sodass sie ein typisches Schwammparenchym bilden. Verhältnismässig einfach d. h. rundlich und ohne Verzweigungen sind diese Zellen bei *Hydrocharis* und *Triglochin*. Alle diese Blätter zeichnen sich mit Ausnahme desjenigen von *Triglochin* durch eine wohl entwickelte Spreite aus. *Triglochin* ähnelt im anatomischen Bau ganz *Asphodelus luteus*, der auch der äusseren Form nach ein ganz ähnliches dreikantiges Blatt besitzt. *Sagittaria sagittifolia* mit wohl entwickelter Blattspreite führt in der ersten Assimilationschicht Armpalissadenzellen, zwischen denen ab und zu schlauchförmige Palissadenzellen liegen; alle Zellen und Zell-Arme sind deutlich senkrecht zur Blatt-Oberseite gerichtet. Auch bei *Sagittaria montevidensis* sind, aber seltener, Armpalissaden zu beobachten. Die weiteren Zellen von *Sagittaria sagittifolia* bilden ein typisches Schwammparenchym. Wenn wir die Zellformen der Spreitenblätter der *Helobiae* mit denen von *Nymphaea alba* und *Nelumbium luteum* vergleichen, - in beiden Fällen wurden Luftblätter untersucht -, so zeigen die letzteren ein verhältnismässig vollkommener ausgebildetes Palissadengewebe. *Nymphaea* hat 3 - 4 Schichten Palissadenzellen, während *Nelumbium* eine sehr typische Lage aufweist, insofern, als die einzelnen Zellen 4 - 5mal so lang wie breit sind und eng aneinander schliessen. WOLLENWEBER (88) gibt von den Schwimmblättern von *Cabomba caroli-*

*nitens* und *Cabomba aquatica* an, dass auf die Epidermis-Zellen eine aus weitlumigen Zellen, die durch seitliche kleine Auswüchse miteinander in Verbindung stehen, zusammengesetzte Palissadenschicht folgt. Grosse Ähnlichkeit im Bau des Mesophylls besteht zwischen *Ranunculaceae* und *Helobias*. *Ranunculus bulbosus* stimmt mit *Alisma Plantago*, *Limnorcharis emarginata*, *Sagittaria montevidensis* überein. Das Vorkommen von Armpalissaden, wie wir sie bei *Sagittaria sagittifolia* finden, ist für die *Ranunculaceae* typisch. GOFFART (30) führt *Adonis autumnalis*, *Gratiella Nigellastrum*, *Nigella damascena*, *Anemone nemorosa*, *A. coronaria*, *A. hortensis*, *A. spennina*, *A. sylvestris*, *Trollius europaeus*, *Caltha palustris*, *Paeonia officinalis*, *Clematis flammula* dafür an. Auch bei den *Mentispermaceae* (47, 21) wurden von KRAFFT in den dünnen Blättern von *Disciphantia lobata* ähnliche Verhältnisse festgestellt. Er schreibt: "Diese in Brasilien heimische Art besitzt nur einschichtiges, sehr kurz- und weitgliedriges Palissadengewebe auf der Blattoberseite, dessen Zellen entweder die Form eines nach oben schwach geöffneten U haben oder eine von der Oberseite her verlaufende und senkrecht zur Blattfläche gerichtete Doppelmondlamelle aufweisen, welche durch Einstülpung der Zellwand der Palissadenzelle in das Zellumen entstanden ist und die obere Hälfte der Palissadenzellen in zwei Arme teilt". Zellen, die ganz kurze Arme nach allen Richtungen hin besitzen, treten in der ersten Assimilationsschicht bei der *Alismataceae* *Echinodorus subalata* auf; die Zellen nehmen hier mehr oder weniger den Charakter von Schwammparenchymzellen an. Auf dem Querschnitt werden die nach dem Betrachter zu gerichteten Arme häufig getroffen und sind dann als Kreise auf der Zelle sichtbar. Der Flächenschnitt zeigt Formen mit stark gewellten Wänden. Neben Palissaden-, Arm-Palissaden- und Arm-Stumpfzellen finden wir bei den *Helobias* in der ersten Assimilationsschicht auch Zellen, die in rundliche und polyedrische Gestalt besitzen. Freilich so typisch homogenes Gewebe, wie es bei manchen Liliaceen, Bromeliaceen, Orchidaceen u. a. anzutreffen ist, habe ich bei keinem der untersuchten Vertreter der *Helobias* in ausgesprochenen Luftblättern gefunden. Von den submersen Formen wollten wir absehen, für die ja immer das Fehlen von Palissadenzellen und palissadenartigen Zellen charakteristisch ist. Die Blattquerschnitte von *Hydrocoleis nymphoides*, *Stratiotes aloides*, *Eutomus umbellatus*, *Hydrocharis morsus-ranae* zeigen einige Ähnlichkeiten insofern, als in der obersten Mesophyllschicht isodiametrische Zellen zu beobachten sind. Andere Zellen dieser Schicht haben eine eiförmige oder auch schwach palissadenartige Gestalt und stehen dann mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht zur Blattfläche. *Hydrocharis morsus-ranae* kommt in seinem Schwimmblatt mit der Mehrzahl der Zellen einer palissadenartigen Streckung am nächsten. Doch sind die Zellen weitlumig und bilden ein wenig typisches Palissadengewebe, wie das nach den Schilderungen WOLLENWEBERS (88) auch bei den angeführten *Cabomba*-Arten der Fall zu sein scheint. Jedenfalls ist die Differenzierung des Chlorophyllgewebes z. B. bei *Nymphaea* oder *Trapa natans* eine viel intensivere als bei Monokotylen-Schwimmblättern. Bei *Eutomus umbellatus* erinnern die Zellen, welche die Spaltöffnungen umgeben, an Palissadenzellen. Dort, wo Sklerenchymstränge unter der Epidermis verlaufen, schwindet der Palissadencharakter der Zellen. Der Blattquerschnitt von *Stratiotes aloides* wurde vom mittleren Teile des aus dem Wasser ragenden Stückes des zum grössten Teil untergetauchten Blattes angefertigt. Die Epidermiszellen bei dieser Pflanze führen an der nach innen zu gelegenen Wand Chlorophyll und geben im Querschnitt isodiametrische Bilder. Im Gegensatz dazu sind die ebenfalls Blattgrün führenden Epidermiszellen des submersen Blatteiles merkwürdiger Weise etwas palissadenartig gestreckt. Das zwischen den Epidermen des Luftteiles liegende Mesophyll ist weitgehend homogen. Alle zugehörigen Zellen sind kugelig und eiförmig, sind unverzweigt und unterscheiden sich auch im Chlorophyllgehalt nicht viel voneinander.

Suchen wir in den als verwandtschaftlich nahestehend angenommenen Formenkreisen nach ähnlichen Blattbau-Verhältnissen, wie wir sie zuletzt bei Vertretern der *Helobias* schilderten, so treten uns solche im Assimilationsgewebe von *Ranunculus flammula* und *R. lingua* entgegen. Man findet bei diesen das Prinzip der Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym wohl angedeutet, insofern als

die Seitenzellwände sich senkrecht zur Blattfläche strecken; aber die Zellen sind sehr weitlemig, so dass z.B. auf einen gleichen Abschnitt bei *Ranunculus Lingua* 16, *R. flammula* 20, dagegen bei *R. bulbosus* 30 Zellen kommen. Der Mesophyllbau ist als ein Übergang vom differenzierten zum homogenen aufzufassen. Besonders hat *R. flammula* in allen Zellschichten viele rundliche, einfache, unverzweigte chlorophyllführende Elemente. Die Blätter der beiden erwähnten *Ranunculus*-Arten haben linealische Form. GOFFART (30) führt als Beispiele für das Nichtvorhandensein von Palissadenzellen an: *Myosurus minimus*, *Hepatica triloba*, *Actaea spicata*, *Cimicifuga foetida*, *Ranunculus gramineus*. Wenn GOFFART von *Ranunculus lingua* sagt, dass die Zellen der ersten Schicht nicht verzweigt seien, so trifft das nicht allgemein zu; denn ich fand auch hier Armpalissaden-artige Zellen. Von den Menispermaceen gibt KRAFFT (47) an, dass man von einem homogenen Blattbau bei keinem ihrer Glieder sprechen kann, "denn überall ist Palissadengewebe, wenn auch mitunter nur ein sehr kurzgliedriges, entwickelt". Was die *Berberidaceae* anbetrifft, so zeigen die Blätter der strauchartigen Vertreter typisch dikotylen Mesophyllbau. Blattquerschnitte der krautigen Formen, wie z.B. von *Podophyllum peltatum* und *Epimedium alpinum* ähneln sehr dem von der Alismatacee *Echinodorus subalata* und auch dem von *Cimicifuga cordata*. Wir haben kurze Armstumpfzellen in der ersten chlorophyllführenden Schicht. Ihre mehr oder weniger stark gewellten und eingebuchteten Wände treten auf dem Flächenschnitt besonders deutlich hervor. Der Palissadencharakter ist geschwunden und der Unterschied zwischen den äusseren und inneren Mesophyllzellen nur noch ganz gering. Aber während diese Zellen bei *Stratiotes* rundlich, einfach und unverzweigt sind, haben wir es hier mit unregelmässigen und verzweigten Formen zu tun.

Der Vergleich der *Helobiae*-Vertreter, die man gewöhnlich an den Anfang der Monokotylen-Reihe stellt, mit Vertretern der *Ranales*, deren Urformen als gemeinschaftlicher Ausgangspunkt des Dikotylen- und Monokotylen-Stammes angesehen werden, zeigt uns, dass sich die *Helobiae* im Bau ihrer Assimilationszellen nicht wesentlich von den *Ranales* unterscheiden. Manche Vertreter der *Helobiae* haben ein Palissadenparenchym, das sich deutlich von einem Schwammgewebe abhebt und zeigen damit typisch dikotylen Mesophyllbau. Die Familie der *Ranunculaceae* ähnelt den *Helobiae* ganz besonders, indem in beiden Familien Palissaden, Arm-Palissaden, Arm-Stumpfzellen, palissadenartige, rundliche und polygonale Zellen vorkommen. In diesen zahlreichen gleichen Ausbildungsformen der Assimilationszellen sehen wir eine Bestätigung der nahen Verwandtschaft beider Familien. Dagegen sind die Anhaltspunkte für die Annahme, dass das Fehlen von Palissadenzellen und der homogene Mesophyllbau in vielen Familien der Monokotylen bereits bei den *Ranales* und *Helobiae* vorgebildet liegt, gering. Nur *Stratiotes* macht die weitgehendste Ausnahme. Aber hier ist zu bedenken, dass seine Blätter bis über die Blattmitte submers sind und unter Wasser entstehen. Das Vorhandensein von dikotylen Mesophyllbau bei manchen *Helobiae* und bei den meisten Gliedern der *Ranales* und weiter die Tatsache, dass das palissadenlose Assimilationsgewebe bei keiner der monokotylen Familien durchgehends auftritt, sondern immer auch Vertreter mit Palissadenzellen vorkommen, und ferner die Tatsache, dass nur einzelne Familien in besonders reichem Masse Pflanzen mit homogenem Mesophyll aufweisen, während in anderen der typisch dikotyle Blattbau überwiegt, lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass die Palissadenzelle bei den Urformen der Monokotylen allgemein vorhanden war und dass die jetzigen Zellformen Um- und Rückbildungen derselben sind. Auf jeden Fall besteht bei den Monokotylen die Tendenz zur Vereinfachung des Mesophyllbaus in sehr viel höherem Masse als bei den Dikotylen. Diese Tendenz steigt nicht in kontinuierlicher Reihe durch die Familien der Monokotylen hindurch, sondern tritt bei den verschiedenen Familien verschieden stark auf und zwar besonders in denen, die durch parallelnervige Blätter ausgezeichnet sind, und dann vor allem wieder bei Blättern, die keine Differenzierung in Spreite, Stiel und Scheide erkennen lassen. Ich erinnere an *Stratiotes aloides*, Gramineen, *Acorus Calamus* als Ausnahme unter den *Araceae*, *Luzula*-Arten, *Liliaceae*, *Iris*-, *Amaryllis*-Arten, Bromeliaceen, Orchidaceen. Im Gegensatz hierzu können wir bei Monokotylenblättern mit deutlich vom Stiel abgesetzter, wohl ausgebildeter Spreite und einer Nervatur, die entweder netzförmig ist oder eine Mittelstufe zwischen netzförmiger und paralleler

darstellt oder fiedernervig wie bei den *Musaceae* ist, ein gut ausgebildetes Palissadengewebe finden. Wir denken an *Alismataceae*, an *Eutomaceae*, die eine Blattspreite besitzen, an *Araceae*, *Pontederiaceae*, an die *Dioscoreaceae* unter den Liliifloren und an die *Scitaminales*. Es besteht eine Korrelation zwischen Blatt-Morphologie und Mesophyllbau. Jedoch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. In den dreikantigen oder im Querschnitt rundlichen, parallelnervigen Blättern von *Juncaginaceae*, *Juncaceae*, *Asphodelus*-Arten, in den röhrligen Blättern der *Allium*-Arten und bei linealischen mancher Liliifloren, der *Sparganiaceae* und *Typhaceae* treten Palissadenzellen auf.

Dass mit Reduktion der Blattspreite Vereinfachung des Mesophyllgewebes verbunden sein kann, beweisen die Verhältnisse bei den *Ranunculaceae*-Blättern. Im allgemeinen besitzen die *Ranunculaceae* Blätter mit breiter, einfacher, handförmig geteilter oder dreizähliger Spreite. Die Blätter von *Ranunculus Lingua*, *R. flammula*, *R. gramineus* dagegen haben mit ihrer linealischen Form ein monokotylen Aussehen. SCHRÖDINGER (75) sucht zu beweisen, dass diese "monakronen" Formen aus den "polakronen" durch Reduktion entstanden sind: "es entstehen als späte Abkömmlinge der polakronen Typen Blätter von ausgesprochen monokotylen Gepräge. Sie sind rein parallelnervig und ihre Scheiden ziehen sich allmählig in eine tiefe, aber kurze Rinne zusammen, die sich rasch wieder breit ausflacht und unmerklich übergeht in eine fast linealische Spreite. Bei so prononcierten Blattgestalten, die ausserdem ganz fremd dastehen unter den übrigen Blättern der Familie, könnte die Vermutung auftauchen, dass sie ökologisch beeinflusst seien. Das dürfte hier wohl nicht zutreffen. Die Arten mit Blättern monokotylen Tracht führen bei *Ranunculus* recht verschiedene Lebensweise. In der *Flammula*-Sippe leben sie ausgesprochen hydrophil, in der *Parnassifolius*-Sippe bewohnen sie sonnige Abhänge (*R. gramineus*) oder hochalpine Regionen (*R. pyrenaeus*)". Diese Auffassung würde die unsere, die in dem Mesophyllbau der fraglichen *Ranunculaceae* eine Rückbildungerscheinung sieht, gut ergänzen. Die gemeinschaftlichen ursprünglichen Stammformen der Mono- und Dikotylen hatten sicherlich Blätter mit wohl ausgebildeter Spreite und mit Palissadenparenchym. Je mehr die Spreite schwindet, umso mehr nimmt das Blatt Stiel-Charakter an und büsst den Palissadencharakter seiner Assimilationszellen ein. Ganz allgemein zeigt das Mesophyll des Blattstiels meist keine oder aber bedeutend geringere Entwicklung von Palissadenzellen als die zugehörige Spreite. Unter den *Helobias* besitzen *Eutomus umbellatus* und *Stratiotes aloides* solche einfachen Blätter mit Blattstiel-Charakter.

Noch bei einer zweiten Gruppe unter den Dikotylen, bei zahlreichen Arten der Gattung *Eryngium* (54, 28) gibt es Blätter von monokotylen Habitus. Die Blätter haben lineale Form, sind parallelnervig und bestehen nur aus Scheide und Spreite. Auch in anatomischen Bau zeigen diese Blätter Verhältnisse, wie wir sie bei monokotylen Blättern finden, indem neben solchen Leitbündeln, die den Holzteil und Siebteil normal gelagert haben, inverse Leitbündel auftreten. So kommt es vor, dass sich zwei übereinander gelagerte Bündel die Holzteile zukehren. MOEBIUS sagt dazu: "Man könnte daran denken, dass die verkehrte Lage des oberen Bündels zur Unterstützung der Ansicht diene, die Blätter als umgebildete Blattstiele aufzufassen, da ja in diesen die Bündel häufig im Kreise liegen und sich folglich ihre Holzteile zuwenden. Aber gerade bei den ganz schmalblättrigen Arten, wie *Eryngium scirpinum*, *E. junceum* u. a., deren Blätter man mit noch grösserem Rechte als Blattstiele betrachten könnte, liegen beide Bündel normal, d. h. beide den Holzteil nach oben wendend. Wir müssen also jene verkehrte Bündellage einfach als eine Eigentümlichkeit der breiteren parallelnervigen Arten betrachten und werden richtiger ihre Blätter als eigentümlich umgestaltete Blattflächen, deren Fiederlappen auf Zähne reduziert sind, auffassen". Wir haben es demnach auch in diesen monokotylen-ähnlichen Blättern der *Eryngium*-Arten mit Blättern zu tun, die reduzierte Spreiten darstellen. Prüfen wir nun aber den Bau des Assimilationsgewebes, so können wir in bezug auf die Ausbildung und Form der Assimilationszellen einen Rückgang von Palissadenzellen auf rundliche oder polyedrische Formen nicht feststellen. In allen von MOEBIUS angegebenen Fällen und auch bei den von mir untersuchten Vertretern aus dem Herbar der Universität Halle trat ein Palissadengewebe auf.

Ausser bei den erwähnten Ranunculaceen ist unter den zahlreichen Familien der Dikotylen nur bei wenigen ein Fehlen der Palissadenzellen oder eine nur geringe Ausbildung derselben festzustellen. Neben vereinzelt Fällen, wo die Ursachen des Palissadenmangels wegen ungenügender Kenntnis der Ökologie der betreffenden Pflanzen im einzelnen unbekannt sind - nach SOLEREDER (80) in den Familien der *Scrophulariaceae* (*Castilleja arvensis*), *Diapensiaceae* (*Shortia galacifolia* und *Galax aphylla*), *Euvaccinium* und *Cyanococcus*, *Saxifrageae* (*Saxifraga caesia*, *Donatia magellanica*), *Polygaleae* (*Mundtia brasiliensis* und *Carpolobia alba*), *Anonaceae* (*Eupomatia Bennettii*), *Violarieae* (*Viola tridentata* und *Viola muscoides*) - finden wir weitgehend undifferenziertes Assimilationsgewebe in den Familien, die ganz oder zum Teil ein Wasserleben führen wie die *Podostemaceae* und *Halorrhagaceae*, ferner bei den Insektivoren (*Droseraceae*, *Sarraceniaceae*, *Lentibulariaceae*, *Nepenthaceae*), bei Parasiten (*Loranthaceae*: *Tupeia pubigera*, *Loranthus europaeus*, einjähriges Blatt von *Viscum*, *Santalaceae*: *Henslowia heterantha*, *H. granulata*, *Myzodendron*-Arten), bei Sukkulente ( *Crassulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Cactaceae*), bei reduzierten Formen (*Thymelaeaceae*: *Drapetes*, Pflänzchen von Moos-Habitus) und nach GÜNTHER SCHMID (73) bei mykotrophen *Pirolaceae* und *Gentianeae*, aber nicht ausnahmslos.

In allen aufgeführten Familien scheint der Mesophyllbau ökologisch bedingt zu sein. Insbesondere hält GÜNTHER SCHMID eine Beziehung zwischen Insektivorie und primitiver Mesophyll-Ausbildung nicht nur bei den *Droseraceae*, sondern auch bei den *Sarraceniaceae*, *Lentibulariaceae* und *Nepenthaceae* für wahrscheinlich (73). Nach ihm zeigen die Insektivoren bei Mangel von Insektennahrung eine geringe Assimilationstätigkeit, "insofern als sie die durch Assimilation gebildete Stärke nur langsam verarbeiten oder ableiten und nur langsam neuen Assimilationsprodukten Raum geben". Er lässt aber die Frage offen, durch welches ernährungsphysiologische Moment im besonderen der primitive Mesophyllbau verursacht wird. Die anatomischen Befunde bezüglich der Einfachheit des Assimilationsgewebes bei Insektivoren kann ich im allgemeinen bestätigen. Jedoch fand ich bei schmalen Blattstiel-Blättern einiger *Nepenthaceae* (*Nepenthes ventricosa*, *N. Outranda*) palissadenzellen. Die untersuchten *Nepenthes* mit breiten Phyllodien zeigten kaum eine Differenzierung im Chlorophyllgewebe. DIELS (22) bringt die Blattbau-Verhältnisse bei *Droseraceae* in Beziehung zu gleichen Befunden bei Wasserpflanzen und sagt: "Mir scheint alles dafür zu sprechen - Fehlen der Primärwurzel, Oberflächenentwicklung des Laubes (ähnlich bei *Podostemonaceae*), Blattform und Blattfolge gewisser ursprünglicher *Drosera*-Arten (*Psychophila*) u.a. -, dass die *Droseraceae* wenigstens grösstenteils aus Wasserpflanzen hervorgegangen seien, und *Aldrovanda* als Zeuge dieses primären Stadiums bis in die Gegenwart fort dauert". HEINRICHER findet im Wurzelbau von *Drosera capensis* ebenso wie in der Gliederung der Kotylen, die in ihrem apikalen, ältesten Teil einen Saugapparat ausbilden, monokotyle Verhältnisse wieder. Es sind also verschiedene Momente, die mit dem primitiven Bau des Assimilationsgewebes der *Droseraceae* in Verbindung gebracht werden können: Insektivorie, Abstammung von Wasserformen und das Vorhandensein monokotyler Züge.

Das allgemein bekannte Auftreten inverser Leitbündel bei Monokotylen-Blättern wird von ARBER als Beweis für die Phyllodiennatur und damit für den Reduktionszustand dieser Blätter angeführt (1, 2, 3, 4, 5). Die Phyllodium-Natur kommt rein äusserlich bei den Blättern am besten zum Ausdruck, die linealisch, schwertförmig, blattstielartig sind und keine verbreiterte Lamina besitzen, bei solchen Blättern, die nach ARBER nur aus "petiole" und "leaf-base" bestehen oder aus "leaf base" allein. Nach der "phyllode theory" war z.B. das Blatt der Ur-Iridaceen (2) gemeinsam mit anderen uranfänglichen Monokotylen von einem Typ, bei dem die Spreite vollständig ausgesondert worden war und nach dem angeblichen "law of loss" konnte die Spreite niemals wieder gewonnen werden, nachdem sie einmal aufgegeben war. Aber nach Ansicht ARBERS ist "sozusagen in diesen Fällen eine Anstrengung vorhanden gewesen, einigen Ersatz für den Verlust der Lamina zu finden, um ein wirksameres Assimilationsorgan zu schaffen als es das typische Blattstielblatt ist". Und zwar ist dieses Problem von den einzelnen Pflanzen verschieden gelöst worden. Alle die so entstandenen Blattstiel-Verbreiterungen werden als Schein-Spreiten in Gegensatz gestellt zu den ursprünglichen Spreiten der Dikotylen. Demnach sind z.B. auch die

Spreiten von *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia* Schein-Lamina, die erst sekundär entstanden sind (1). Wir fanden zwischen diesen *Helobiae* und den *Ranunculaceae* wie aber auch den meisten der anderen Dikotylen im Mesophyllbau keine Unterschiede, können also kein Beweismaterial für die Annahme ARBERs vorbringen. Stellen wir uns aber auf den Standpunkt ARBERs, so bestände die Tatsache, dass die *Helobiae* mit der Wiederausbildung einer Spreite auch die Differenzierung des Mesophylls in Palissaden- und Schwammparenchym verbanden. Einen durchgehenden Zusammenhang zwischen der von ARBER angenommenen "phyllode theory" und dem Bau der Assimilationszellen der Monokotylenblätter könnte ich nicht feststellen. Die Formen der spezifischen Assimilationszellen und der Bau des Mesophylls sind so verschieden, dass sich daraus keine Schlüsse für die Allgemeingiltigkeit einer solchen Theorie ziehen lassen. Immerhin sprechen die relativ häufigen Fälle von undifferenziertem Assimilationsgewebe in morphologisch einfach gebauten Blättern zugunsten einer solchen oder ähnlichen Reduktionstheorie der Monokotylen-Blätter. Nach HENSLOW haben die Wasser- und Erd-Monokotylen einen gemeinsamen Ursprung in Ur-Wasserpflanzen unter den Dikotylen gehabt (41). Das Wasser übte eine vereinfachende Wirkung auf die Bauverhältnisse aller Pflanzenteile aus. "Solche erworbenen Wasser-Merkmale sind erblich geworden in allen Monokotylen, ob sie Wasser- oder Erdbewohner sind".

#### ANHANG.

##### a. Über quer- und längsgestreckte Assimilationszellen.

Selbst innerhalb einer Gattung, wie z.B. *Iris*, deren schwertförmige Blätter von ARBER für die ursprünglichsten in der Familie der *Iridaceae* gehalten werden, aus denen die heutzutage angetroffenen Blattyten entweder als reduziert vom schwertförmigen Typ durch den  $\pm$  vollständigen Verlust der oberen (petiolar) Region oder andererseits als durch Einfaltung und Flügelbildung aus dieser hervorgegangen, angesehen werden, ist die Ausbildung des Assimilationsgewebes nicht einheitlich (2). Von 12 untersuchten Arten des botanischen Gartens zu Halle besaßen 8 ganz gering oder wenig quergestreckte Assimilationszellen, zwischen denen ab und zu in Längsrichtung des Blattes gestreckte vorkommen. *Iris notha* M. B. und *Iris biglumis* zeigten typische Palissaden, doppelt so lang wie breit, und 2 andere weniger gut ausgebildete. Gerade die schmalen Blätter weisen die Palissaden auf. Ökologisch lassen sich diese Verschiedenheiten nicht erklären, denn *Iris germanica* mit ihren rundlichen, quergestreckten Zellen, die im Flächenschnitt fast regelmässig in der Mitte jeder der 4 Seiten eine kleine Einbuchtung zeigen, gedeiht sehr gut auf trockenen Lehmmauern, die der Sonne voll ausgesetzt sind und *Iris pseudacorus*, im Wasser stehend, hat auch quer gestreckte Assimilationszellen, die im Längsschnitt sogar teilweise eine palissadenartige Streckung aufweisen. Dass unter den *Iris*-Arten gerade die schmalblättrigen Palissadenzellen besitzen, während die breitblättrigen gewöhnlich quer gestreckte Zellen haben, legt den Gedanken nahe, dass die Zellformen hier durch spezifische Wachstumserscheinungen der Blätter nicht bedingt sind. Vergleicht man den Flächenschnitt eines jungen Blattes von *Iris germanica*, das ungefähr  $\frac{2}{3}$  so breit wie das ausgewachsene Blatt ist, mit einem solchen von diesem, so sieht man auf dem ersten in überwiegender Zahl die stark in der Längsrichtung des Blattes gestreckten Assimilationszellen der ersten Schicht, während das alte Blatt vorwiegend quer gestreckte Zellen aufweist. Gleichzeitig mit der Verbreiterung der Blattfläche geht die Formveränderung der Assimilationszellen vor sich. Diese nachträgliche Querstreckung der Zellen im *Iris*-Blatt ist möglich, weil die parallele Anordnung der Haupt-Leitbündel ein Ausweichen derselben parallel zur Längsausdehnung des Blattes zulassen. In dem erwähnten jungen *Iris*-Blatt ist die Zahl der Zellen bereits festgelegt, Teilungen finden nicht mehr statt sondern nur noch Grössen- und Formveränderungen und zwar in der Hauptsache eindimensional. Gerade bei breiten parallelnervigen Monokotylen-Blättern tritt die Querstreckung der Assimilationszellen auf z.B. bei *Convallaria majalis*, *Polygonatum verticillatum*,

*Aspidistra*, *Gladiolus Childst.*, *Tulipa*-Arten, *Hemerocallis flava* (dagegen *H. fulva* nicht), *Orchis maculata*, bei den Phyllocladien von *Ruscus hypoglossum* u. a. Als Ursache dieser Formveränderung der Zellen und damit der Ausbildung eines breitflächigen Blattes wird bei vielen dieser Pflanzen das Schattenleben anzusehen sein. Dass aber mit der Parallelnervigkeit bestimmte Wachstumsbahnen vorgezeichnet sind, zeigt ein Vergleich mit den diesbezüglichen Verhältnissen bei Schattenpflanzen mit Netznervatur unter Monokotylen wie Dikotylen. *Arum maculatum* besitzt ein 1 - 2schichtiges Palissadengewebe, *Podophyllum peltatum*, *Melampyrum nemorosum*, *Circaea lutetiana* zeigen unregelmässige, palissadenartige Zellen und keine bevorzugte Streckung in der Flächenansicht. Die Erscheinung der parallel zur Blattoberfläche längsgestreckten Assimilationszellen, wie wir sie bei *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, *Hemerocallis fulva* und *Anthericum comosum* auftreten sehen, verdankt ihr Bestehen dem lang andauernden Längenwachstum der schmalen, linealischen Blätter. Es scheinen also reine Wachstumsvorgänge, die für gewisse Pflanzen charakteristisch sind, verbunden mit den durch die Parallelnervigkeit hervorgerufenen besondern Verhältnissen bestimmend für die Form der Assimilationszellen zu sein.

#### b. Mykorrhiza und Mesophyllbau.

Da nach den Untersuchungen STALLS gerade die Liliifloren, die, wie wir gesehen haben, viele Vertreter eines homogenen Blattbaus aufweisen, durch Mykorrhizenbildung ausgezeichnet sind, so konnte man annehmen, dass in dieser eine Ursache für die Nicht-Ausbildung von Palissadenzellen gegeben sei (82, 17). Die Untersuchungen ergaben sowohl positive wie negative Fälle. Mykorrhiza und Palissadenzellen traf ich an bei *Ornithogalum nutans*, *Narcissus poeticus*, *Muscari*-Arten, *Asphodelus luteus*, *Asparagus officinalis*, bei den Araceen *Arum ternatum*, *a. maculatum*, bei *Canna indica* und auch bei den Dikotylen *Gentiana cruciata*, *G. germanica*, *G. pneumonanthe*. Und andererseits sind die Fälle zahlreich, wo sowohl Mykorrhizenbildung wie Palissadengewebe fehlt: *Iris pseudacorus*, *Funkia ovata*, *Acorus Calamus*, *Carex*- und *Luzula*-Arten. Schon diese wenigen Angaben zeigen, dass ein durchgehender Zusammenhang zwischen Wurzel-Verpilzung und Mesophyllbau nicht besteht.

#### c. Stärke- und Zuckerblätter.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Liliifloren und anderer Monokotyler ist das häufige Vorkommen von Zuckerblättern (13, 56). Selbst unter den günstigsten Vegetationsverhältnissen wird in diesen Blättern keine Stärke oder höchstens in den Schliesszellen der Spaltöffnungen gebildet. Auch hier ergaben meine Untersuchungen, dass die Monokotylen mit Palissadengewebe nicht auf jeden Fall denen ohne ein solches in der Fabrikation von Stärke voraus sind. Ganz gleichgiltig ob die *Allium*- oder *Iris*-Arten Palissaden haben oder nicht, sie erzeugen keine Stärke im Mesophyll und dasselbe ist der Fall bei den andern Liliifloren. Auch die Palissaden besitzenden *Arum*-Arten, *Musaceen* verhalten sich ebenso. Weitere Beispiele sind *Strelitzia Regina*, *Canna chinensis*. Hinwiederum fand ich deutliche Jodreaktion auf Stärke bei *Convallaria majalis*, *Funkia ovata* und *Luzula silvestris*, die sich alle durch ein  $\pm$  homogenes Chlorophyllgewebe auszeichnen. Auch die *Lemnaceae* führen nach HEGELMAIER in ihrem aus nur rundlichen Zellen bestehenden Mesophyll Stärke. Auch eine von mir auf Stärke geprüfte palissadenlose Bromeliacee wies diese in grossen Mengen im Chlorophyllgewebe auf. Die *Helobiae* stimmen in dieser Beziehung wiederum mit den *Ranales* überein. *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma Plantago*, *Stratiot. aloides* wiesen reichlich Stärke im Mesophyll auf, während ich sie bei *Butomus umbellatus* in den Schliesszellen und in der Parenchym Scheide der Hauptbündel fand.

## ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Erscheinung, dass im Assimilationsgewebe der Blätter der Monokotylen Palissaden nicht ausgebildet sind, ist in zahlreichen Fällen ausser bei den Wasserblättern der *Helobiae* und anderer Reihen bei den Luftblättern der Glumifloren, Bromeliaceen, Liliifloren und Orchidaceen besonders häufig zu beobachten.
2. Eine Familie, die durchweg durch den Mangel an Palissaden ausgezeichnet ist, gibt es unter den autotrophen, erdbewohnenden Monokotylen nicht.
3. Die mit Luftblättern ausgestatteten *Helobiae* zeigen meist Dikotylen-Mesophyllbau, indem diese Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym erkennen lassen.
4. Analog anderen gemeinsamen Merkmalen ist bei den *Helobiae* derselbe Formenreichtum der Assimilationszellen zu finden wie bei den *Ranunculaceae*.
5. Die Assimilationszellen der Monokotylen sind keine selbständigen Formeinheiten, sondern stehen zu der Gestalt und dem Bau des Blattes in Korrelation. Das homogene Mesophyll ist meist an flache, parallelnervige Blätter gebunden.
6. Quer- und längsgestreckte Assimilationszellen lassen sich auf Wachstumsrichtungen des Blattes zurückführen, die durch die Parallelnervigkeit bedingt sind.
7. Das häufige Fehlen der Palissaden in parallelnervigen Blättern und die Tatsache, dass in den ebenso gestalteten Wasserblättern derselbe undifferenzierte Mesophyllbau zu finden ist, lassen in Übereinstimmung mit den Theorien HENSLOWS und ARBERS die Annahme zu, dass diese einfachen Verhältnisse durch Reduktion einst morphologisch wohl differenzierter Blätter der Ursprungsformen der Monokotylen unter Einfluss des Wassers entstanden sind und nun beim Landleben noch weiter geführt werden oder aber im Lauf der Zeit durch Anpassungen an dieses verwischt worden sind.
8. Ein Zusammenhang zwischen Mykorrhizenbildung und Assimilationszellbau scheint nicht zu bestehen.
9. Stärke- und Zuckerbildung im Monokotyleblatt stehen in keiner Beziehung zur Ausbildung des Chlorophyllgewebes.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Halle unter Leitung von Herrn Prof. Dr. GEORGE KARSTEN und Herrn Dr. GÜNTHER SCHMID ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, den genannten Herren für die mannigfachen Ratschläge bei der Ausführung der Arbeit meinen herzlichen Dank auszusprechen.

## LITERATURVERZEICHNIS.

1. ARBER, Leaves of the Helobiae, Bot. Gaz. LXXII.1. (1921). - 2. ARBER, The leaf structure of the Iridaceae, considered in relation to the Phyllode Theory, Annals of Bot. XXXV (1921). - 3. ARBER, Leaves of the Farinosae. Bot. Gaz. LXXIV 1. (1922). - 4. ARBER, The phyllode theory of the Monocotyledonous Leaf, Ann. of Bot. XXXII (1918). - 5. Arber, On the nature of the "Blade" in certain Monocotyledonous Leaves, Ann. of Bot. XXXVI (1922). - 6. ARESCHCUG, Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen etc., in ENGLERS Jahrb. II (1882). - 7. ASCHERSON und GRAEBNER, Potamogetonaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 31, 1907. - 8. BAUDECKER, Physiologische Anatomie einiger Liliaceenblätter. Diss. Kiel 1903. - 9. BERGER, Liliaceae-Asphodeloideae-Aloinae, in ENGLERS Pflanzenreich 33, 1903. - 10. BERNARD und ERNST, Äussere und innere Morphologie von *Burmannia tuberosa*. Ann. Jard. Buitenz. 1914, 28. - 12. BÖRGESSEN, Bidrag til kundskaben om arktiske Planters-Bladbyning, in Bot. Tidsskr. XIX, 1895; Ref. JUSTS Jahresber. XXIIIa, 1895. - 13. BOEIM, Über Stärkebildung aus Zucker, Bot. Ztg. 1883, Heft 3. - 14. BONVIER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Asphodeloideae, in Denkschr. Akad. Wien 1915, Vol. 91. - 15. BREYMAN, Der anatomische Bau der Halmblätter der mitteleuropäischen Tieflandgräser. Diss. Göttingen 1912. - 16. BUCHENAU, Bu-

- tomaceae, Alismataceae, Scheuchzeriaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 16, 1903. - 17. BURGEFF, Zusammenleben von höheren Pflanzen und Pilzen, in Handwörterbuch d. Naturwissensch. IX. - 18. CARO, Beiträge zur Anatomie der Commelinaceae. Diss. Heidelberg 1903. - 19. CHRYSLER, The structure and relationship of the Potamogetonaceae and allied Families, in Bot. Gaz. XXXIV, 1907. - 20. DALITZSCH, Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen, in Bot. Zentralbl. XXV, 1886. - 21. DIELS, Menispermaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 46, 1910. - 22. DIELS, Droseraceae, in ENGLERS Pflanzenreich 26, 1906. - 23. EBERHARD, Beiträge zur Anatomie der Commelinaceen. Diss. Göttingen 1900. - 24. ENGLER, Araceae-Pothoideae in ENGLERS Pflanzenreich 21, 1905. - ENGLER und KRAUSE, Araceae-Mosteroideae, in ENGLERS Pflanzenreich 37, 1908. - FUCHSIG, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Liliaceen, in Sitzungsber. Akad. Wien CXX, 1911. - 27. FUTTERER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Zingiberaceen, in Bot. Zentralbl. vol. 68, 1896. - 28. v. GAISBERG, Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien, in Flora 1922. - 29. GILG, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Diss. Berlin 1891. - 30. GOFFART, Recherches sur l'anatomie des feuilles dans les Renonculacées, Arch. Inst. Liège III, 1901. - 31. GRAEBNER, Typhaceae und Sparganiaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 2, 1900. - 32. GRAVIS, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginiana, 1898. - 33. GREVE, Beiträge zur physiologischen Anatomie von Musa Ensete. Diss. Kiel 1909. - 34. GÜNZEL, Blattanatomie südwestafrikanischer Gräser. Diss. Kiel 1912. - 35. HABERLANDT, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, in Pringsheims Jahrb. XIII, 1882. - 36. HASLINGER, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Juncaceen, in Sitzb. Akad. Wien I. Abt. CXXIII, 1914. - 37. HASSACK, Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter, in Bot. Zentralbl. XXVIII, 1896. - 38. HEINRICHER, Über isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen etc. Flora, in Pringsh. Jahrb. XV, 1884. - 39. HEINRICHER, Die grünen Halbschmarotzer, in Pringsh. Jahrb. XXXVII, 1910. - 40. HEINRICHER, Zur Kenntnis von Drosera, Sep.-Abdr. aus der Zeitschr. des Ferdinandeums 3. Folge, 46. Heft, 1902. - 41. HENSLow, The origin of Monocotyledons from Dicotyledons, in Ann. of Bot. XXV, 1911. - 42. HOLM, Studies in Gramineae: IX. The Gramineae of the alpine Region of the Rocky Mountains of Colorado, in Bot. Gaz. 1908. - 43. HUBER, Zur Biologie der Torfmoororchidee Liparis Loeselii, in Sitzungsber. Akad. Wien I. Abt. CXXX, 1921. - 44. JONOW, Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortverhältnissen, in Pringsh. Jahrb. XV, 1884. - 45. KAPLANN, Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporienblätter, in Beih. bot. Zentralbl. 1. Abt. XVIII, 1905. - 46. KOOP, Anatomie des Palmblattes, in Beih. Bot. Zentralbl. 1. Abt. XXII, 1907. - 47. KRAFFT, Systematisch-anatomische Untersuchung der Blattstruktur bei den Menispermaceen. Diss. Erlangen 1907. - 48. KRAUSE und ENGLER, Aponogetonaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 24, 1906. - 49. KRAUSE et ENGLER, Araceae-Philodendroideae-Philodendroae in ENGLERS Pflanzenreich 55, 1912, und 60, 1913. - 50. KRAUSE, Araceae-Callo-ideae, in ENGLERS Pflanzenreich 37, 1908. - 51. LEMCKE, Beitr. z. Kenntnis der Gattung Carex. Diss. Königsberg 1892. - 52. LOHAUSS, Beitr. z. Anatomie der Laubblätter einiger Festuceen-Gruppen. Diss. Königsberg 1905. - 53. MAZEL, Etudes d'anatomie comparée sur les organes de végétation dans le genre Carex. Genève 1891. - 54. MOEBIUS, Unters. über d. Morphologie u. Anatomie der Monokotylen-ähnlichen Eryngien, in Pringsh. Jahrb. XIV, 1884 und XVII, 1886. - 55. MOEBIUS, Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie, in Pringsh. Jahrb. XVIII, 1887. - 56. A. MÜLLER, Die Assimilationsgrösse bei Zucker- und Stärkeblättern, in Pringsh. Jahrb. XL. - MÜLLER, C., Beiträge zur Vergl. Anatomie der Blätter der Gattung Agave. Diss. Göttingen 1909. - 58. NEL, Studien über die Amaryllidaceae-Hypoxideae, in Engl. Jahrb. LI, 1914. - 59. NORDHAUSEN, Über Sonnen- und Schattenblätter in Ber. D. bot. Ges. XXI, 1903. - 60. POULSEN, Anatomiske Studier over Xyris-Slaegtens vegetative Organer, in Kjöbenh. Vedensk. Meddel. 1891. - 61. QUEVA, Contributions à l'anatomie des Monocotylédones, in Beih. Bot. Zentralbl. XXII.2, 1907. - QUEVA, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille, 1894. - 63. RICHTER, Die Bromeliaceen, vergleichend-anatomisch betrach-

tet. Diss. Berlin 1891. - 64. RIKLI, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen, in Pringsh. Jahrb. XXVII, 1897. - 65. RUDOLPH, Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter, in Sitzungsber. Akad. Wien Abt. I, CXX, 1911. - 66. RUHLAND, Eriocaulaceae in ENGLERS Pflanzenreich 13, 1903. - 67. RYWOSCH, Über die Palissadenzellen, in Ber. D. bot. Ges. XXV, 1907. - 68. RYWOSCH, Beiträge zur Anatomie des Chlorophyllgewebes, Zeitschr. f. Bot. 1912. - 69. SAUVAGEAU, Sur les feuilles de quelques Monocotylédonées aquatiques, Ann. Sc. Nat. 7. ser. XIII, 1891. - 70. SCHARF, Beiträge zur Anatomie der Hypoxideen u. einiger verwandter Pflanzen, Bot. Zentralbl. LII, 1892. - 71. SCIENCK, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886. - 72. SCHLICKUM, Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kofyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotyledonen. Diss. Marburg 1895. - 73. SCHMID, G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen, Flora XIV, 1912. - 74. SCHMIDT, Über den Blattbau einiger xerophiler Liliifloren, Bot. Zentralbl. LXVII, 1891. - 75. SCHRÖDINGER, Das Laubblatt der Ranunculaceen, Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien VIII, 1914. - 76. SCHULZE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen etc. in Englers Jahrb. XVII, 1893. - 77. SCHUMANN, Musaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 1, 1900. - 78. SCHUSTER, Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylehblattes, in Ber. D. bot. Ges. XXVIII, 1910. - 79. SOLEREDER, Syst.-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen, in Beih. Bot. Zentralbl. XXX, 1, 1913. - 80. SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. - 81. STAHL, Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. 1883. - 82. STAHL, Der Sinn der Mykorrhizenbildung, in Pringsh. Jahrb. XXXIV, 1900. - 83. SUESSENGUTH, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen, in Beih. bot. Zentralbl. XXXVIII, 2, 1920. - 84. TOMINSKI, Die Anatomie des Orchideenblattes in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Diss. Berlin 1905. - 85. TRUMPKE, Beiträge zur Anatomie der sukkulenten Euphorbiaceen. Diss. Breslau 1914. - 86. WARBURG, Pandanaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 3, 1900. - 87. WIESNER und BAER, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Agave-Blattes, in Sitzungsber. Akad. Wien 1. Abt. CXXLIII 1914. - 88. WOLLENWEBER, Vergleichende Anatomie der Schwimmblätter. Diss. Bonn 1897. - 89. ZWEIGELT, Vergleichende Anatomie der Asparagoideae etc. in Denkschr. Akad. Wien LXXXVIII, 1912.

## Zur Frage der Harzbildung

bei den Umbelliferen-, Compositen- und Araliaceenwurzeln.

Von ADALBERT MOENIKES (Münster).

### I. EINLEITUNG.

Die Theorie TSCHIRCHs von der "resinogenen Schicht", dem "Laboratorium" der Sekretbildung in den Harzkanälen und andern Sekretbehältern, die seit 1893 von ihm und seinen Schülern ausgearbeitet und immer mehr erweitert worden war (Literatur vergl. HANNIG 1922), hatte im allgemeinen in der botanischen Literatur wenig Anerkennung gefunden. Trotzdem waren die mikroskopischen Beobachtungen, die jener Theorie zugrunde lagen, bis zum vergangenen Jahre nur e i n mal einer kurzen Nachprüfung unterzogen worden. SCHWABACH (1899) hatte die Coniferen-Nadeln, eines der auch von TSCHIRCH behandelten Objekte, untersucht, hatte aber keine resinogene Schicht finden können und im Gegensatz zu TSCHIRCH angegeben, Harztröpfchen i n n e r h a l b der Epithelzellen gefunden zu haben. Nachdem TSCHIRCH (1901) die Angaben aufs schärfste bestritten hatte, zeigten in eingehenden Untersuchungen HANNIG (1922) und FRANCK (1923) ebenfalls, dass in den Harzgängen der Nadeln sowie der Rinde und des Holzes der Coniferen einerseits keinerlei Schleimbelag vorkomme, der als resinogene Schicht angesprochen werden könnte,

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Zinke Willi

Artikel/Article: [GOE Ueber das Assimilationsgewebe der Monokotylen und seine Verwendung in der Frage ihres systematischen Anschlusses. 74-91](#)