Von

Leonhard Lindinger.

Mit Tafel VI.

Das Auftreten von Korkhäuten an mehrjährigen Sprossen und Wurzeln ist so allgemein, daß Kork als Normalbestandteil der genannten Pflanzenorgane angesehen werden muß; die Bildung einer Korkhaut an oft langlebigen Blättern gehört zu den Ausnahmefällen, wenn von Wundkork abgesehen wird. Die wichtigsten bezüglichen Literaturangaben sind folgende:

Gymnospermen: Areschoug (Om den inre byggnaden i de trädartade växternes Knoppfjall. Lunds Univ. Arsskrift VII, 1870), De Bary (Vergl. Anat. Vegetationsorg. 1877, p. 115) und Čelakovský (Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora. Bd. 90, 1902, p. 446) erwähnen die Korkbildung am Nadelgrund von *Picea excelsa*.

Dikotylen: (Hanstein [Bot. Zeitung 1868, p. 721] und De Bary [l. c.] nennen als korkbildend die Schuppen von Aesculus Hippocastanum, Carpinus, Corylus und Populus.) Solereder (Syst. Anat. Dikotyl. 1899, p. 953) erwähnt Fabiana, Göbel (Pflanzenbiol. Schilderungen I, 1889, p. 58) beschreibt die Verkorkung der Blattbasen von Euphorbia bupleurifolia. 1)

Monokotylen: Bachmann (Über Korkwucherungen auf Blättern. Pringsh. Jahrb. XII, 1879—81) nennt Anthurium Scherzerianum und Anthurium longifolium.

¹⁾ Die Korkhäute, welche die dickfleischigen Blätter von Krassulazeen, vornehmlich Cotyledon (Echeveria) gibbiflora, Crassula arborescens und C. lactea, mitunter in beträchtlicher Ausdehnung bedecken, scheinen mir im Anschluß an Wundkork zu entstehen, vielleicht auch durch den Reiz, den in der Vertiefung der konkaven Blattoberseite angesammeltes Wasser auf das Blatt ausübt. Andere Verkorkungserscheinungen werden an den Blättern von Crassula-Arten beobachtet, wenn die Pflanzen im Winter längere Zeit trockener Wärme ausgesetzt sind. Alle diese Korkbildungen treten im normalen Entwicklungsgang der genannten Pflanzen nicht auf.

Nun treten an den Blättern einiger Monokotylen und an den Scheinblättern einiger Dikotylen regelmäßig Verkorkungen des Blattgrundes auf, die sich am ehesten mit den entsprechenden Bildungen bei Euphorbia bupleurifolia und Picea excelsa vergleichen lassen. Zunächst sei

Dracaena Draco

genannt. Die braune Färbung, welche dem Stamm dieser Pflanze durch den Korkmantel verliehen wird, scheint sich weit in die Krone, bis in die Nähe des jüngsten Blattschubs, zu erstrecken (man vergleiche Abbildung 1). Da aber die Blätter dicht aneinander schließen, Internodien infolgedessen nicht sichtbar werden, kann die Färbung nicht von einer dem Stamm zugehörigen Korkschicht herrühren. In der Tat sind es die Blattbasen, welche eine braune

Färbung aufweisen.

Der gefärbte Blattgrund setzt sich scharf von der grünen eigentlichen Spreite ab (Abb. 2). Die von rotem Saum umgebene braune Zone — sie ist an wildwachsenden wie an kultivierten Pflanzen vorhanden — dringt unregelmäßig in den grünen Blatt-Teil vor, auf der Oberseite weiter als auf der unteren. An drei Blättern von den Kanaren 1) fand ich folgende Maße: Auf der Oberseite war die gefärbte Zone auf etwa 45, an der Unterseite auf 35 mm Länge vorhanden. Messungen an Pflanzen des botanischen Gartens zu Hamburg ergaben ein ähnliches Maßverhältnis, im Durchschnitt für die Oberseite 30, für die Unterseite 20 mm, also weniger denn bei den kanarischen Blättern, obwohl die Blätter der Hamburger Pflanzen länger und an der Basis bedeutend breiter sind. Exemplare der botanischen Gärten in Erlangen und Berlin und der Erlanger Stadtgärtnerei verhalten sich ähnlich denen von Hamburg.

Die Färbung tritt sehr bald auf, etwa im zweiten Lebensjahr des Blattes. Sie ist anfangs undeutlich, dann zeigt sie sich grau, endlich braun. Der gefärbte Teil hebt sich etwas über die

grüne Blattfläche empor.

Ursache der Färbung ist eine zusammenhängende Korkhaut (Abb. 3). Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Korkbildung in der Grundgewebeschicht anhebt, welche auf die Epidermis folgt, und später auf die nächstinnere Zellschicht übergreift. Das zuerst entstandene Korkkambium bleibt also, wenigstens auf der Blattunterseite, nicht danernd tätig, sondern es erinnert das Verhalten der korkerzeugenden Schichten an das von Schoute festgestellte Etagenmeristem in jüngeren Drazänenstämmen (Über Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam [2. sectie], IX, No. 4, 1902). Auf der Blattoberseite, auf der die Korkhaut im Vergleich zu derjenigen der Unterseite bedeutend dünner bleibt, ist das aus der ersten Grundgewebezellschicht hervorgegangene Korkkambium häufig während der ganzen Lebensdauer des Blattes in Tätigkeit.

¹⁾ Im Herbarium des botanischen Museums zu Hamburg; mit dem Vermerk: "Aus dem Garten des Bischofs von Laguna auf Teneriffa. leg. Leh feld t".

Wie bereits gesagt, ist die Korkhaut der Blattunterseite dicker, die Verkorkung greift hier weiter ins Blattinnere und trennt auch Gefäß- und Sklerenchymbündel vom lebenden Blatt-Teil ab. Stellenweise finden sich inmitten des aus Teilungen hervorgegangenen Korkgewebes Parenchympartien vor, die ohne vorherige Teilungen direkt verkorkt sind (vergl. Schoute, l. c.). Ich stehe nicht an, den Vorgang als Borkenbildung zu bezeichnen.

Häufig bemerkt man in den Korkzellen rote Kügelchen. Die Zellen lassen zwei Verdickungsschichten erkennen; die Mittel- und die Tertiärlamelle zeigen Zellulose-, die Sekundärlamelle Kork-

reaktion.

Die Korkhaut weist gegen das Basalende des Blattes Falten auf, ist aber durchaus zusammenhängend. Risse sind nicht zu finden, der Zusammenhang der Epidermiszellen ist nicht gestört. Es handelt sich also nicht um Wundkork oder um eine im Anschluß an solchen stattfindende Korkbildung.

Dracaena cinnabarina,

von der ich Exemplare im botanischen Garten zu Berlin besichtigen konnte, verhält sich völlig gleich. Sie ist ja auch der *Dracaena Draco* nahe verwandt, wenn nicht identisch mit ihr.

Ganz ähnlich verhält sich

Agave Victoriae-reginae.

Wie Abbildung 4 zeigt, lassen sich am Blatt dieser Pflanze drei Regionen unterscheiden (vom Enddorn oder besser von den Enddornen soll hier abgesehen werden): ein in der Abbildung mit gr bezeichneter grüner Teil — die eigentliche physiologische Spreite —, ein durch ein Korkgewebe graubraun gefärbter Teil k und der Blattgrund s. Zum Unterschied von Dracaena Praco und D. cinnabarina ist es also nicht der morphologische Blattgrund, der zur Korkbildung schreitet, sondern ein anderer Teil des Blattes. Wie wir später sehen werden, ist das durch die Wachstumsweise und den Blattensetz en den Stemm den Agwie bedinset

den Blattansatz an den Stamm der Agave bedingt.

Außer verschiedenen Blättern von Pflanzen deutscher Kulturen konnte ich einige Blätter von mexikanischen Originalpflanzen untersuchen. Letzteren entnahm ich folgende Maße: Blattlänge 170—190 mm; davon fallen auf den grünen Spreitenteil 95—115 mm, auf die verkorkte Zone 30—35 mm auf der Oberseite, und bis 40 mm auf der Unterseite, auf den weißen glänzenden Blattgrund im Durchschnitt 35 mm; Enddorn 10 mm. Größte Breite: 'grüngefärbter Teil 33 mm, brauner Teil 45—50 mm, Grund 70—75 mm. Dazu seien die Maße eines Blattes von einer kultivierten Pflanze angegeben: Länge 140 mm, davon grüner Teil 90 mm, brauner Teil 20 mm, Blattgrund 25 mm, Enddorn 5 mm. Breite: grüner Teil bis 40 mm, Korkzone bis 45 mm, Blattgrund bis 65 mm. Stets sind die Grenzen der braunen Zone auf der Blattoberseite etwas gegen die der Unterseite verschoben, sodaß sie nicht zusammenfallen; die Längenausdehnung auf der Oberseite ist fast

etwas geringer als die auf der unteren. Die braungefärbte Zone dringt unregelmäßig in die andersfarbigen Teile vor und ist gegen den Blattgrund von einem breiten roten Saum umgeben (bei Dra-

caena Draco gegen den grünen Blattteil).

Der mikroskopische Befund war folgender: Die Epidermiszellen schließen lückenlos aneinander, ihr Lumen ist zu zwei Dritteln seiner Höhe durch kegelförmige, ineinander steckende Verdickungsschichten ausgefüllt. Der innere, d. h. nach dem Grundgewebe zu liegende Teil bleibt frei. Die Innenwand der Zellen ist verkorkt. In dem grünen Blatt-Teil folgt auf die Epidermis ein mehrschichtiges Assimilationsgewebe, dessen chlorophyllführenden Zellen höher als breit sind, im Querschnitt gesehen rechteckig erscheinen und senkrechte Reihen bilden. Nach innen geht das Gewebe allmählich in ein Schwammparenchym über. An der Grenze beider sind Gefäßbündel mit mächtigem äußeren Sklerenchymbelag eingestreut. Gegen den Blattgrund, auch unter der braunen Zone, verliert sich die regelmäßige Struktur des Pallisadenparenchyms, die Reihen werden undeutlich, die Zellen erscheinen gerundet. Innerhalb der später braungefärbten Zone hat sich die erste Grundgewebeschicht in ein Korkkambium umgewandelt, das nach einiger Zeit erlischt, worauf die nächste Schicht in Teilung eintritt. Wenn in höherem Alter alle Parenchymzellen außerhalb des Sklerenchymbandes — die Sklerenchymbeläge der Gefäßbündel, welche der Ober- und Unterseite des Blattes genähert sind, verschmelzen im basalen Blattteil zu kontinuierlichen, der Epidermis parallelen Bändern (Abb. 5 s.) — verbraucht sind, wird die Korkbildung von den Schichten innerhalb des Bandes fortgesetzt.

Leuchtenbergia principis.

Die langen dreikantigen Blätter¹) der eigentümlichen Kaktee haben in ihrer Form eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Agave Victoriae-reginae, eine Ähnlichkeit, welche durch einige anatomische Merkmale noch größer wird. Interessant war es für mich, als ich an den Warzen mehrerer aus Mexiko importierter Exemplare den Grund in ähnlicher Weise von einer Korkhaut bedeckt fand, wie bei der genannten Amaryllidee. Querschnitte durch die entsprechende Zone zeigten nachstehend geschilderte Struktur.

Auf die unversehrte Epidermis, deren Zellen eine stark verdickte Außenwand und ansehnliche, im Querschnitt nach innen auskeilende Seitenwände besitzen und das Lumen von einer dunkelbraunen Masse ausgefüllt zeigen, folgt eine vielschichtige Korkhaut, welche in älteren Warzen Absätze erkennen läßt, die wohl je einer Vegetationsperiode entsprechen. Die Kambiumschicht, die nach innen keine Zellen abgibt, besitzt kollenchymatische Innenund Seitenwandverdickungen und stößt an das bekannte mehrschichtige Kollenchymgewebe der Kakteen. Die Zellen dieses Gewebes sowie die einiger Schichten des darauffolgenden Assimilationsparenchyms sind von kugeligen Kristallmassen aus Kalzium-

^{1) &}quot;Blätter" im physiologischen Sinn.

oxalat ausgefüllt. Das Kollenchymgewebe, dessen Zellen undeutliche vertikale Reihen bilden, geht allmählich über in das vielschichtige Assimilationsgewebe, dessen Zellen in streng senkrechten Reihen stehen. Die Zellen sind im Querschnitt anfangs rechteckig¹) mit wenig längeren Seitenwänden, die stärkere Wellung aufweisen als die entsprechenden Zellen im grünen Spreitenteil von Agave Victoriae-reginae. In der Nähe der Kollenchymschicht findet eine Erneuerung des Assimilationsparenchyms durch tangentiale Zellteilungen statt. die älteren Zellen rücken dadurch nach innen, runden sich ab und dehnen sich in die Breite; die inneren Schichten werden sukzessive zusammengedrückt, wodurch die Anordnung in Reihen undeutlich wird; die innersten sind völlig zerdrückt (Abb. 6).

Das Korkkambium entsteht aus der auf die Epidermis folgenden Schicht,2) die wohl zum Kollenchymgewebe gehört; bei anderen Kakteen wenigstens folgt das kollenchymatische Gewebe direkt auf die Epidermis.

Fassen wir nun das Gemeinsame in der Bildung der Korkhaut auf den "Blättern" der genannten Pflanzen zusammen.

- 1. Das Korkkambium geht aus der Grundgewebeschicht hervor, welche auf die Epidermis folgt.
- 2. Die Epidermiszellen bleiben im Zusammenhang. 3. Die Korkhäute treten nur am Blattgrund auf.
- 4. Sie finden sich gleicherweise an den Blättern wildwachsender wie kultivierter Individuen und sind
- 5. an allen Individuen der Art vorhanden.
- 6. Die in Betracht kommenden Pflanzen sind Sukkulenten.³)

Die Tatsachen, daß die Korkhäute auftreten, ohne eine Verletzung der Epidermis festzustellen ist, daß die für jeder gesunden Pflanze Blätter ungewöhnliche Bildung an der betreffenden Arten unter allen Umständen, von einem gewissen Alter des Blattes an, zu beobachten ist, schließt eine im Anschluß an Wundkork erfolgende Korkbildung aus. (Zudem hebt in solchen Fällen die Korkbildung in der zweiten oder dritten

Kronenentfaltung zu den Stammsukkulenten gerechnet werden.

¹⁾ Schumann gibt allgemein für die Kakteen kugelige Assimilationsparenchymzellen an. (Natürliche Pflanzenfam. III, 6a. Cactaceae, p. 165).

²⁾ Ein Präparat (Querschnitt durch die untere [= äußere] Kante einer Warze) weicht darin ab, daß mehrere Korkschichten und mehrere mit oxalsaurem Kalk beladene Kollenchymgewebe aufeinanderfolgend in der Kante vorhanden sind. Jede Korkhaut liegt innerhalb eines Kollenchymgewebes.

Leider verbot mir der hohe Preis der Pflanze, weitere Untersuchung dahin anzustellen, ob vielleicht auf diese Weise das Kalziumoxalat von den lebenden Teilen isoliert wird, und warum dies nicht im ganzen Umfang der Warze geschieht. Aber, wie gesagt, an anderen Warzen verhielten sich alle drei Kanten gleich, indem der Kork unter der Epidermis entsteht.

³⁾ Dracaena Draco und D. cinnabarina müssen trotz der mächtigen

Grundgewebeschicht an. 1) Sie ist vielmehr als eine in den normalen Entwicklungsgang des Blattes der betreffenden Arten

gehörige Erscheinung zu betrachten.

Welches ist nun die Funktion der Korkhaut? Darüber können uns wohl die Punkte 2, 3 und 6 einigen Anhalt geben. Zunächst noch einige Worte zu der mit der Abbildung 4 in Widerspruch stehenden Bemerkung, daß auch bei Agare Victoriae-reginae der Blattgrund der korkerzeugende Teil sei. Streng genommen trifft das nicht zu, eigentlich ist es das fünfte Sechstel der Blattlänge. Vergleichen wir aber das Blatt der genannten Agave mit den Blättern der beiden Drazänen und den Warzen der Leuchtenbergia, so wird ohne Weiteres klar, daß der Widerspruch nur scheinbar vorhanden ist, indem unter Blattgrund in Wirklichkeit der unterste Teil der Spreite zu verstehen ist. Da bei Agare der theoretische Blattgrund als Scheide entwickelt ist, wäre eine an ihm auftretende Korkhaut, wie wir gleich sehen werden, vollständig zwecklos. Statt dessen bildet sich die Korkhaut am freien physiologischen Blattgrund.

Um nun zu einem Verständnis der Funktion der Korkhaut zu gelangen, ist es wohl nicht überflüssig, sich die Wirkungsweise des Korkgewebes überhaupt zu vergegenwärtigen. Die Transpiration wird verringert bezw. fast aufgehoben, der unter den Korkschichten befindliche lebende Teil mechanisch versteift und vor

allem gegen Beschädigungen aller Art geschützt.

Da die in Rede stehenden Pflanzen als Sukkulenten mancherlei Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration aufweisen, wie verdickte Kutikularschichten und Zellwandungen der Epidermis, schleimigen Zellinhalt, verringerte Blattoberfläche, wird man gewiß auch in der Korkhaut des Blattgrundes ein solches Mittel erblicken dürfen. Zumal die erzeugten Korkschichten von der Epidermis zusammengehalten sich nicht frei entfalten können, sondern von den nachdrängenden jüngeren Schichten zu einer festen Haut zusammengepresst werden, wird die Verdunstung wohl gänzlich aufgehoben. Aber eben das Bestehen dieser Zusammenpressung dürfte für die Wahrscheinlichkeit in die Wagschale fallen, daß diese Korkhaut auch mechanisch gute Dienste leistet, wenigstens bei den Drazänen. Bei diesen ist das Längenwachstum des Stammes ein ganz erhebliches, die mit den Basen aneinanderschließenden Blätter besitzen eine sehr lange Lebensdauer, sodaß eine Blattkrone von bedeutender Länge entsteht. Der Zuwachs an sekundären Bündeln ist in diesem Stammteil nicht sonderlich. Man wird also kaum

Vielleicht sind hierher auch die Korkwucherungen zu rechnen, die sich in unseren Gewächshäusern am Grund der Blattscheiden mancher Palmen finden, z. B. bei *Ceroxylon*.

¹⁾ Derartige im Anschluß an Wundkork erfolgte Korkbildungen finden sich an den Blattstielen und Gelenken von Philodendron-Arten sowie am Blattgrund von Agare, Furcraea (gigantea), Sanseviera, Yucca (guatemalensis) etc. und sind meist auf die Wundränder beschränkt, die mitunter zu dicken Korkwülsten umgestaltet sind. Die verursachenden Verletzungen sind verschiedene, entweder eine von außen erfolgende, durch Knickung u. dergl. hervorgerufene Zerreißung der Gewebe an beliebiger Stelle, oder ein durch die Dickenzunahme des Stammes bewirktes Einreißen des Blattgrundes, der dieser Zunahme des Stammumfangs durch Wachstum zu folgen außer Stand ist.

fehlgreifen, wenn man den zu einem Mantel zusammenschließenden Blattbasen die Bedeutung eines Versteifungsgewebes zuerkennt. Die Blätter sind auch besser vor der Gefahr geschützt, durch Windstöße vom Stamm losgerissen zu werden, einer Gefahr, der sie mehr ausgesetzt sind als die Blätter anderer Monokotylenbäume mit scheidenartigen, den Stamm umfassenden, ineinandersteckenden Blattbasen. Dracänen mit derartigen Blattscheiden, zum Beispiel Dracaena fragrans, besitzen denn auch unverkorkte Blattbasen.

Was weitere Beschädigungen betrifft, so kommen die Angriffe pflanzlicher und tierischer Feinde und die Wirkung stehenden Wassers in Frage, letztere mehr bei Agare Victoriae-reginae und Leuchtenbergia. Beide sind dagegen sehr empfindlich. Weitere

Worte darüber erübrigen sich.

Im Ganzen haben wir in den behandelten Pflanzen Fälle vor uns, bei denen die Korkbekleidung des Stammes auch in der Blattkrone fortgesetzt ist. In Ermanglung freier Stammteile, denen sonst die Bildung der Korkschichten obliegt, besorgen es die Blattbasen. Ein wichtiger Unterschied dieses Blattkorkes dem Stamm- und Wurzelkork gegenüber ist noch zu erwähnen. Letzterer ist streng genommen als Wundkork zu bezeichnen, er stellt einen Ersatz der Epidermis dar; der von den Blattbasen erzeugte Kork bildet eine Verstärkung der Epidermis.

Hamburg, 11. September 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Dracaena Draco.

Abb. 1. Krone einer Pflanze des botanischen Gartens in Hamburg. Die Korkhäute der Blattbasen täuschen bedeutendere Stammdicke vor. Sehr verkl.

Abb. 2. Grund (Unterseite) eines Blattes einer Pflanze des botanischen Gartens in Erlangen. gr = grüner Spreitenteil, k = Korkzone, r = roter Grenzsaum. – Für die Überlassung der Aufnahme, welche der Abbildung zu Grund liegt, bin ich Herrn Dr. Korff-München zu Dank verpflichtet.

Abb. 3. Querschnitt durch die Oberseite einer Blattbase. e = Epi-

dermiszellen, k = Korkgewebe, g = Grundgewebe.

Agave Victoriae-reginae.

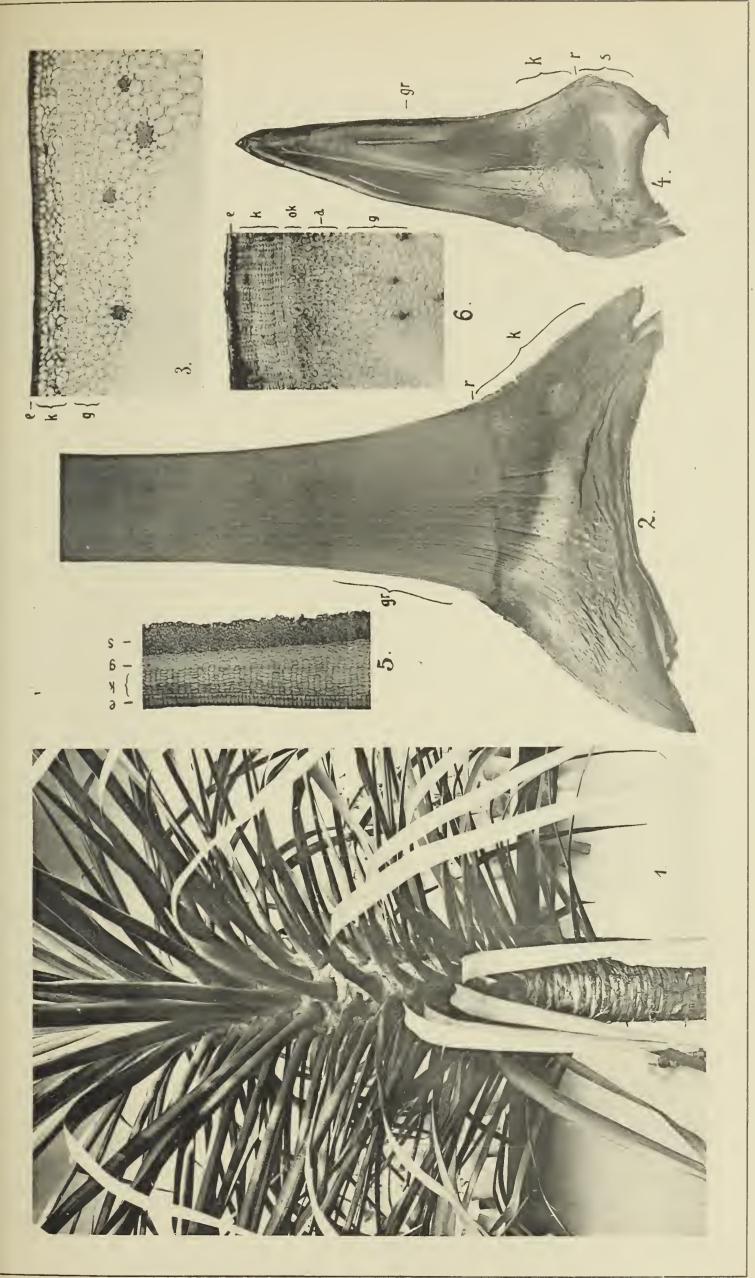
Abb. 4. Blatt (Oberseite) einer Pflanze aus der Stadtgärtnerei in Erlangen. gr = grüner Spreitenteil, k = Korkzone, r = roter Grenzsaum.

s = glatter weißer Blattgrund.

Abb. 5. Querschnitt durch den verkorkten Blatt-Teil (Oberseite) einer mexikanischen Originalpflanze. e = Epidermis, k = Korkgewebe, g = Grundgewebe, s = Sklerenchymband.

$Leuch tenbergia\ principis.$

Abb. 6. Querschnitt durch den oberseitigen Grund einer Warze von einer mexikanischen Originalpflanze. e = Epidermis, k = Korkgewebe. ok = kristallführende Schichten, a = Assimilationsgewebe, g = Grundgewebe,



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: BH_22_1

Autor(en)/Author(s): Lindinger Leonhard

Artikel/Article: Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern.

160-166