

# Über die Epidermis der Blätter von *Hakea* und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum.

Von

O. Renner, München.

Mit 43 Abbildungen im Text.

## **Hakea.**

Die in unseren Gewächshäusern vielfach kultivierte Proteacee *Hakea suaveolens* figurirt seit lange als Paradebeispiel für xerophilen Bau der Blattepidermis. Außerdem ist noch eine ganze Anzahl von Spezies der Gattung *Hakea* anatomisch untersucht worden. Aber keiner der unten genannten Autoren<sup>1)</sup> berichtet über eine Eigentümlichkeit, wodurch die Epidermis gewisser *Hakea*-arten von der anderer Blätter mit eingesenkten Spaltöffnungen sich unterscheidet.

Betrachtet man den kreisrunden Querschnitt durch das nadelartige Blatt von *Hakea leucoptera*, so erscheint die Epidermis als aus 2—3 Zellschichten aufgebaut, wobei nur die Zellen der innersten Schicht weite Lumina aufweisen, während die der äußeren Schichten oft kaum noch in einer veränderten Membranbeschaffenheit den Ort des früheren Lumens erkennen lassen. An den Stellen, wo Spaltöffnungen getroffen sind (Fig. 1), findet man über den Schließzellen mit ihrem Nebenzellenapparat eine von lumenlosen Zellen

<sup>1)</sup> Mohl, Über die Spaltöffnungen auf den Blättern der Proteaceen. (Vermischte Schriften. 1845. p. 245.) — Nägeli, Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. (Sitzungsber. d. k. b. Akad. d. Wiss. München. 1864.) — de Bary, Vergleichende Anatomie, 1877, an vielen Stellen. — Areschoug, Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. (Minneskrift utgifven af Kongl. Fysiografiska Sällskapet i Lund. 1878.) — Jönsson, Bidrag till kännedom om bladets anatomiska byggnad hos Proteaceerna. (Lunds Universitets Arsskrift. XV. 1878—79.) — Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. (Linnaea. 1880—82.) — Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 800. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904. — Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. 1905.

überdeckte Höhle, keine offene Kommunikation nach außen. An anderen Punkten der Peripherie (Fig. 2) entdeckt man in der äußeren, lumenlosen Partie der Epidermis trichterförmige, mit schmalen Porus nach außen mündende Einsenkungen, die nach innen breit und blind geschlossen sind. Endlich gibt es auch allseitig geschlossene, niedrige, aber breite Lücken in den Außenschichten der Epidermis (Fig. 3).

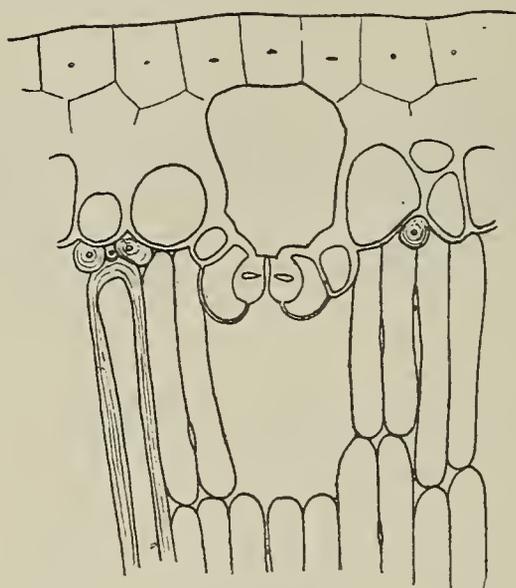


Fig. 1.

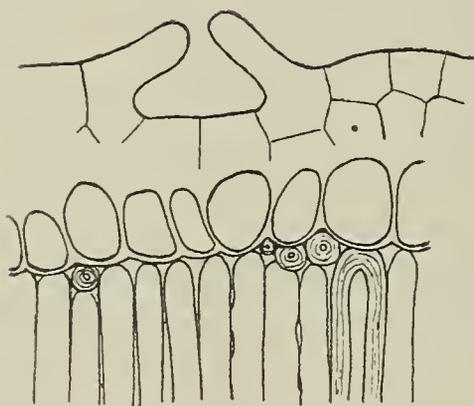


Fig. 2.

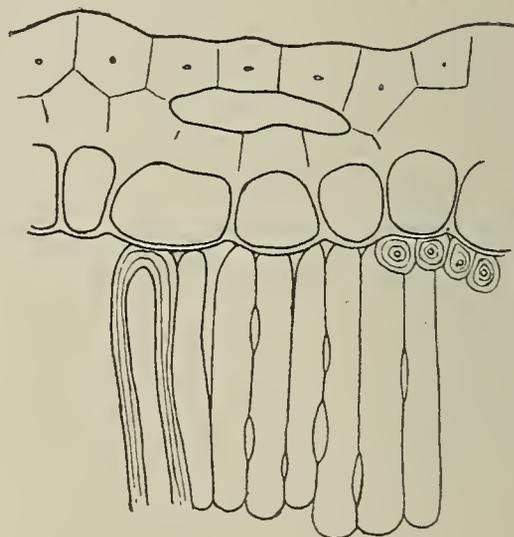


Fig. 3.

Fig. 1—3. *Hakea leucoptera*, Querschnitt.

Ein radialer Längsschnitt durch das Blatt (Fig. 4) klärt diese Verhältnisse auf. Die Epidermis ist einschichtig, aber ihre sehr tiefen Zellen, deren Außenwände mächtig verdickt erscheinen, sind nicht senkrecht zur Blattoberfläche orientiert, wie die Palisaden, sondern sämtlich in der Radialebene in eine schiefe Stellung verschoben. Ist der Längsschnitt durch die Spitze oder durch den Basalteil des Blattes geführt, so ist zu erkennen, daß die Verschiebung der Außenpartien der Epidermis von der Spitze weg nach der Basis gerichtet ist. Die Verschiebung betrifft auch die Zellen, die den Kanal über den Spaltöffnungen bilden, und infolge-

dessen erhält der Kanal eine so schräge Richtung, daß der äußere Porus nicht mit der senkrechten Projektion der eigentlichen Spalte auf die Außenfläche der Epidermis zusammenfällt. Der Kanal ist dabei von solcher Länge, daß man durch ihn einen zur Blattachse senkrechten Querschnitt legen kann, der weder den äußeren Porus noch die Schließzellen berührt. Auf diese Weise kommen die ge-

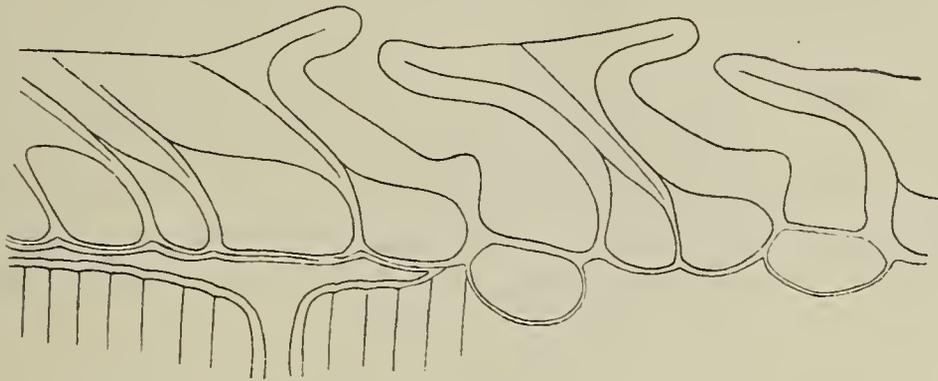


Fig. 4.

*Hakea leucoptera*, Längsschnitt. Die Blattspitze wäre rechts zu suchen.

schlossenen Lücken in der Epidermis zustande, wie wir sie auf dem Querschnitt kennen gelernt haben. Noch ist zu bemerken, daß der Kanal durch Höcker auf seiner konvexen Wand in zwei Abschnitte geteilt wird (Fig. 4). Die Betrachtung eines Flächenschnittes

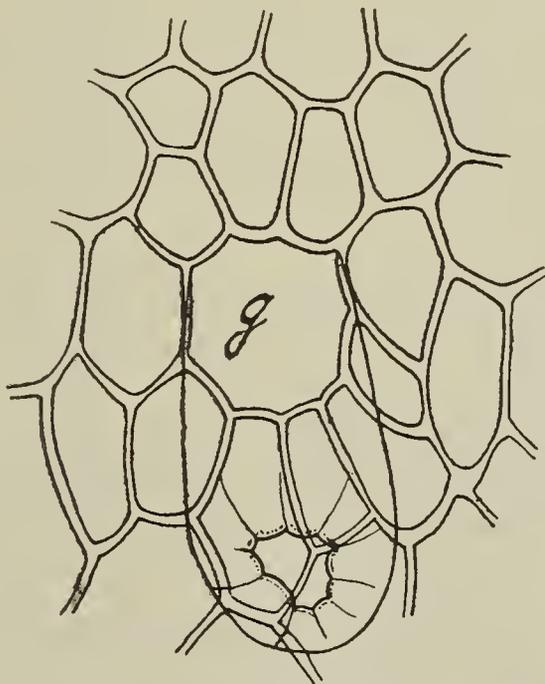


Fig. 5. *Hakea leucoptera*. Ein Spaltöffnungsapparat von der Fläche. Die Blattspitze wäre oben. Der äußere Eingang in den Kanal ist zum Zweck der Hervorhebung mit Punkten umsäumt; die von den Ecken des Konturs ausstrahlenden Linien stellen Teile der Seitenwände der begrenzenden Epidermiszellen dar. Die Schließzellen sind auf dem Grund (*g*) des Kanals nicht eingezeichnet.

ergänzt das Bild eines solchen Spaltöffnungsapparates vollends (Fig. 5). Der enge äußere Porus führt in einen sackförmigen, in tangentialer Richtung ziemlich breiten, schräg zur Oberfläche geneigten Hohlraum, der in der Tiefe durch einen einseitigen,

höckerigen Wulst verengert wird, um sich darnach über dem eigentlichen Stoma zu seiner größten Weite auszudehnen. Der innere Abschnitt des Kanals, auf dessen Grund die Schließzellen undeutlich zu sehen sind, liegt bei dieser Betrachtung von oben weit aufwärts, gegen die Blattspitze hin, von der äußeren Öffnung.

An der sehr rasch verjüngten Spitze und am Blattgrund geht die schiefe Stellung der Epidermiszellen allmählich in die vertikale

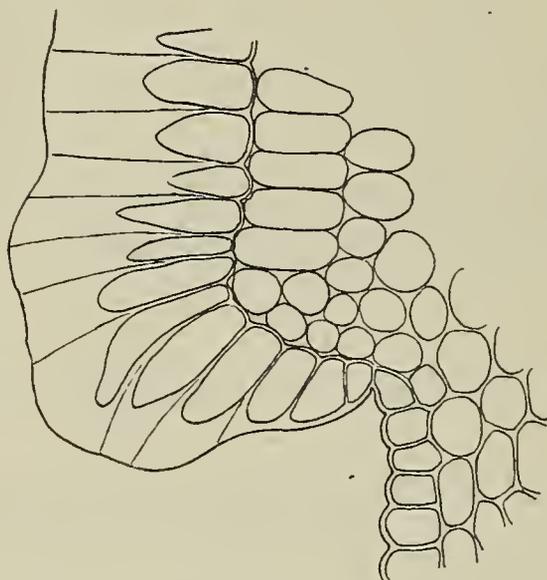


Fig. 6.

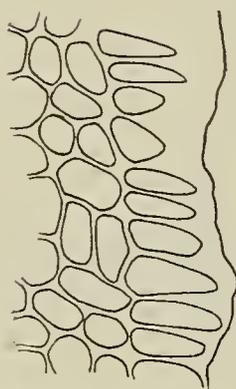


Fig. 7.

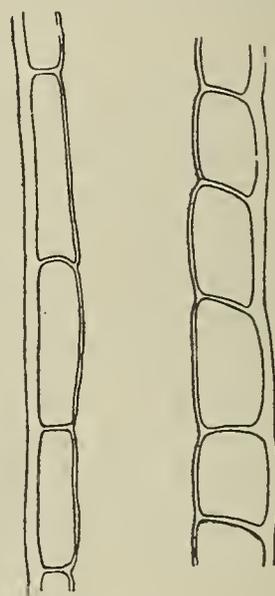


Fig. 8.

Fig. 6—8. *Hakea leucoptera*, Längsschnitte.

Fig. 6 vom Blattgrund außen. Fig. 7 vom Blattgrund innen. Fig. 8 von der Spitze.

über, unter gleichzeitigem Verschwinden der Spaltöffnungen. Auf der Außenseite des Blattgrundes, wo das Blatt mit einem scharf vorspringenden Wulst an den Zweig ansetzt (Fig. 6), haben die Epidermiszellen noch bedeutende Tiefe und sehr dicke Außenwände, auf der Innenseite (Fig. 7) ist die Epidermis viel niedriger und weniger dickwandig. An der äußersten, wie eine kurze Nadel aufgesetzten Spitze (Fig. 8) sind die Zellen der Epidermis sehr niedrig, dafür stark in die Länge gezogen, und die Außenwände sind nicht mehr auffallend dick.

Die Untersuchung der Entwicklung des Blattes von *Hakea leucoptera* zeigt, daß die abweichenden Lagerungsverhältnisse, wie zu erwarten, nicht durch die Richtung der primären Zellteilungen in der Epidermis gegeben sind, sondern nachträglichen Verschiebungen ihre Entstehung verdanken. Ein ausgewachsenes Blatt der im Münchener Garten kultivierten Pflanzen mißt 6—8 cm. An jungen Blättern, die etwa 1,5 cm lang sind, besitzen die palisadenförmig gestreckten Epidermiszellen noch zur Oberfläche senkrechte Orientierung (Fig. 9). Die Außenwände sind schon ziemlich stark und kutikularisiert, die Kutikula selbst ist sehr dünn. Die Seitenwände sind noch sehr zart, bestehen aber nur in den dem Mesophyll genäherten Teilen, wie die Innenwände, aus reiner Zellulose, im übrigen sind sie kutikularisiert. Die Spaltöffnungsapparate, die schon beide Paare von Nebenzellen aufweisen, liegen auf dem

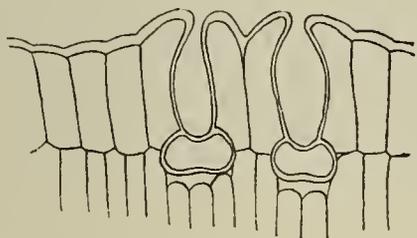


Fig. 9.

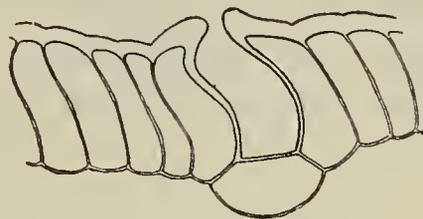


Fig. 10.

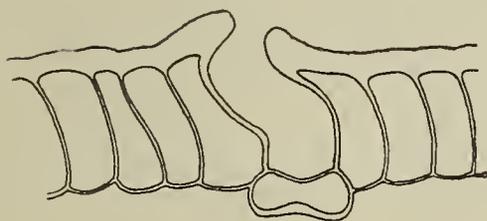


Fig. 11.

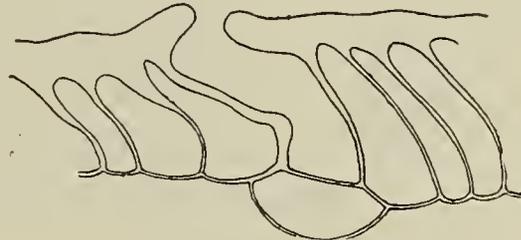


Fig. 12.

Fig. 9—12. *Hakea leucoptera*, Längsschnitte von jungen Blättern.

Grund eines senkrechten, in der Mitte etwas erweiterten Kanals. Die den Kanal einschließenden Zellen treten etwas über die übrigen hervor; die Wände des Kanals, die natürlich aus den stark gewachsenen Außenmembranen hervorgegangen sind, sind wenig dünner als die übrige Außenwand und ganz kutikularisiert.

An Blättern von etwa 2 cm Länge kann man den Beginn der Schieflegung der Epidermis verfolgen (Fig. 10). In einem Fall war mit aller Deutlichkeit zu erkennen, daß die Verschiebung in den Basalteilen des Blattes schon ziemlich weit fortgeschritten war, während oberwärts die Zellen noch fast vertikal standen. Die Außenwände fahren fort, sich zu verdicken, die Seitenwände haben sich verlängert, und zwar nicht nur um den Betrag, wie ihre Schieflegung es erfordert, sondern so viel, daß auch die in vertikaler Richtung gemessene Höhe der Zellen zugenommen hat. Die Verlängerung der Zellen in der Richtung der Blattachse ist gering.

Die weiteren Stadien der Entwicklung geben die Figuren 11 und 12 wieder. Auch die Seitenwände fangen an, sich zu ver-

dicken und werden zugleich immer schiefer. Die Höhe der Zellen nimmt wie die Verdickung der Außenwände kontinuierlich zu. An den konvexen Wänden der Kanäle treten nicht selten im inneren Drittel schwache Höcker auf, indem die betr. Membranen sich vorwölben.

Während jetzt die Zellen sich in der Längsrichtung des Blattes in höherem Maße, als das bisher der Fall war, strecken und noch immer an Höhe gewinnen, steht die Schieflegung nicht still. Die eigentlichen Außenwände verdicken sich nicht weiter, d. h. die äußere Grenze des Lumens weicht von der Oberfläche nicht mehr zurück. Dafür verstärken sich die Seitenwände bis tief nach innen in einer Weise, daß der äußere Teil des Zellumens auf einen fadenförmigen, stellenweise sogar ganz obliterierenden Gang verengert wird (Fig. 13). In diese kutikularisierten Schichten wird viel Wachs eingelagert, das durch Erwärmen der Schnitte in Wasser herausgeschmolzen werden kann. Bemerkenswert ist, daß während des ganzen Vorganges die äußere Mündung der Kanäle über den Spaltöffnungen sich kaum erweitert und sich immer nahe dem unteren Rand des Kanals hält, damit vom oberen sich

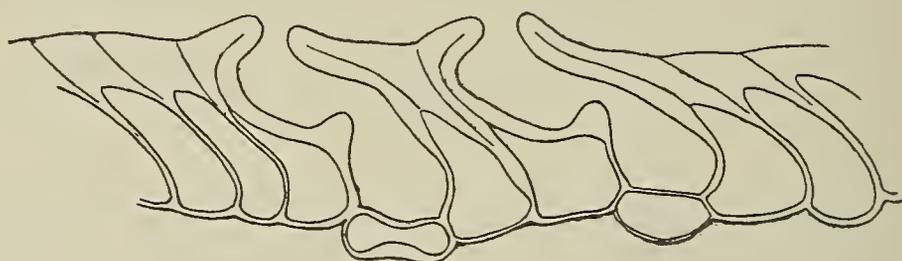


Fig. 13. *Hakea leucoptera*,  
Längsschnitt von einem ziemlich erwachsenen Blatt.

entfernt und immer exzentrischer wird. Die innere Weite der Kanäle nimmt bedeutend zu. Die Höcker am Grunde wachsen, wo sie vorhanden sind, nicht als dünnwandige Ausstülpungen, sondern als solide Wülste weiter (Fig. 13).

Bevor wir diese Wachstumsvorgänge näher betrachten, soll mitgeteilt werden, was sich bei der Untersuchung einer größeren Zahl von Arten der Gattung *Hakea* bezüglich der Beschaffenheit der Epidermis ergeben hat. Die Eigentümlichkeit der Verschiebung ist nämlich keineswegs auf *H. leucoptera* beschränkt, vielmehr findet sie sich, wenn auch in sehr verschiedenem Maße, bei fast allen untersuchten Arten von *Hakea*, soweit die Blätter oder Blattabschnitte nadelförmig sind, nie bei flachen Blättern. Wo flache Blätter unter die nadelförmigen eingestreut sind, was wohl als Rückschlag zur Jugendform aufzufassen ist, haben die flachen Blätter normal orientierte Epidermiszellen. Für die Überlassung des Herbarmaterials bin ich Herrn Geheimrat Prof. Radlkofer, meinem damaligen Vorstand, zu Dank verpflichtet.

Zunächst ist für *Hakea leucoptera* nachzutragen, daß an einer in der Heimat gesammelten Pflanze (die ganze Gattung ist in Australien endemisch) die Höckerbildungen im Kanal viel stärker ausgebildet zu finden waren als bei den Sträuchern

im Kalthaus des Münchner Gartens (Fig. 14—16). Die Höcker sind hier regelmäßig an den konvexen, selten auch an den konkaven Wänden (Fig. 15) vorhanden, und wie die Betrachtung von der Fläche zeigt (Fig. 16), nur in ihren Spitzenteilen frei, im übrigen zu einem zusammenhängenden Wall vereinigt, der gewöhnlich gegen die konkave Oberwand des Kanals hin verschwindet. In der Regel bildet jede Zelle nur einen einzigen Höcker, gelegentlich findet man zwischen dem großen, normalen und dem Spaltöffnungsapparat noch einen kleineren. Hie und da wächst ein Höcker so weit aus, daß er den ganzen Kanal durchquert und die gegenüberliegende Wand berührt (Fig. 14); in einem Fall hatte ein solcher Höcker sich an der Gegenwand flach gedrückt und

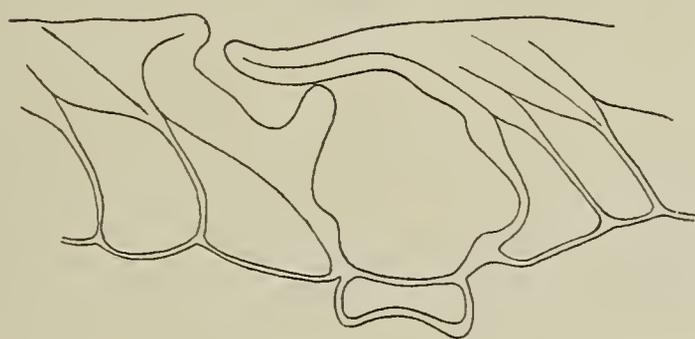


Fig. 14.

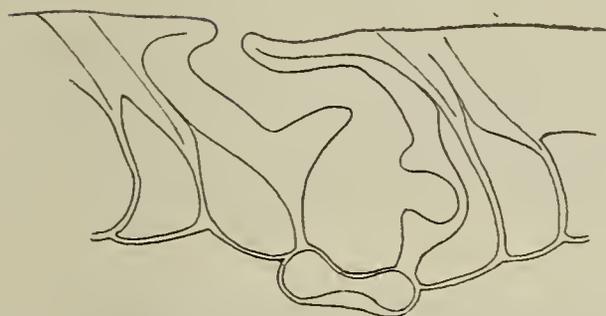


Fig. 15.

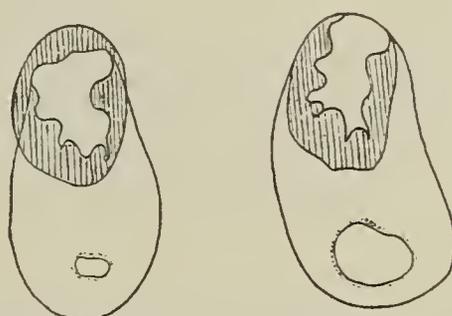


Fig. 16.

Fig. 14—16. *Hakea leucoptera*.

Fig. 14 und 15 Längsschnitte. Fig. 16 zwei Spaltöffnungskanäle von der Fläche gesehen. Der Eingang mit Punkten gesäumt, der verengende Wall im Grunde schraffiert.

schien mit ihr verwachsen. Auffallend ist die oft sehr bedeutende bauchförmige Erweiterung des Kanalabschnitts innerhalb des Höckerkranzes, während der äußere Porus meistens sehr eng ist.

Die Abweichung der Epidermiswände von der Vertikalen beträgt bei *Hakea leucoptera* 30—40°. Noch stärkere Verschiebung, sodaß man auf dem Querschnitt zwei Reihen von Zellumina findet, wurde bei wenigen Arten beobachtet: bei *H. arida* Diels 40—50°, bei *H. cycloptera* R. Br. 50—60° (Fig. 17, 18), bei *H. purpurea* Hook. 50—60° (Fig. 19—22). Die Blätter dieser Spezies sind einfach nadelförmig, mit Ausnahme von *H. purpurea*, die dreispaltige Blätter mit nadelförmigen Abschnitten besitzt. Die letztgenannte Art ist außer *H. leucoptera* die einzige, in deren Kanälen Höcker auftreten.

Es sind immer nur zwei stumpfe Vorwölbungen an zwei benachbarten Zellen in der Mediane der unteren Kanalwand; der Kanalquerschnitt wird durch die Höcker zu zwei Dritteln verstopft. Der Kanal hat hier, ganz anders als bei *H. leucoptera*, von der durch Höcker eingeengten Stelle und vom Außenporus abgesehen fast durchaus gleiche Weite, und die begrenzenden Wände erscheinen auf dem Längsschnitt fast gradlinig. Ähnlich ist der Kanal bei den drei anderen oben genannten Arten gebildet. Bemerkenswert sind noch die Unterschiede in der Form des Lumens der Epidermiszellen. Bei *H. purpurea* keilt sich das Lumen wie bei *H. leucoptera* nach außen zu scharf aus, bei *H. cycloptera* und *arida* hat es außen dieselbe Weite wie an der Innenwand und endet stumpf. Doch scheinen auch bei den drei letztgenannten Arten die Verdickungsschichten nicht parallel zur Oberfläche, sondern auf den Seitenwänden ab-

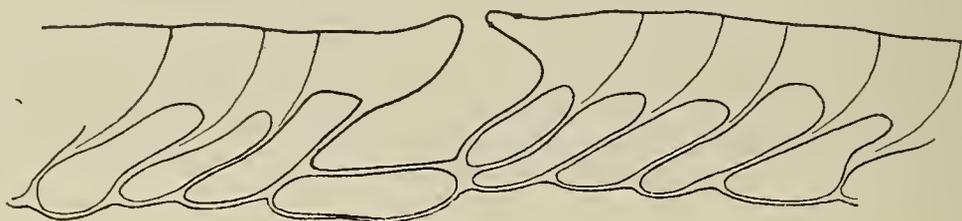


Fig. 17.

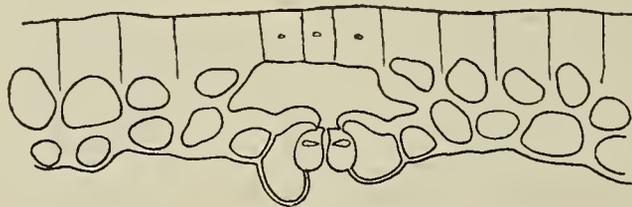


Fig. 18.

Fig. 17 und 18. *Hakea cycloptera*, Längs- und Querschnitt.

gelagert zu werden. Der Unterschied gegenüber *H. leucoptera* und *purpurea* besteht nur darin, daß der schmale Außenfortsatz des Lumens zuletzt vollständig verschwindet.

Die primären Seitenmembranen, die innerhalb der dicken Außenwand infolge ihres hellen Glanzes deutlich zu unterscheiden sind, setzen sich bei *H. leucoptera* ziemlich gradlinig (Fig. 4, 13—15) in der Richtung der inneren, freien Teile der Seitenwände fort. Bei *H. cycloptera* (Fig. 17) sind sie innerhalb der Außenwand deutlich gegen die Blattspitze hin gebogen, bei *H. arida* sogar so stark, daß sie fast hakenförmig erscheinen. Diese Eigentümlichkeit kommt bei den beiden Arten wohl dadurch zustande, daß die Schieflegung der inneren Teile der Seitenwände noch fort dauert zu einer Zeit, wo die Außenwände schon stark verdickt sind.

Ungefähr denselben Betrag wie bei *H. leucoptera* oder etwas weniger, also 25—40°, hat die Ablenkung der Epidermiswände bei den nadelförmigen Blättern von *H. Ednieana* Tatt., *Fraseri* R. Br., *lissosperma* R. Br., *pachyphylla* Sieb., *recurva* Meissn., *stricta* F. Müll., *vernica* F. Müll.

*H. recurva* Meissn. (Fig. 23) unterscheidet sich von allen Arten dadurch, daß in den Epidermiszellen sekundär mehrere auf den schiefen Seitenwänden senkrecht stehende, getüpfelte Querwände auftreten.

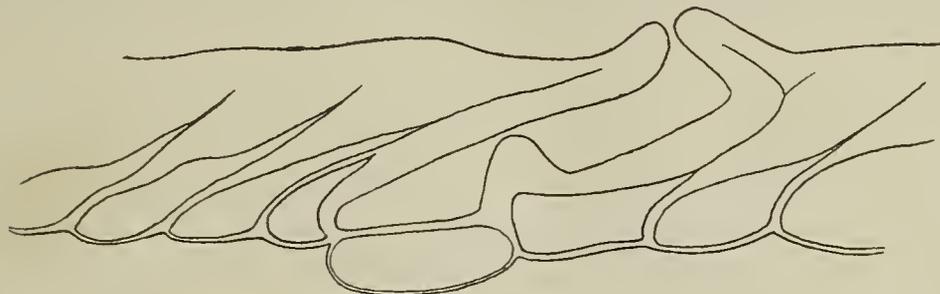


Fig. 19.

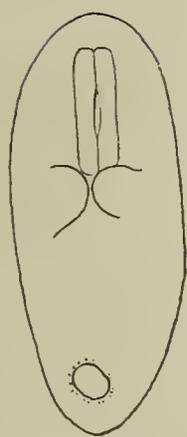


Fig. 20.

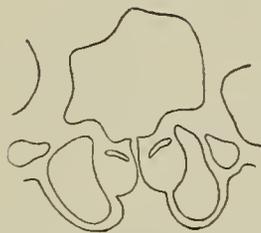


Fig. 21.

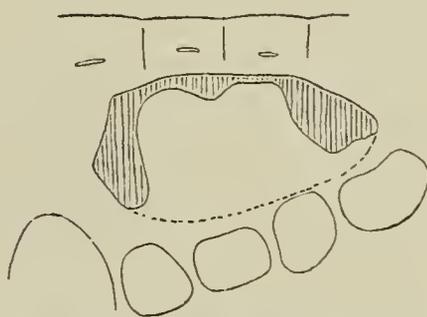


Fig. 22.

Fig. 19—22. *Hakea purpurea*.

Fig. 19. Eine Spaltöffnung im Längsschnitt. Fig. 20. Eine Spaltöffnung in der Flächenansicht, hier die Höcker und die Schließzellen eingezeichnet.

Fig. 21. Querschnitt der Schließzellen. Fig. 22. Querschnitt auf der Höhe der Höcker, der freie Teil des Kanals schraffiert.

Noch weniger verschoben, um 20—30°, sind die Epidermiszellen an den nadelförmigen Blättern von *H. acicularis* Kn., *gibbosa* R. Br., *microcarpa* R. Br., *nodosa* R. Br., *pugioniformis* R. Br., *rostrata* F. Müll., *varia* R. Br., und an den fiederschnittigen Blättern

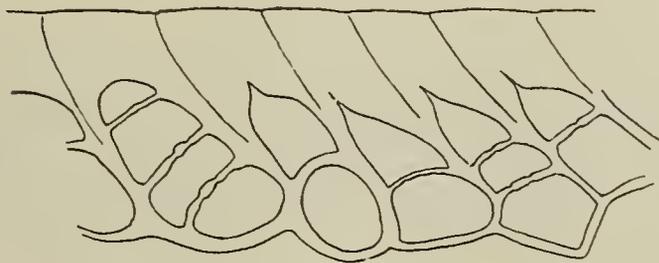


Fig. 23. *Hakea recurva*, ein Stück Epidermis im Längsschnitt.

von *H. bipinnatifida* R. Br., *nodosa* R. Br., *lissocarpha* R. Br., *trifurcata* R. Br. Als Typen der Gruppe können *H. acicularis* (Fig. 24, 25) und *gibbosa* (Fig. 26) gelten, die von Jönsson bez. Areschoug untersucht worden sind. Die Verschiebung ist nicht so bedeutend, daß sie auf dem Querschnitt auffällig hervortritt, und weil die genannten Autoren keine Längsschnitte untersucht haben, ist ihnen die Eigen-

tümlichkeit entgangen. Der Kanal ist einfach trichterförmig mit wenig exzentrischer Mündung.

Kaum angedeutet ist die Schieflegung der Epidermis bei *S. suaveolens* (Fig. 27, 28). Sie fehlt nicht vollständig, wenigstens bei den einfach nadelförmigen und den dreispitzigen Blättern (in

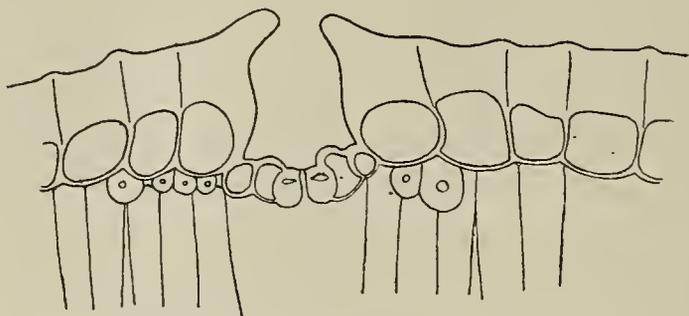


Fig. 24.

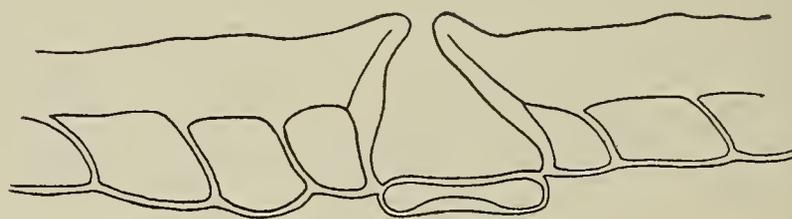


Fig. 25.

Fig. 24 und 25. *Hakea acicularis*, Quer- und Längsschnitt.

unseren Gewächshäusern entwickelt die Pflanze fast nur fiederschnittige Blätter), aber sie ist so gering, daß man kaum darauf aufmerksam wird, ohne die prägnanten Fälle zu kennen.

Senkrechte Orientierung der Epidermiszellen wurde an flachen Rückschlagsblättern von *microcarpa*, *trifurcata* und *varia* festgestellt.

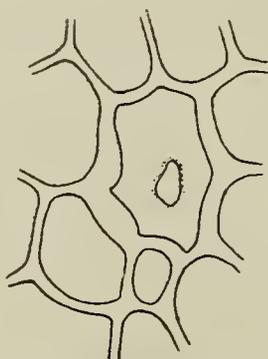


Fig. 26. *Hakea gibbosa*, der Eingang einer Spaltöffnung von der Fläche gesehen, von der geometrischen Mitte der Kanaldecke etwas nach unten verschoben.

Von normal flachblättrigen Arten wurden deshalb ganz wenige untersucht, *H. carinata* F. Müll., *costata* Meissn. und *cyclocarpa* Lindb., die sich ebenso verhalten wie die atavistischen Blätter. *H. carinata* kommt habituell den rundnadelblättrigen Arten sehr nahe, weil ihre langen Blätter sehr schmal und scharf dreikantig sind.

Außerhalb der Gattung *Hakea* ist mir schiefe Epidermis an nadelförmigen Blättern von Proteaceen nicht bekannt geworden. Die untersuchten Arten sind: *Conospermum teretifolium* R. Br.,

*Grevillea paradoxa* F. Müll., *Gr. Purdiana* Diels., *Orites acicularis* R. Br., *Sarcomphalus salsoloides* R. Br.

Die ökologische Bedeutung der Epidermisverschiebung liegt jedenfalls in erster Linie darin, daß die Kanäle über den Spaltöffnungen, gleichen Radialdurchmesser der Epidermis vorausgesetzt, bei schiefer Verlauf bedeutend länger sind als bei vertikalem und daß außerdem der Querschnitt des Kanals (senkrecht zur Achse) durch die Schieflegung verkleinert wird. Die Geschwindigkeit, mit der ein Gas durch eine Röhre diffundiert, ist direkt proportional dem Querschnitt, umgekehrt proportional der Länge der Röhre, es muß also durch die Schieflegung die stomatare Transpiration herabgesetzt werden. Diese Wirkung der langen schiefen Kanäle

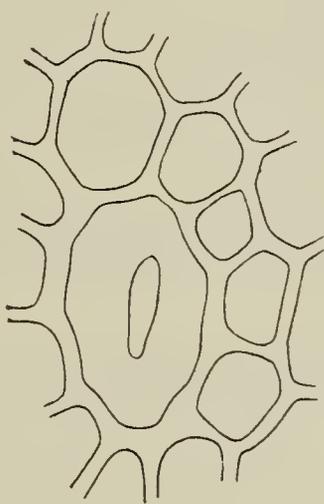


Fig. 27.

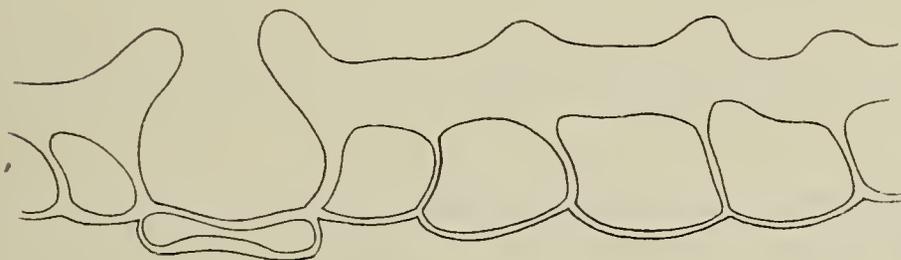


Fig. 28.

Fig. 27 und 28. *Hakea suaveolens*, Flächenansicht und Längsschnitt.

wird noch bedeutend gesteigert, wenn die Kanäle in einem Teil ihrer Längsausdehnung durch Wucherungen verengert werden, wie bei *Hakea leucoptera* und vor allem bei *H. purpurea*.

Wie die Wirkung der äußeren Atemhöhlen auf die stomatare Transpiration sich zahlenmäßig ermitteln läßt, ist an anderem Ort<sup>1)</sup> ausführlich dargestellt. Bei so komplizierten Kanalformen, wie sie bei *Hakea leucoptera* und *purpurea* vorkommen, ist die exakte Berechnung aber sehr schwer. Und deshalb soll nur der Versuch gemacht werden eine ungefähre Vorstellung davon zu bekommen, in welchem Verhältnis die transpirationshemmende Wirksamkeit der vorliegenden schiefen Kanäle zu der Wirkung als geradachsiger

<sup>1)</sup> Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. 100. 1910. p. 525.)

angenommener Kanäle steht. In den Figuren 29 und 30 sind die tatsächlichen Umrißlinien der schiefen Kanäle, wie sie auf radialen Blattlängsschnitten sich darstellen, stark ausgezogen, gestrichelt sind die Umrisse solcher Kanäle eingetragen, die die Epidermis senkrecht zu deren Oberfläche durchbohren würden.

Wenn nun die Achse des schiefen Kanals bei *Hakea purpurea* 88 Einheiten lang ist, so ist die des gerade gedachten Kanals 47 Einheiten lang (Fig. 29). Für *Hakea leucoptera* sind die Verhältniswerte 63 und 43 (Fig. 30). Nehmen wir nun an, die Depression, die die stomatare Transpiration (im Wind) durch die Ein-

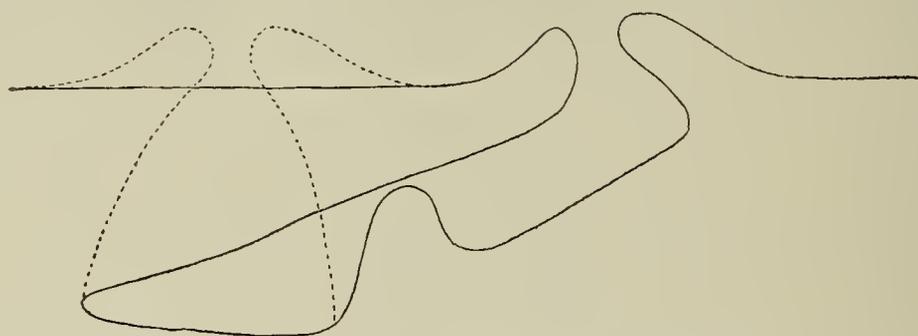


Fig. 29. *Hakea purpurea*, Längsschnitt. Erklärung im Text.

senkung erleidet, sei direkt proportional der Länge der ganzen Kanalachse, so ist die Wirkung des schiefen Kanals bei *Hakea purpurea* etwa doppelt, bei *H. leucoptera* etwa  $1\frac{1}{2}$  mal so groß wie die des geraden. Zahlenmäßig ist für *H. leucoptera* die Depression der Transpiration durch die schiefen Kanäle im Maximum (denn

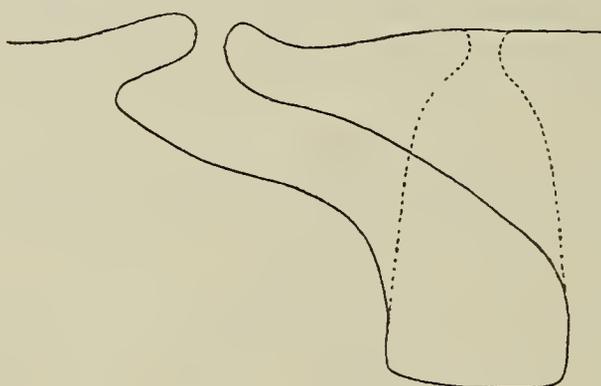


Fig. 30. *Hakea leucoptera*, Längsschnitt. Erklärung im Text.

die Wirkung der Einsenkung variiert mit der Spaltweite und dem Bewegungszustand der Luft) auf etwa 46% berechnet worden.<sup>1)</sup>

Nimmt man noch dazu, daß die kutikularisierten Außenmembranen so beträchtliche Dicke erreichen und obendrein mit Wachs imprägniert werden, so erscheint die Epidermisstruktur der Blätter von *Hakea* extrem xerophil, womit die sehr geringe Oberflächenentwicklung der Blätter in vollem Einklang steht.

Die angedeutete Wirkung auf die stomatare Transpiration kann die Verschiebung der Epidermis natürlich nur dann haben, wenn sie einen beträchtlichen Wert erreicht. Bei *Hakea acicularis*

<sup>1)</sup> l. c. p. 529.

z. B. und der ganzen Zahl ähnlich sich verhaltender Arten muß die Schieflegung für die Diffusionsvorgänge vollkommen bedeutungslos sein. Wir haben also, wenn *H. acicularis* einen primitiven Typus darstellt, eine Formenreihe vor uns, in der ein zunächst nutzloser Charakter spontan eine stufenweise Steigerung erfahren hat, bis er ökologische Bedeutung gewann. Leider haben wir kein Mittel, festzustellen, ob die schwach schiefe Epidermis der betr. Arten sich von einer normalen oder von einer stark schiefen herleitet.

### Das Wachstum der Epidermismembranen.

Zunächst ist zu erwägen, wie die Zellen, die die Kanäle über den Spaltöffnungen begrenzen, ihre sonderbare Gestalt erlangen. Bei flüchtiger Betrachtung des Längsschnittes durch das ausgewachsene Blatt läuft man Gefahr, die hornförmigen Fortsätze der medianen Kanalzellen (z. B. Fig. 15) als durch Spitzenwachstum zustande gekommen aufzufassen. Und weil das Lumen in diesen Fortsätzen oft vollständig geschwunden ist, könnte man an ein



Fig. 31. *Hakea leucoptera*, zwei ganz junge Spaltöffnungen von der Fläche.

selbständiges Wachstum der soliden Membran denken. Nun zeigt aber die Entwicklungsgeschichte des Blattes, daß die äußere Mündung der Kanäle nicht nachträglich verengert wird, sondern von einem sehr frühen Stadium an unverändert bleibt. Die Figur 31 zeigt in Flächenansicht zwei Spaltöffnungsapparate von einem ganz jungen Blatt, an dem die Epidermis noch nicht schiefe steht. Unmittelbar nach der Bildung der Kanäle findet sogar eine geringe Erweiterung des äußeren Porus statt, diese steht aber sehr bald still, und damit ist die endgiltige Gestalt und Größe der Mündung gegeben. Bei dem weiteren Flächenwachstum der Epidermis wirkt die Kanalmündung wie ein selbst nicht wachstumsfähiges, mit den Kanalzellen in festem Verband stehendes Stück der Oberfläche. Die Membranen der Kanalzellen sind an ihrem oberen Rand wie von einem starren Ring zusammengehalten und müssen deshalb beim Auseinanderrücken der Seitenwände unverhältnismäßig stark in die Fläche wachsen. Dies geschieht aber interkalar, nicht an der Spitze, und die Spitzenteile, die den Saum der Mündung bilden, sind die ältesten, nicht die jüngsten Partien der Membran. Wenn das Flächenwachstum der Kanalzellen das der übrigen Epidermis-

zellen nicht bedeutend überträfe, müßte die Mündung des Kanals weiter werden, wobei allerdings die Randpartien, die normal nicht wachsen, sich dehnen müßten. Tatsächlich ist eine solche Vergrößerung des Porus gelegentlich zu beobachten (Fig. 32), wie es scheint nur an solchen Stellen, wo die Kanalzellen durch eine zwischen sie eingefügte, des Wachstums in die Fläche nicht fähige Haarzelle in ihrem Wachstum gestört sind. Das Lumen in den äußeren Teilen der Kanalzellen verschwindet meistens ganz, lange bevor die Außenmembran ihre endgiltige Mächtigkeit erreicht hat. Der Ort, den das Lumen Anfangs einnahm, bleibt aber immer durch eine fadenförmige Membranpartie von abweichendem Lichtbrechungsvermögen bezeichnet, bei *H. acicularis* sogar durch einen dünnen Zellulosestrang innerhalb der kutikularisierten Schichten.

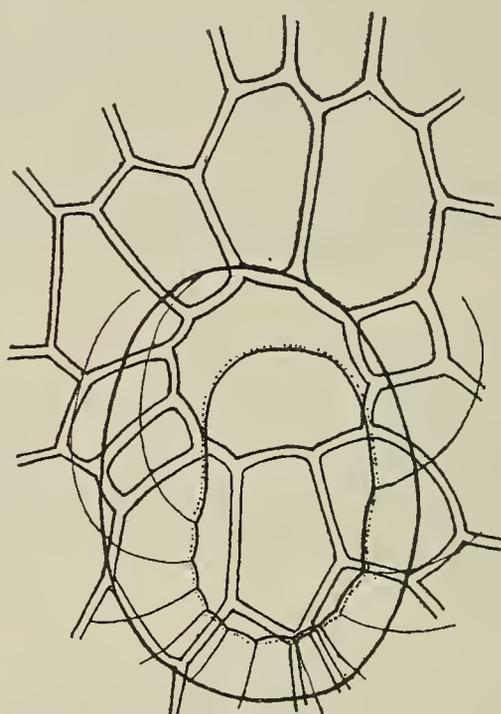


Fig. 32. *Hakea leucoptera*, eine Spaltöffnung mit abnorm großem Kanaleingang, dessen Kontur zur Hervorhebung mit Punkten gesäumt, von der Fläche.

Die Erweiterung der Kanäle im inneren Teil ist auf ein starkes Flächenwachstum der begrenzenden Membranen zurückzuführen. Würde der Abstand der Kanalzellen im Grund ebenso konstant erhalten wie an der Mündung, so müßte das Volumen der Zellen sich bedeutend vergrößern, während die Kanalwände schwächer wachsen würden.

Die Bildung der Höcker im Innern der Kanäle (Fig. 15) scheint nach dem Modus selbsttätigen Membranwachstums vor sich zu gehen, der für die Verlängerung der Kanalzellen in Abrede gestellt werden mußte. Eingeleitet wird die Höckerbildung sicher durch eine Ausbuchtung der noch dünnen Membran (Fig. 11, 12), aber anstatt daß dieser Membranteil unter dem Einfluß des berührenden Zellplasmas sich, weiter dünn bleibend, ausstülpt, wird der Höcker bei Zunahme der Länge und des Volumens massiv. Durch plastische Dehnung einer Zone von der Basis des Höckers und Apposition von Membranlamellen den Vorgang zu erklären, wäre ziemlich gekünstelt. Viel wahrscheinlicher ist zentrifugales Wachstum durch Intussuszeption.

Eine andre Deutung als die für das Wachstum der Höcker angenommene ist nun für einen anderen Bestandteil der Epidermis-membran überhaupt nicht zu finden. Bei *Hakea suaveolens* (Fig. 28), *acicularis* u. a. sind die Außenwände der Epidermis nicht eben, sondern über den Seitenwänden, quer wie längs verlaufenden, ziehen sich niedrige Wülste hin, so daß die ganze Epidermis durch ein erhöhtes Netzwerk gefeldert erscheint. Durch Ausstülpung der noch dünnen Außenwand können diese Kämmе, die genau über der Grenze zweier Zellen liegen, natürlich nicht entstehen, sondern nur durch lokal gesteigertes zentrifugales Dickenwachstum, und zwar der Kutikularschichten. Auf den feineren Bau der Epidermis-außenwand, der noch komplizierter zu sein scheint als Nägeli und de Bary ihn darstellen, soll hier nicht eingegangen werden.

### **Lyginia barbata.**

Im Anschluß an *Hakea* mag die Epidermis einer australischen *Restionacee*, *Lyginia barbata* R. Br.<sup>1)</sup>, geschildert werden, bei der ein ähnlicher ökologischer Effekt auf anderem Weg erreicht wird

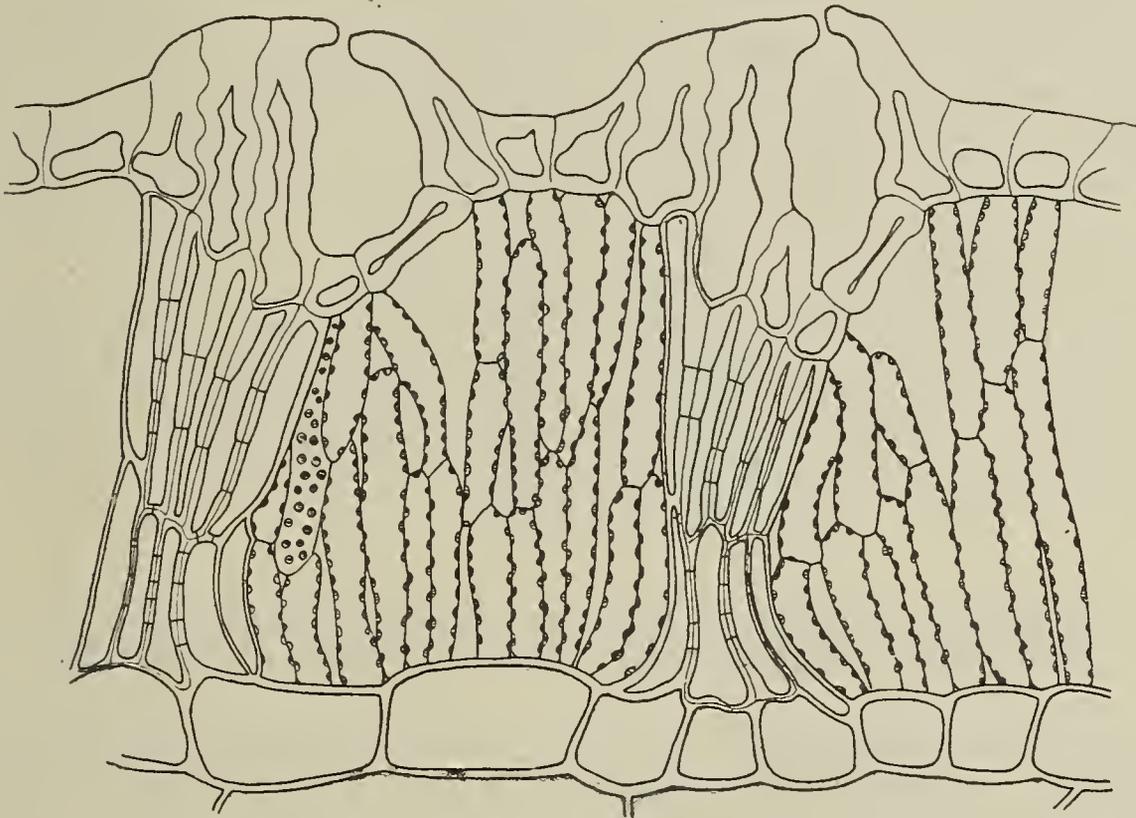


Fig. 33. *Lyginia barbata*, Längsschnitt der Stengelrinde; die Stengelspitze würde im Bild rechts liegen.

(Fig. 33). Das Mesophyll der cylindrischen Assimilationsorgane besteht aus abwechselnden Gruppen von Chlorophyllparenchym- und Sklerenchymelementen. Die über dem lockeren Palisadenparenchym liegenden, immer einer Sklerenchymgruppe genäherten Spaltöffnungen sind tief eingesenkt, weil die anschließenden Epidermiszellen sehr hoch sind. Die äußeren Spitzen der Epidermiszellen, die die äußere

<sup>1)</sup> Mir bekannt geworden aus Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der *Restionaceae*. (Englers Jahrbücher. 13. 1891.)

Atemhöhle umschließen, liegen rings herum im gleichen Niveau, dagegen liegen ihre Innenwände auf der Parenchymseite weiter nach außen als auf der Sklerenchymseite. So kommt es, daß die Schließzellen nicht parallel zur Stengeloberfläche, sondern in der Radialebene stark schief stehen. Die Lagerung der Spaltöffnungen kommt augenscheinlich dadurch zustande, daß die an eine Spaltöffnung anstoßenden Sklerenchymzellen verhältnismäßig kurz bleiben und über ihnen die Epidermiszellen sich mächtig strecken, während jenseits der Spaltöffnung die Epidermis, die verhältnismäßig niedrig bleibt, durch die sich stark verlängernden Mesophyllelemente nach außen geschoben wird.

Die beiden in der Figur wiedergegebenen Spaltöffnungen lassen deutlich erkennen, worauf diese merkwürdige Verlagerung hinausläuft. Die Spaltöffnung links ist verhältnismäßig wenig schief und der Kanal über ihr ziemlich weit, die rechte ist stärker schief und infolgedessen die äußere Atemhöhle enger. Die Länge der Schließzellen als gegeben angenommen, muß also die äußere Atemhöhle um so enger sein, je stärker die Schließzellen gegen die Oberfläche geneigt sind. Der Einfluß auf die Transpirationsgröße ist nach dem oben Gesagten klar.

Nachdem durch die starke Ausprägung der Eigentümlichkeit die Aufmerksamkeit einmal auf diese gelenkt ist, fällt es nicht schwer, dasselbe Phänomen auch bei verschiedenen Arten von *Hakea* zu finden, freilich nur angedeutet. Vgl. z. B. Fig. 12, 19. Also wieder ein nicht ganz vereinzelt vorkommendes Moment, das aber nur in dem einen Fall von *Lyginia*, so weit bekannt, bis zu ökologischer Wirksamkeit gesteigert sich findet.

Die Epidermiszellen sind gelegentlich etwas schief, und zwar nach außen und oben gerichtet, also umgekehrt wie bei *Hakea*. Gilg (Taf. IX, Fig. 6) bildet sogar einen Fall ab, in dem die Verschiebung sehr ausgesprochen ist.

## Weitere Fälle von Gewebeverschiebung.

Um die Verhältnisse bei *Hakea* von einem allgemeineren Gesichtspunkt betrachten zu können, ist es nötig, nach verwandten Vorkommnissen Umschau zu halten. Solche sind seit lange in größerer Zahl bekannt. Es wird also im folgenden kurz über das Bekannte berichtet und dazu so viel von ergänzenden Daten beigefügt werden, als wir für eine vergleichende Betrachtung brauchen.

### Stylidium.

Durch Burns<sup>1)</sup> sind bei zahlreichen Arten der Gattung *Stylidium* schief liegende Epidermiszellen nachgewiesen worden. Die Epidermis der Blätter besteht bei den betreffenden Spezies

<sup>1)</sup> Burns, Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. (Flora. Bd. 87. 1900. p. 313.) Vgl. auch Mildbræd, *Stylidiaceae*. (Pflanzenreich. IV. Heft 35. 1908.)

aus Längszonen von sehr verschiedener Art. Die Teile, die Spaltöffnungen führen, zeigen keinerlei Besonderheiten. Die von Spaltöffnungen freien Längsstreifen dagegen bestehen aus oft faserförmigen, dickwandigen Zellen, deren Seitenwände nach der Blattspitze zu, umgekehrt wie bei *Hakea*, so stark verschoben sind, daß sie fast parallel zur Blattfläche laufen. Nach der Spitze hin findet der Ausgleich der Verschiebung in ganz anderer Weise statt als bei *Hakea*, vgl. Fig. 34, *St. spinulosum* R. Br.<sup>1)</sup>; die obersten Epidermiszellen sind ebenfalls lang gestreckt und, während ihre Seitenwände auf der Innenwand senkrecht stehen, ebenso orientiert wie die nach unten anschließenden, verschobenen Zellen. Gegen den Blattgrund geht die schiefe Lage der Epidermiszellen allmählich in die normale über.

Weil Burns die Blattentwicklung sehr kurz berührt, war zu ermitteln, in welcher Phase die Schiefstellung der Wände eintritt.

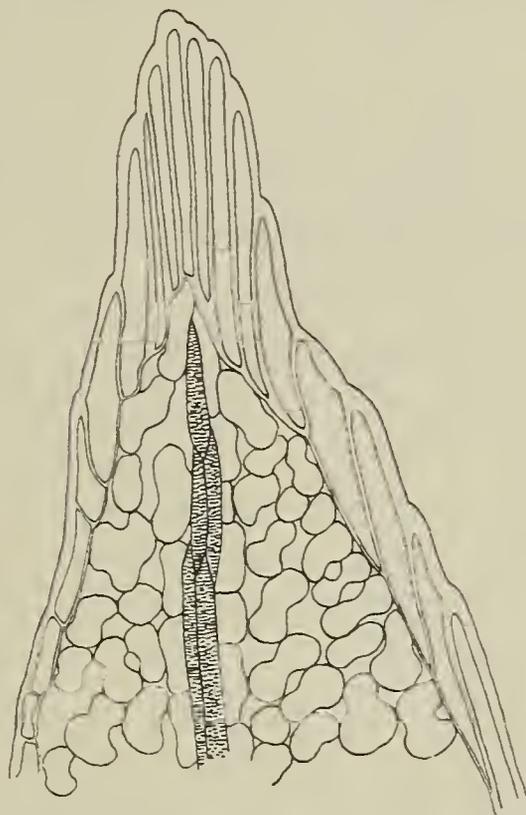


Fig. 34. *Stylidium spinulosum*, Blattspitze im Längsschnitt.

Für die Untersuchung wurde mir in entgegenkommender Weise von Herrn Geheimrat Goebel Alkoholmaterial und von Herrn Konservator Dr. Roß das Material des Herbarium regium monacense zur Verfügung gestellt. Die Blätter der von mir betrachteten Arten sind schmal lineal, dabei ziemlich dick, aber an den Rändern zu einer scharfen Schneide abgeflacht. Diese Ränder bestehen aus schief gestellten Epidermiszellen, und die Verschiebungsvorgänge sind hier sehr bequem zu studieren, weil man keine Schnitte zu machen braucht.

An ganz jungen, rundlich höckerförmigen Blattanlagen von *Stylidium spinulosum* R. Br. ist die Epidermis noch niedrig und normal orientiert. Sehr bald aber fangen die Epidermiszellen an

<sup>1)</sup> Viel länger und stärker schief sind die Epidermiszellen z. B. bei *St. piliferum* R. Br. (*saxifragoides* Lindl.).

der Blattspitze an sich stark in die Länge zu strecken (Fig. 35), und die Wände der nicht genau auf dem Gipfel stehenden Zellen werden dabei schief zur Oberfläche. Die noch normal orientierten Zellen an der Basis des jungen Blattes sind viel kleiner und plasma-reicher als die an der Spitze. Auch in späteren Stadien zeigen die Zellen der Basis dieses Verhalten, während unmittelbar über dem Grund die Schieflegung der Seitenwände eintritt. Die Verschiebung schreitet also, entsprechend der Lage der Meristemzone, von oben nach unten fort. In den Zellen, die angefangen haben sich zu verschieben, treten keine Längswände mehr auf. Das war besonders deutlich zu sehen am Rand sehr junger Blätter einer unbestimmten *Stylidium*art, wo die Seitenwände sehr bald beginnen sich zu wellen, sodaß man eingeschaltete Wände an ihrem geradlinigen Verlauf leicht erkennen könnte.

Von der Entwicklung der Hakeablätter weicht die der Blätter von *Stylidium* darin ab, daß die Schieflegung der Zellen sehr bald

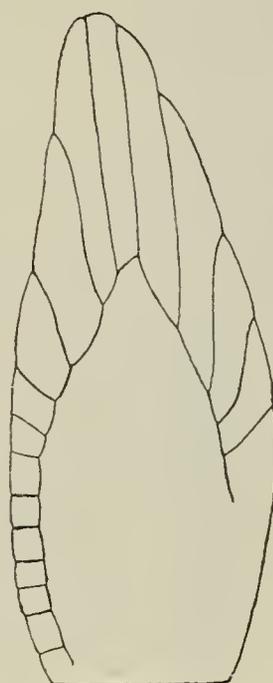


Fig. 35. *Stylidium spinulosum*, sehr junges Blatt von der Fläche gesehen.

nach ihrer Bildung aus dem Meristem erfolgt, lange bevor das ganze Blatt in der Knospe angelegt ist. Während der endgiltigen Ausgestaltung der schon schief liegenden Wände nahe der Spitze findet an der Blattbasis noch ausgiebige Zellvermehrung statt, wogegen bei *Hakea* die Schieflegung erst beim Streckungswachstum, nach Abschluß des Teilungswachstums auf der ganzen Länge des Blattes, eingeleitet wird.

Wie Burns (l. c. p. 318) schreibt, bildet „die starke Verdickung der Zellwände und die mehrfache Übereinanderlagerung . . . ein kräftiges mechanisches Gerüst“. Die Blätter der betreffenden *Stylidium*arten sind durch ihr eigentümlich gebautes Hautgewebe gegen mechanische äußere Beschädigungen und gegen Schrumpfungen in der Längsrichtung gut geschützt. Ein Kollabieren in der Quer- richtung vermag die Epidermis nicht zu verhindern, weil die starren Teile der Epidermis durch Längsstreifen von viel zarter gebauten, normal orientierten Zellen voneinander getrennt sind.

Dagegen ist nicht leicht einzusehen, was Burns meint, wenn er am selben Ort sagt: „Durch die Schiefstellung der Epidermiszellen wird derselbe Zweck erreicht wie durch eine mehrschichtige Epidermis, und bedenkt man, daß diese ganze Zellage bedeckt ist von einer Kutikula, so müssen wir darin eine vorzügliche Einrichtung gegen Vertrocknung erblicken.“ Die mehrschichtige Epidermis ist gegenüber der einschichtigen als Wasserreservoir leistungsfähiger, aber die kutikulare Wasserabgabe wird durch die Vermehrung der Schichten des Hautgewebes nicht beeinflusst, sondern diese ist einzig und allein abhängig von der Durchlässigkeit der äußeren Epidermismembran, also besonders der Kutikula, für Wasser. Die Schiefstellung der Wände erhöht nun die Wasserkapazität einer Epidermis, gleichbleibende Höhe der Zellen angenommen, keineswegs, vielmehr wird durch die bedeutende Vermehrung der Wandsubstanz der für Zellsaft übrig bleibende Raum vermindert. Zudem kann ein Gewebe, das Wasser speichert, von seinen Vorräten nur dann abgeben, wenn die Zellen kollabieren können, durch Entspannung oder gar Faltung der Wände ihr Volumen zu verkleinern vermögen. Bei den xerophilen Stylidien sind die Epidermismembranen aber so dick, daß ein Kollabieren der Zellen unmöglich erscheint; tatsächlich zeigen die dickwandigen Teile der Epidermis z. B. von *St. piliferum* an Herbarmaterial<sup>1)</sup> keine Deformierung, soweit sie nicht beim Trocknen gedrückt worden sind. Die Epidermis der Stylidien weist sich also, als normales lebendes Wasserspeichergewebe betrachtet, als keineswegs sehr zweckmäßig gebaut aus.

Man könnte allerdings daran denken, daß infolge der Form der Zellen die Wasserabgabe nach außen verhältnismäßig klein ausfällt. Die langen, schmal faserförmigen Zellen werden dem durchströmenden Wasser einen größeren Reibungswiderstand entgegensetzen als kurze weite Zellen. Diese Erschwerung der Wasserzufuhr zur transpirierenden Oberfläche könnte auf eine Trockenhaltung der Außenmembranen der Epidermis hinarbeiten, und eine nicht bis zur Sättigung imbibierte Membran verdunstet weniger Wasser als eine vollkommen gesättigte. Daß auf diesem Wege durch die Schieflegung der Epidermis eine einigermaßen beträchtliche Depression der Transpiration zustande kommt, ist aber außerordentlich unwahrscheinlich, weil bei der geringen Strömungsgeschwindigkeit des Wassers in den Epidermiszellen die Reibungswiderstände sehr klein sind und gegenüber den enormen Imbibitionskräften der Außenmembran gar keine Rolle spielen.

Wenn wir uns die faserförmigen Epidermiszellen der Stylidien mit Wasser gefüllt vorstellen, können wir höchstens in dem Verhalten dieses Hautgewebes gegenüber der von außen zugestrahlten Energie eine xerophile Anpassung erblicken. Licht- und Wärme-

<sup>1)</sup> Mildbraed (l. c. p. 71) sagt vorsichtig, die Blätter von *St. piliferum* seien „in sicco apice introrsum curvata“. Die sehr auffallende Einkrümmung wird aber nicht vermindert, wenn das Blatt in Wasser gekocht wird. Die Krümmung ist also nicht erst durch das Austrocknen des Blattes hervorgerufen.

strahlen dürften innerhalb der Epidermis eine beträchtliche Schwächung erfahren, bevor sie ins Mesophyll gelangen. Der Wärmeeffekt der in der Epidermis absorbierten Strahlen wird sich auf diese Weise weniger fühlbar machen, weil die Epidermis sich leichter abkühlen kann als das Mesophyll.

Nun ist aber für die extremsten Formen der *Stylidium*blätter eine Möglichkeit zu erwägen, von der Burns nicht spricht, nämlich daß die faserförmigen, in mehrere Schichten übereinander gelagerten Epidermiszellen am ausgewachsenen Blatt abgestorben sind. Tatsächlich ist es mir an Herbarmaterial von *Stylidium piliferum* nicht gelungen, in den schiefen Epidermiszellen eine Spur von Plasma zu entdecken, während solches in den Spaltöffnungen führenden Partien der Epidermis zu finden war. Auch in typischem subepidermalem Wassergewebe ist an trockenen Blättern der ge-

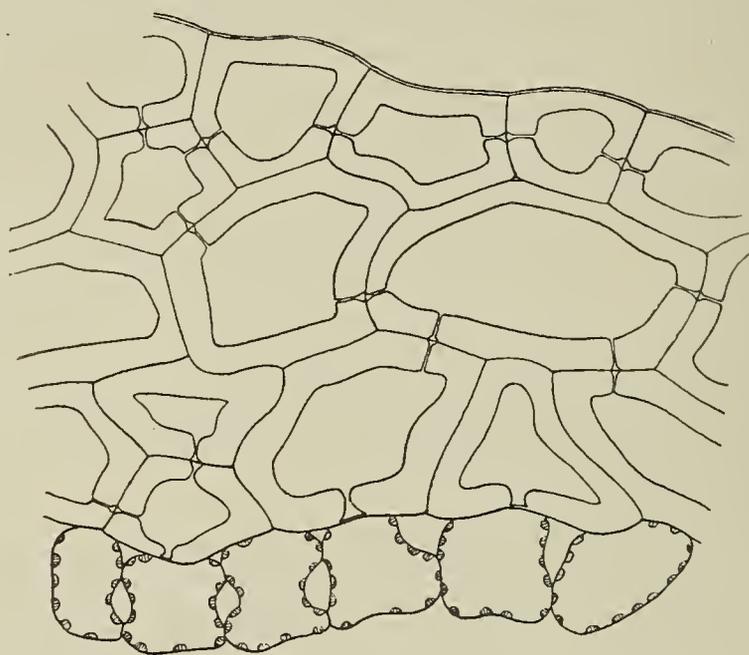


Fig. 36. *Stylidium piliferum* (*saxifragoides*), Querschnitt aus dem obersten Drittel des Blattes, medianer Teil der oberen Epidermis mit der ersten Mesophyllschicht.

schrumpfte Plasmaschlauch nicht zu übersehen, so bei *Ficus elastica* und im Blattstielgelenk der Marantacee *Ctenanthe setosa*. Nimmt man hinzu, daß behöftete Tüpfel, wie sie in den dicken Wänden dieser schiefen Epidermiszellen vorkommen (z. B. bei *Stylidium streptocarpum* nach Burns, Fig. 6, p. 319, weniger schön ausgebildet bei *St. piliferum* nach eigener Beobachtung, Fig. 36), sonst nur von tracheidalen, toten Zellen bekannt sind, so gewinnt die oben ausgesprochene Vermutung an Wahrscheinlichkeit. Außerdem ist es bei den xerophilen Stylidien ganz gewöhnlich, daß Teile von Blättern absterben, trockenhäutig werden. So hat *St. piliferum* seinen Namen von den haarförmigen gekräuselten Spitzen seiner Blätter; diese Spitzen sind tot und erinnern auffallend an die bei xerophilen Laubmoosen verbreiteten Glashaare. Bei der von Bentham<sup>1)</sup> als *Squamosae* bezeichneten Gruppe sind die ersten,

<sup>1)</sup> Bentham, Flora Australiensis. Vol. IV. 1869. p. 2.

kleinen Blätter der Rosetten am Rande breit trockenhäutig, während der Mittelstreifen grün ist. Bei *St. crossocephalum* F. Müll. zum Beispiel ist dieser skariöse Saum nur aus schief gestellten Epidermiszellen gebildet.

Wenn die schief gelegten Teile der Epidermis von *St. piliferum* wirklich tot sind und dementsprechend am lebenden Blatt Luft führen, so stellen sie eine ausgezeichnete xerophile Anpassung dar. Einmal wird durch Totalreflexion, ähnlich wie an toten Haaren, ein großer Teil des auffallenden Lichts am Eindringen in das Blatt gehindert, und zweitens sind die toten Zellen für das darunter liegende Assimilationsgewebe auch ein sehr wirksamer Schutz gegen Transpiration. Die Lumina der toten Zellen dürften ständig von Wasserdampf erfüllt sein, der von der Oberfläche der Epidermis in viel geringerer Menge entweichen kann, als wenn die Außenmembranen mit flüssigem Wasser stark imbibiert wären.

Die mit Stomata versehenen Teile der Epidermis besitzen keine ausgesprochen xerophilen Charaktere, ebensowenig die Spaltöffnungsapparate selbst. Die Verschiebung ist also nicht wie bei *Hakea*

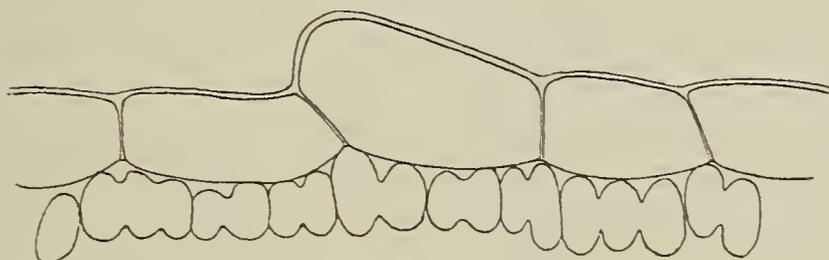


Fig. 37. *Styliidium adnatum*, Längsschnitt des Blattes.  
Die Blattspitze würde links liegen.

für die xerophile Ausstattung der Spaltöffnungsapparate nutzbar gemacht. Das Ausgangsmaterial für die Schaffung des xerophilen Typus in der Gattung *Styliidium* ist eine Epidermis, die in Teile mit und Teile ohne Spaltöffnungen differenziert ist, etwa von der Gestaltung, wie wir sie bei *St. adnatum* R. Br. finden. Bemerkenswert ist, daß die Neigung zur Schieflegung in den betreffenden Zonen auch bei *St. adnatum* vorhanden ist; man findet nämlich isolierte oder zu Gruppen vereinigte Zellen mit schiefen Seitenwänden zwischen den viel zahlreicheren normal orientierten (Fig 37). Ob die senkrechte Stellung der spaltöffnungsfreien Teile der Epidermis hier primitiv oder durch Reduktion zustande gekommen ist, läßt sich natürlich nicht entscheiden.

### Schiefe Palisaden.

Von Elementen des Mesophylls, die Verschiebung erleiden können, sind zunächst die Palisaden zu nennen. Pick<sup>1)</sup> war der erste, der darauf hinwies, daß nicht selten die Palisaden in Blättern

<sup>1)</sup> Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. (Botan. Centralblatt. XI. 1882. p. 443.)

bezw. assimilierenden Sproßachsen schief auswärts gegen die Spitze gerichtet sind. Heinricher<sup>1)</sup> und Lazniewski<sup>2)</sup> haben dann noch viele Fälle kennen gelehrt, über die Entwicklungsgeschichte scheinen noch keine eingehenderen Beobachtungen vorzuliegen. Ich habe deshalb das Blatt von *Muscari botryoides* Mill. untersucht. Die Palisaden werden in normaler Orientierung angelegt. Während sie noch fast interstitienlos miteinander und mit der Epidermis zusammenhängen (später lockern sie sich stark), fangen sie nahe der Blattspitze an sich zu verschieben, und die Bewegung schreitet, wie bei der Wachstumsverteilung des Monokotylenblatts zu erwarten, allmählich nach unten fort. An der Blattspitze wie am Grund vollzieht sich der Übergang von der vertikalen zur schiefen Stellung allmählich.

Die Verschiebung der Palisaden aus der Vertikalen erfolgt in allen mir bekannten Fällen im gleichen Sinn, nämlich von innen und unten nach außen und oben. Ebenso ist bei allen Blättern, die ich daraufhin untersuchte (außer Monokotylen *Arenaria longifolia*, *Dianthus caesioides*, *Armeria vulgaris*, *Asperula tinctoria*, *Achillea ptarmica*), die Blattentwicklung basipetal. Eine Ausnahme bildet *Hakea leucoptera*, bei der die sehr wenig verschobenen Palisaden in der gewöhnlichen Richtung abgelenkt erscheinen, während die Blattentwicklung akropetal ist. Auch in assimilierenden Sproßachsen erfolgt die Ablenkung, soweit mir bekannt, in derselben Richtung. So z. B. bei der Restionacee *Elegia* (vgl. Flora. Bd. 100. p. 532), wo die Entwicklung der Internodien wahrscheinlich basipetal ist, und bei *Spartium junceum* (Leguminose) mit akropetaler Internodienentwicklung.

Pick bringt das Phänomen in Beziehung zum Licht, indem er diesem eine richtende Wirkung zuschreibt. Daß davon nicht wohl die Rede sein kann, haben die Ausführungen von Heinricher (l. c.) und Haberlandt<sup>3)</sup> dargetan. Und, die Richtigkeit der Pickschen Annahme sogar vorausgesetzt, könnte natürlich der Vorgang schwerlich einfach der sein, daß die Palisaden ihre Lage selbsttätig verlassen und eine andre einnehmen. Es bleibt also kaum eine andre Erklärung übrig als die von Heinricher gegebene und auch von Haberlandt angenommene, daß die Palisaden passiv durch das Wachstum der angrenzenden Gewebe verschoben werden. Welche physiologische bzw. ökologische Bedeutung dem Vorgang in gewissen Fällen zukommen kann, haben Pick und Lazniewski auseinandergesetzt.

### Blattgelenk der Marantaceen.

Für die Blätter der Marantaceen ist charakteristisch eine unter der Lamina liegende cylindrische Anschwellung des Stiels,

<sup>1)</sup> Heinricher, Über isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. (Jahrb. f. wiss. Bot. XV. 1884. p. 502.)

<sup>2)</sup> Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. (Flora. Bd. 82. 1896. p. 224.)

<sup>3)</sup> Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Auflage. 1904. p. 258.

ein bei heliotropischen Bewegungen tätiges Gelenk, dessen anatomischer Bau schon mehrfach geschildert worden ist.<sup>1)</sup> Der auffälligste Bestandteil des Gelenks ist ein mächtiges, aus radial gestreckten, lang prismatischen Zellen bestehendes Wassergewebe. Uns interessieren nur die Fälle, in denen die Zellen des Wassergewebes in der jeweiligen Radialebene schief zur Oberfläche gestellt sind. Ein Beispiel hierfür ist *Ctenanthe setosa* Eichl. Das Wassergewebe liegt zwischen dem zentralen, von Leitbündeln durchzogenen Parenchym und einer subepidermalen, Chlorophyll führenden Zellschicht. Im größten Teil des Gelenks sind die Wassergewebezellen sehr lang gestreckt und von innen und unten schief nach außen und oben gestellt (Fig. 39). An der Basis des Gelenkpolsters (Fig. 38) verliert sich das Wassergewebe ringsum sehr allmählich

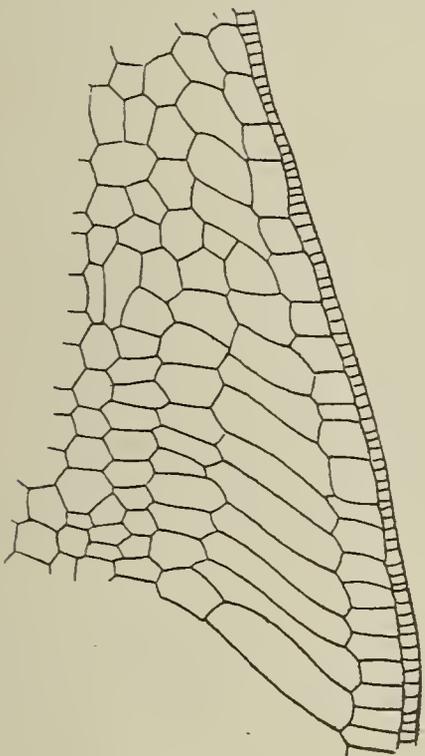


Fig. 38.

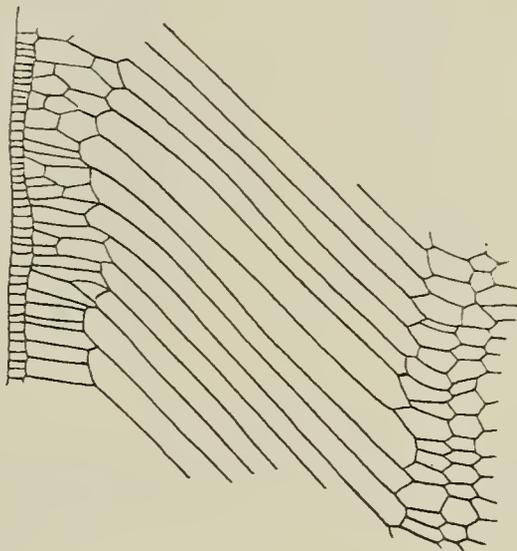


Fig. 39.

Fig. 38 u. 39. *Ctenanthe setosa*. Längsschnitte vom Blattstielgelenk, Fig. 38 von der Basis, Fig. 39 aus der Gelenkmitte.

in das Stielparenchym, indem die Zellen niedriger werden und ihre Seitenwände sich der normalen Lage nähern. Nach oben zieht das Wassergewebe sich auf der Blattunterseite etwa 2—4 cm weit auf den Mittelnerv fort, wird ganz allmählich niedriger und schmaler und geht schließlich als scharfe Zunge ohne deutliche Grenze in das Parenchym des Nervs über. Oberseits findet es gegen die Blatt-

<sup>1)</sup> Körnicke, Fr., Monographiae Marantacearum Prodomus. (Nouv. Mém. de la Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou. T. XI. 1859. p. 336.) — Petersen, *Marantaceae*. (In: Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. Teil II. Abteil. 6. 1889. p. 34.) Die Orientierung der Wassergewebezellen im Anschluß an Körnicke unrichtig dargestellt. — Debski, Über den Bau u. d. Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen. (Anzeiger der Akademie d. Wiss. in Krakau. 1895. p. 244.) Ist ein ausführliches deutsches Résumé über eine polnisch geschriebene Arbeit des Verf. in den Abhandl. d. Akad. von Krakau. T. 31. 1896.) — Schwendener, Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin. 24. 1896. p. 535.)

spitze hin zugleich mit dem scharf über den Ansatz der Lamina vortretenden Gelenkpolster seinen unvermittelten Abschluß (Fig. 40). Der Ausgleich der Schiefheit vollzieht sich hier auf einem sehr kleinen Raum, innerhalb weniger Zellen, und das wird, ähnlich wie an der Blattspitze von *Stylidium*, ermöglicht durch die Oberflächen-gestaltung. An der scharfen Krümmung, die die Epidermis hier macht, stehen die stark verkürzten Zellen des Wassergewebes schon senkrecht zur Oberfläche und doch noch parallel zu den abwärts anschließenden Zellen, die schief zum zugehörigen Stück der Oberfläche geneigt sind. Jenseits der Krümmung, gegen die Spreite hin, sind die Zellen, eben weil sie sich senkrecht zur Epidermis orientieren, sogar noch weiter nach der Richtung verschoben, in der die Ablenkung der schiefen Zellen erfolgt. Doch wird das ziemlich verdeckt durch die Abnahme der Höhe der Zellen.

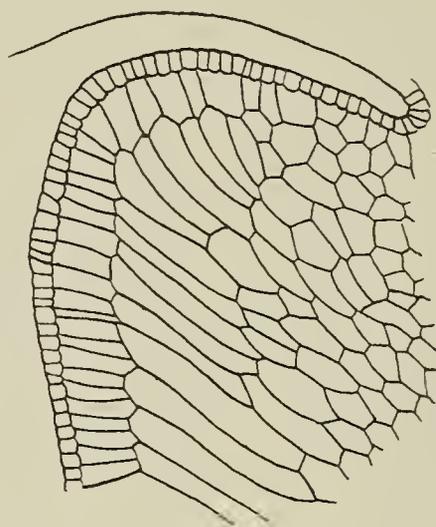


Fig. 40. *Ctenanthe setosa*. Längsschnitt von der oberseitigen Endigung des Blattstielgelenks.

Was Debski an der Entwicklungsgeschichte des Wassergewebes bemerkenswert findet, „ursprünglich genau horizontale Streckung, sowie vollständiges Fehlen von Teilungen der Zellen während der Streckung“, kann ich nach Beobachtungen an *Ctenanthe setosa* bestätigen. In Fig. 41 sind die Zellen der Schicht, die später das Wassergewebe darstellt (der zweiten unterhalb der Epidermis), noch senkrecht zur Oberfläche orientiert, in Fig. 42 erscheinen sie schon bedeutend vergrößert, der Länge wie der Weite nach, und schief gestellt. Zu ergänzen ist nur, daß die Schieflegung oben beginnt und abwärts, gegen das basale Meristem hin, fortschreitet. Beim Beginn der Verschiebung sind die Zellen schon palisadenförmig gestreckt, doch vergrößern sie sich noch bedeutend nach allen Dimensionen.

### Der Vorgang der Verschiebung.

Es handelt sich nun darum, eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie die Verschiebungsvorgänge, geometrisch betrachtet, verlaufen. Wenn zum Beispiel die Innenwand jeder Epidermiszelle von der Projektion der Außenwand auf die Mesophylloberfläche

weg gegen die Blattspitze (*Hakea*) oder gegen den Blattgrund (*Stylidium*) verschoben erscheint, so kann beides dadurch zustande gekommen sein, daß die Außenwand sich an der ruhenden Innenwand vorbeibewegt hat (bei *Hakea* von oben nach unten, bei *Stylidium* umgekehrt), oder die Innenwand an der ruhenden Außenwand vorbei (bei *Hakea* von unten nach oben, bei *Stylidium* umgekehrt), oder dadurch, daß beide Bewegungen kombiniert sind. Wenn wir von den Phänomenen des gleitenden Wachstums einzelner Zellen innerhalb der Gewebe absehen, kann bei akropetaler Entwicklung, wie sie bei *Hakea* vorliegt, nur spitzwärts gerichtete Bewegung der Gewebe eintreten. Auch bei basipetaler Entwicklung (*Stylidium*) ist auf den das Blatt tragenden Stengel hinggerichtete Bewegung natürlich nicht möglich. Es ist aber wohl gerechtfertigt, hier die Bewegungsvorgänge auf die zuerst ausgewachsene Blattspitze zu beziehen. Und relativ zur Spitze führt

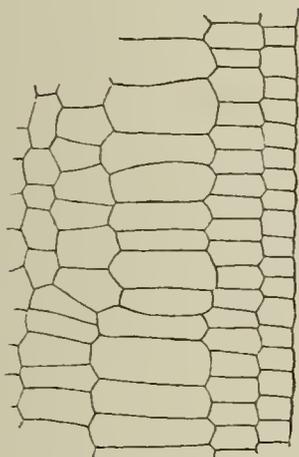


Fig. 41.

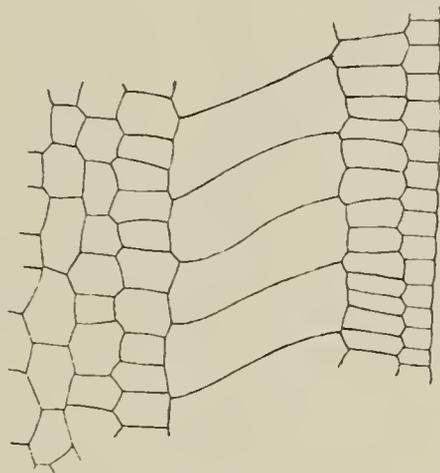


Fig. 42.

Fig. 41 u. 42. *Ctenanthe setosa*. Längsschnitte von einem jungen Blattstielgelenk.

alles Wachstum zu basipetaler Bewegung. Gehen wir also davon aus, daß bei basipetaler Entwicklung nur basalwärts gerichtete Bewegung in den Geweben erfolgt, bei akropetaler nur spitzwärts gerichtete, so läßt sich aus dem Sinn der Ablenkung der verschobenen Gewebe entnehmen, welche Zone den Anstoß zur Verschiebung gibt.

Bei *Hakea* muß dann die Verschiebung der Epidermis darauf zurückgeführt werden, daß die Innenwände der Epidermiszellen samt dem von ihnen umschlossenen Gewebe sich gegen die Spitze zu an den Außenwänden vorbeischieben. Der Prozeß wird an der Blattbasis in der Weise beginnen, daß in einigen Zellen die Innenwand stärker wächst als die Außenwand. In der Zelle 1, die der Basis am nächsten liegt (vgl. die schematische Figur 43), steht die untere Seitenwand (*a*) noch senkrecht, die obere Seitenwand (*b*) ist dadurch, daß die Innenwand sich stärker gestreckt hat als die Außenwand, etwas schief. In der Zelle 2 summiert sich zu der durch eigene Wachstumstätigkeit erzeugten Verschiebung der Wand *c* noch der von der Zelle 1 ausgeübte Schub, die Wand *c* ist also

schon stärker geneigt als die Wand *b*. Und so pflanzt sich die Verschiebung mit zunehmender Amplitude fort bis zur Zelle 3, deren obere Seitenwand (*d*) schon beträchtlich schief steht. Wenn nun die Außenmembranen der Zellen im Wachstum dauernd hinter den Innenwänden zurückblieben, müßte irgendwo eine Zerreißung eintreten. Es muß also die Differenz in der Länge dadurch kompensiert werden, daß in einer weiter von der Basis entfernten Zone (Zelle 5—7) die Außenwände stärker wachsen als die Innenwände. Zwischen den beiden sich entgegengesetzt verhaltenden Zonen mag eine Übergangszone liegen (in der Figur repräsentiert durch die Zelle 4), in der Außen- und Innenmembran gleich schnell wachsen.

Die Verschiebung schreitet weiter gegen die Spitze fort, indem sukzessive auch in den Zellen 4—7 die Innenwände im Wachs-

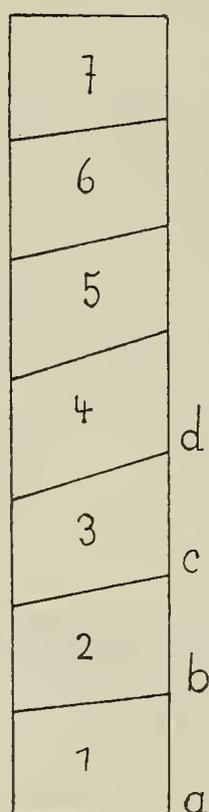


Fig. 43. Erklärung im Text. Links Außen-, rechts Innenseite.

tum die Außenwände zu überholen beginnen, so daß Innen- und Außenmembranen gleiche Länge erreichen und die Seitenwände zu den weiter gegen den Blattgrund gelegenen parallel, d. h. zur Oberfläche schief werden. Oberhalb der Zelle 7 muß dann wieder Kompensation geschaffen werden, dadurch, daß hier die Außenwände sich früher zu strecken beginnen als die Innenwände. Eine mäßige Verschiebung der Seitenwände kann also durch die ganze Blattlänge hin zustande kommen, wenn, von der untersten Zone an der Basis abgesehen, die Außenwände früher in die Streckung eintreten als die Innenwände. An der Spitze des Blattes bleibt eine Zone endgiltig erhalten, in der durch stärkere Verlängerung der Außenwand Kompensation erfolgt, im übrigen aber erreicht am Ende jede Innenwand dieselbe Länge wie die zugehörige Außenwand, so daß die Seitenwände parallel stehen.

Die Epidermis erscheint schon auf der ganzen Blattlänge verschoben, bevor die Verschiebung an irgend einer Stelle das Maximum erreicht hat. Wie dann die lange andauernde Steigerung der Verschiebung zustande kommt, läßt sich im einzelnen nicht angeben, weil nicht zu ermitteln ist, ob der ganze Prozeß der Verschiebung vom ersten Anfang bis zum Abschluß einheitlich und stetig verläuft, oder ob kompliziertere Oszillationen und Regulationen, etwa in Form von zahlreichen Verschiebungswellen, die der ersten gleichen, im Spiel sind.

Sichergestellt dürfte aber der Punkt sein, daß der Anstoß zu der Verschiebung durch das Binnengewebe gegeben wird, während das Wachstum der Epidermis nur kompensatorisch tätig ist.

Bei *Stylidium* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, nur ist die Blattentwicklung basipetal. Nach dem oben Gesagten sind innerhalb des Gewebekörpers nur basal gerichtete Bewegungen möglich, es muß also, damit die Lagerung der Epidermiszellen zustande kommen soll, wieder, wie bei *Hakea*, das Binnengewebe an der Epidermis vorbeiwachsen; nur so können die Seitenwände der Epidermiszellen ihre schiefe Lage von oben und außen nach unten und innen annehmen. Im ersten Anfang der Blattentwicklung spielt aber ein anderer Faktor eine Rolle, den Burns sogar ausschließlich für die Verschiebung verantwortlich macht, wenn er sagt, die schiefe Lage der Epidermiszellen werde durch Spitzenwachstum herbeigeführt.<sup>1)</sup> An der ganz jungen Blattanlage strecken sich nämlich die Epidermiszellen auf der äußersten Blattspitze in die Länge, und dadurch werden die Außenwände der nach unten anstoßenden Zellen veranlaßt, stärker zu wachsen als die Innenwände, so daß die Seitenwände gegen die Blattspitze hin sich neigen. Hier haben wir also zunächst aktive Bewegung der Außenwände an den Innenwänden vorbei gegen die Spitze. Wenn aber das Spitzenwachstum des Blattes abgeschlossen ist, hört diese spitzenwärts gerichtete Bewegung auf, und die basipetale Streckung des Binnengewebes, die sich an der Spitze mit der akropetalen der Epidermis kombiniert und die Schieflegung steigert, bleibt bei der Verschiebung des weiteren Epidermiszuwachses — das Meristem des Blattes ist ja während der Verschiebung der älteren Teile noch tätig — allein aktiv beteiligt. Nicht zu vergessen ist, daß diese Differenzen im Wachstum, die zur Verschiebung führen, von der Spitze abgesehen, nur auf gewissen Längszonen stattfinden, während der Spaltöffnungen tragende Rest der Blattoberfläche von der Verschiebung ganz unberührt bleibt. Auf der Grenzzone zwischen den am stärksten sich verschiebenden Partien und den gerade bleibenden Teilen findet natürlich in der Richtung quer zur Blattachse allmählicher Ausgleich statt, wie am Grund in der Längsrichtung. Auf dem Blattquerschnitt kommt das darin zum Ausdruck, daß die Übereinanderschichtung der Epidermiszellen nach den Seiten allmählich abnimmt und zuletzt ganz aufhört (vergl. Burns Figur 31).

<sup>1)</sup> l. c. p. 317.

Das Verhalten der beteiligten Gewebe im Gelenkpolster der Marantaceen und in Blättern mit schiefen Palisaden ist dem der Epidermis von *Stylidium* ganz analog vorzustellen. Ein Unterschied liegt zunächst darin, daß nicht die Teile der Epidermis zu verschiedener Zeit sich strecken, sondern daß die Epidermis als Ganzes, bzw. Epidermis + eine Mesophyllschicht, der zweiten bzw. der dritten Mesophyllschicht samt Binnengewebe gegenübersteht, wobei die zwischenliegende erste bzw. zweite Schicht des Mesophylls die Verschiebung erleidet. Außerdem wird, was wichtiger ist, der Anfang der Schieflegung nicht an der Oberfläche, sondern mitten im Gewebeverband gemacht, es ist also von Anfang an nur basal gerichtete Bewegung möglich. In der Zone, wo die Verschiebung beginnt, gibt die Verlängerung des Binnengewebes den Anstoß. Die jungen Palisaden, um bei dem einen Beispiel zu bleiben, werden im Längsschnitt hier trapezförmig, und dies wird nicht durch nachfolgendes gesteigertes Wachstum der Epidermis korrigiert. In der nach unten anschließenden Zone muß die Epidermis sich entsprechend stärker strecken als das Binnengewebe. Es läuft also eine Zone stärkeren Wachstums der Epidermis vor einer Zone stärkeren Wachstums des Binnengewebes von oben nach unten her. An der Basis des ausgewachsenen Blattes folgt auf die Streckung der Epidermis keine entsprechende Streckung des Binnengewebes, die Palisaden mit parallel schiefen Seitenwänden gehen also durch trapezförmige in normal gestellte über.

So weit erscheint es möglich, die beobachteten Verschiebungen auf ein Vorbeiwachsen der Binnengewebe an den äußeren Geweben zurückzuführen. Das gelingt aber nicht bei den Palisaden des Blattes von *Hakea leucoptera*, die nach außen und oben orientiert sind, trotzdem durch das akropetale Wachstum die Epidermiszellen in der umgekehrten Richtung abgelenkt werden. Die Verschiebung der Palisaden und der eingestreuten sklerenchymatischen Idioblasten („Stützzellen“) ist neben der Schiefheit der Epidermis sehr gering, aber doch nicht zu übersehen. Und die Verschiebung der Palisaden ist schon sichtbar, bevor die Schieflegung der Epidermis ganz abgeschlossen ist. Es kann also nicht angenommen werden, die Verschiebung werde durch basal gerichtetes Vorbeiwachsen des Binnengewebes an Palisaden + Epidermis herbeigeführt, wobei die zumeist (bis zum Abschluß der Epidermisverschiebung) akropetale Wachstumsrichtung des Blattes in basipetale verkehrt sein müßte. Vielmehr muß die Palisadenschicht ihre Verschiebung demselben Wachstumsvorgang verdanken wie die Epidermis. Als eigentlich aktiv haben wir, wenn wir bei den bis jetzt festgehaltenen Vorstellungen bleiben, in diesem späten Stadium des Blattwachstums also die Zone zu betrachten, die von den Innenmembranen der Epidermis, den Außenwänden der Palisaden und den subepidermalen Ästen der Stützzellen gebildet wird. Langsamer als diese Zone wächst einerseits die Außenmembran der Epidermiszellen, andererseits das Binnengewebe innerhalb des Palisadenrings. So wird für die Palisaden derselbe Effekt erreicht, wie wenn das Binnengewebe aktiv von oben nach unten an der

Epidermis vorbeigleitet. Ebenso muß bei *Spartium* die Epidermis als aktiv gegenüber dem Binnengewebe bezeichnet werden.

Daß die Palisaden an aufrechten Assimilationsorganen, wenn überhaupt, immer im selben Sinn verschoben erscheinen, nämlich nach außen und oben, ist vielleicht ein Hinweis darauf, daß die Verschiebung die Palisaden tatsächlich in eine günstige Lage zum Licht bringt, wie Pick und Lazniewski wollen.

---

Gemeinsam ist den Fällen, in denen am ausgewachsenen Organ die Zellen der Epidermis oder des Mesophylls nicht senkrecht zur Oberfläche stehen, nur das eine, daß diese Orientierung nachträglich, bei der Zellstreckung, erworben wird. Wenn wir je nach der Richtung der Organentwicklung Bewegung nur in einem Sinn annehmen, muß die aktive Rolle bei der Verschiebung in den meisten Fällen dem Binnengewebe, aber doch gelegentlich der Epidermis zugesprochen werden. Nach dem gegebenen Erklärungsversuch scheint also eine durchgreifende Gesetzmäßigkeit zu fehlen. Mit der Bezeichnung aktiv soll dabei über mechanische Beziehungen, d. h. über Druckverhältnisse, nichts ausgesagt sein; das Wort soll nur zum Ausdruck bringen, daß das betreffende Gewebe durch verfrühte Streckung die Verschiebung in die Wege leitet.

Bleibt das Binnengewebe bis dicht zur Epidermis solidarisch, so wird die Epidermis selbst verschoben, indem die Innenwände der Epidermis mit dem Mesophyll zusammengehen, während die Außenwände zurückbleiben. Schließt ein Teil des Mesophylls sich in der Wachstumsverteilung an die Außenwand der Epidermis an, so bleibt die Epidermis oder sogar noch eine Mesophyllschicht mit ihr (*Ctenanthe*) gerade und die zwischen den antagonistischen Zonen liegende Schicht (z. B. die Palisaden) wird verschoben.

Der endliche Ausgleich der Verschiebung, d. h. der Übergang von den schiefen Zellen zu den normal gestellten, vollzieht sich in Geweben, die in der Längsrichtung ungestört zusammenhängen, sehr allmählich, ebenso wie der Beginn und die Steigerung der Schiefheit in der Zone, wo die Verschiebung anfängt. An freien gekrümmten Oberflächen (Blattspitze von *Stylidium*, Grenze zwischen Spreitenoberfläche und Gelenkpolster bei *Ctenanthe*) erfolgt der Übergang dagegen auf einer Zone von sehr geringer Ausdehnung.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [BH\\_26\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Über die Epidermis der Blätter von Hakea und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum. 159-187](#)