

# I.

## Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane.

Von

**Dr. G. Volkens.**

(Hierzu Tafel I.)

---

Wenngleich in letzterer Zeit mehrfach Arbeiten erschienen sind, in welchen den Beziehungen zwischen anatomischem Bau und Klima und Standort nachgegangen wird, scheint es mir dennoch nicht überflüssig, durch die folgenden Ausführungen den bekannten Beobachtungen einige neue hinzuzufügen. Massgebend für den Werth des Mitzutheilenden war mir einmal die Thatsache, dass obige Beziehungen von einigen Botanikern<sup>1)</sup> noch immer geleugnet werden, dann auch die Erkenntniss, dass in vielen Fällen, wo es ganz im Allgemeinen darauf ankommt, einen Zusammenhang zwischen Bau und Funktion pflanzlicher Gewebe oder Elementarorgane aufzudecken, der von mir eingeschlagene Weg einer Vergleichung zwischen Structur und äusseren Vegetationsbedingungen wegen der Schwierigkeit des experimentellen Verfahrens der einzige ist, der zum Ziele führt.

Gegenstand nachstehender Untersuchungen sind in erster Linie die Einflüsse, welche die Trockenheit des Standortes und Klimas auf den Bau der Vegetationsorgane ausübt. Um hier zu einem Resultat zu gelangen, kann man drei Wege einschlagen. Entweder man vergleicht Exemplare ein und derselben Species, welche in trockner Luft und Erde, sei es nun im Freien erwachsen, sei es im Laboratorium cultivirt waren, mit solchen, die sich bei sonst gleichen Bedingungen günstigerer Feuchtigkeitsverhältnisse erfreuten, oder man vergleicht alle die Arten einer Gattung resp. die Gattungen einer Familie mit einander, die sich neben

---

<sup>1)</sup> Vergl. z. B. A. de Candolle: Constitution dans le règne végétal etc. Archives des sc. phys. et nat. nouv. pér. t. L. Genève 1874.

anderem auch durch die Differenz im Wasserreichthum ihrer specifischen Standörter unterscheiden, oder endlich man unterwirft ohne Auswahl die sämmtlichen Charakterpflanzen bestimmter, sich durch Trockenheit auszeichnender Erdstriche einer prüfenden Untersuchung. Die drei Methoden, die nach der Reihe von mir angewendet worden sind, haben nicht gleichen Werth; die erste wird die sichersten, die letzte immer nur bedingungsweise richtige Resultate ergeben.

Theoretisch betrachtet, vermag die Pflanze auf mancherlei Weise gegen die Dürre zu reagiren. Ist der Standort ein derartiger, dass der Pflanze unterirdische Wasserquellen zu Gebote stehen und nur die der Luft exponirten Theile starker Trockenheit ausgesetzt sind, so kann sie durch eine Vermehrung des Absorptions- und Leitungssystems dem gesteigerten Wasserbedürfniss entgegenkommen. Ist Boden und Luft gleich trocken, die Pflanze also nicht in der Lage, grosse Transpirationsverluste der oberirdischen Organe durch steten Wassernachschub von unten her zu ersetzen, so ist es naheliegend, dass die Natur darauf Bedacht nimmt, möglichst sparsam mit dem vorhandenen Wasservorrath umzugehen. Sie wird Schutzmittel schaffen müssen, die eine allzu lebhafte Transpiration entweder überhaupt verhüten oder doch deren schädliche Folgen in den Zeiten der Noth vorübergehend abzuschwächen im Stande sind. — Vorausgesetzt bei dieser Annahme ist, dass die Transpiration ein Vorgang sei, dem gegenüber das Pflanzenindividuum eine passive Rolle spielt. Wäre dies nicht der Fall, die Transpiration ein physiologischer Prozess, der von äusseren Agentien wie Wärme und Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre nicht direct abhängig ist, so hätten mechanisch die Verdunstung hemmende Schutzmittel gar keinen Sinn. Dies ist nothwendig zu betonen und verlangt hier darum ein näheres Eingehen, weil in neuerer Zeit in der That Ansichten über die Transpiration laut geworden sind, die sich mit jener hypothetisch von mir ausgesprochenen ungefähr decken. Sorauer<sup>1)</sup> behauptet wörtlich: „Die Verdunstung ist ein physiologischer und kein mechanischer d. h. dem am toden Körper gleicher Structur stattfindenden Vorgänge vergleichbarer Prozess.“ Ganz in Uebereinstimmung damit stellt er das Gefüge des verdunstenden Apparates als bedeutungslos für die Grösse der Transpiration hin, obgleich es schwer zu verstehen ist, wie er andrerseits zugeben kann, dass eine dichtere, stärker cuticularisirte Membran dem Durchgang von Wasser grössere Schwierigkeiten bieten muss. Während Sorauer die physiologischen Vorgänge selbst, welche die Transpiration veranlassen sollen, nur vermuthungsweise auf Oxydationsvorgänge zurückzuführen weiss, prä-

<sup>1)</sup> Sorauer: Studien über die Verdunstung. Forschungen auf dem Gebiet der Agriculturphysik, herausgegeben. v. Wollny III. 4. 5.

cisirt Wiesner<sup>1)</sup> dieselben näher, indem er das Licht als ausschlaggebend für dieselben hinstellt. Nach ihm sollen die Lichtstrahlen beim Passiren des Chlorophyllfarbstoffs sich in Wärmestrahlen umsetzen und so eine Transpiration erzeugende Temperatursteigerung innerhalb der Gewebe hervorrufen. Die Möglichkeit dieses Vorganges muss ohne weiteres zugegeben werden, nur liegen bisher in der Literatur nirgend directe Beobachtungen darüber vor, und alle Angaben, die über die Eigenwärme assimilirender Gewebe gemacht worden, entbehren einer sicheren Begründung. Wiesner's Schlüsse selbst sind indirecte. Er zieht sie aus Versuchen, die für ihn als positives Resultat ergeben, dass Pflanzen im Licht stärker transpiriren als im Dunkeln und chlorophyllführende stärker als etiolirte. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die Wiesner'schen wie die Sorauer'schen Experimente in Bezug auf ihre Exactheit<sup>2)</sup> einer Kritik zu unterziehen und muss ich mich darauf beschränken, meine eigne Auffassung der Transpiration und die sich daraus ergebenden Schutzmittel der Pflanzen in Kurzem darzulegen.

Die Transpiration der Pflanzen ist ein rein physikalischer Prozess und in Bezug auf ihre ursächlichen Momente vollkommen der Verdunstung einer freien Wasseroberfläche an die Seite zu stellen. Ihre Intensität hängt im Wesentlichen ab von zweierlei Factoren: der Dampfspannung der umgebenden Luft und der Natur der verdunstenden Membran resp. Flüssigkeit.

Denken wir uns eine im Freien vegetirende Pflanze. Wasserdampf wird abgegeben einmal direct in die Luft von der Gesamtoberfläche der Epidermis, dann durch die Spaltöffnungen hindurch von sämmtlichen Zellmembranen, die im Innern die Intercellularräume begrenzen. Von vornherein haben wir also eine geringe Transpiration da zu erwarten, wo die verdunstende Fläche eine geringe ist, mit andern Worten, wo eine verminderte Ausbildung der oberirdischen vegetativen Organe, insbesondere also der Blätter, mit einem räumlich möglichst beschränkten Bau des Intercellularsystems Hand in Hand geht.

Die Verdunstung durch die äussere Epidermismembran richtet sich in ihrer Ausgiebigkeit zunächst nach der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre, die der Wände, welche die Intercellularräume bekleiden nach den dort herrschenden Dampfspannungsverhältnissen. Beide werden nicht gleich und, wenn man von weiteren Complicationen

<sup>1)</sup> Akad. der Wiss. zu Wien 1876. t. LXXXIV.

<sup>2)</sup> Die umfangreiche Literatur über Transpiration, die in v. Bretfeld: Das Versuchswesen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie, Berlin 1884, ausführlich zusammengestellt ist, wimmelt von Widersprüchen aller Art, nicht bloss in Bezug auf die Deutung, sondern auch in den thatsächlichen Ergebnissen des Experiments.

vorläufig absieht, wird die Differenz um so grösser sein, je weniger leicht die Intercellularluft mit der äusseren zu communiciren vermag. Es kann dies entweder dadurch geschehen, dass das System der luft-erfüllten Zwischenräume eine Ausbildung erfährt, der zufolge die Wasserdampftheilchen einen möglichst langen Weg zu beschreiben haben, bevor sie die Spaltöffnungen passiren, oder aber dadurch, dass das Eindringen trockner Luft in das Innere durch Lage und Bau der Spaltöffnungen selbst erschwert wird. Auch ohne solche Schutzmaassregeln indessen kann man im allgemeinen wohl annehmen, dass bei trockner und mittel-feuchter Atmosphäre, namentlich wenn einige Bewegung innerhalb derselben herrscht, die Binnenluft einer Pflanze wasserdampfreicher und damit die Verdunstung innerhalb der Interstitien geringer ist als an der freien Oberfläche der Epidermiszellen.

Letztere bedürfen demnach unter Umständen eines besonderen Schutzes zur Herabminderung ihrer Verdunstungsgrösse, und da solche ausser von den hygrometrischen Eigenschaften des umgebenden Raums auch von der Natur des wasserabgebenden Körpers abhängt, so werden sie ihn in einer physikalischen und chemischen Differenzirung der Aussenmembran finden. Wie schon eine blossе Verdickung derselben in dem geforderten Sinne günstig zu wirken vermag, lehrt eine einfache Betrachtung. Man denke sich eine transpirirende Epidermiszelle. Der Dampf, welchen sie abgibt, rührt allein von dem Imbibitionswasser der Membran her. So lange die Verdunstung nur schwach und langsam ist, wird der Verlust, welchen jene erleidet, constant durch neue sich vom Zelllumen her einschlebende Wassermoleküle ersetzt werden; wird sie schneller und intensiver, so können diese, die ja einen mit der Verdickung der Membran steigenden Widerstand zu überwinden haben, nicht so schnell folgen, als peripherisch die Umwandlung in Gas erfolgt, und es entsteht eine äusserste Zellstofflamelle, die wasserärmer, somit dichter und wegen der Behinderung, die die Dampftheilchen durch die zusammenrückenden Micellen erleiden, schwerer durchlässig als die darunter liegenden Schichten sein muss. Es kommt auf diesem Wege auf der Oberfläche der Epidermiszelle ein differenzirtes Häutchen zu Stande, dessen Dicke und weiteren Wasserverlust hindernde Wirksamkeit in dem Maasse zunimmt, als die Ursachen sich steigern, die eine Beschleunigung der Transpiration hervorrufen. Der ganze Vorgang gleicht etwa dem Austrocknen eines schlammigen Moores. Brennen die Sonnenstrahlen mit aller Macht darauf, so bildet sich an der Oberfläche sehr bald eine trockene Decke, die einer weiteren Verdunstung hemmend entgegensteht.

Die Pflanze bleibt nun bei der Bildung eines Häutchens, das nur wasserärmer wäre als die darunter liegenden Zellstoffschichten, nicht

stehen, sie lässt in demselben weitere auch chemische Veränderungen vor sich gehen und gelangt zu dem, was wir Cuticula nennen.

Die bisher betrachteten Beschränkungen, welche die Verdunstung erleidet, waren mehr physikalischer Natur, zum mindesten waren sie solche, die sich dem bewaffneten Auge schon im Aufbau des Zellstoffgerüsts direct sichtbar machen lassen. Die Stärke der Verdunstung hängt aber auch ab von der chemischen Natur, speciell von der Viscosität der verdunstenden Flüssigkeit selbst. So verdunstet Alkohol schneller als Wasser, letzteres schneller als Oel. Die Pflanze macht von dieser Thatsache in besonderen Fällen Gebrauch, indem sie den Zellsaft schleimig werden lässt. Welche enorme Hitze gerade Fettpflanzen ertragen können, ohne durch Wasserverlust zu Grunde zu gehen, ergibt sich aus Beobachtungen Askenasy's<sup>1)</sup> und Kerber's<sup>2)</sup>. Jener constatirt an Crassulaceen des botanischen Gartens zu Heidelberg Temperaturen im Blattinnern bis zu 48° C., dieser versichert sogar in Cacteen des mexikanischen Hochlandes, die auf nacktem Fels wachsend während der trocknen Jahreszeit keinerlei Feuchtigkeit dem Boden entziehen können, infolge der Insolation bis zu 50 und 60° C. steigende Temperaturen gemessen zu haben. In der That haben wir die succulenten Pflanzen als xerophile par excellence anzusehen und bei der enormen Zähigkeit, mit welcher ihre Säfte das aufgespeicherte Wasser festzuhalten vermögen, dürfen wir uns nicht wundern, einige unter ihnen anzutreffen, die sonst keinerlei Schutzmittel gegen vermehrte Transpiration aufzuweisen haben.

In der Literatur werden den Fettpflanzen vielfach die Salzpflanzen an die Seite gestellt. Ich werde auf dieselben bei der Besprechung der Halophyten der Wüste näher eingehen.

Die vorhergehenden Ausführungen deuten im Anschluss an meine Auffassung der Transpiration die Mittel an, welche Pflanzen heisser Klimate und trockner Standörter besitzen, um die Abgabe von Wasserdampf seitens der gebotenen Oberfläche auf ein geringeres Maass herabzusetzen. Sie waren nothwendig, da sie die Kriterien bieten, ohne welche es bei den folgenden anatomischen Darstellungen nicht möglich wäre zu entscheiden, ob irgend welcher Befund eine Anpassung an den Standort repräsentirt oder nicht. — Es kann füglich unterlassen werden, auch diejenigen Schutzmittel hier im voraus zu skizziren, welche nur den Zweck haben, vorübergehend schädliche Transpirationsverluste auszugleichen. Sie werden im Wesentlichen als Wasserreservoir zu charakterisiren sein und später im Einzelnen erwähnt werden.

Bei einer Umschau nach Pflanzen, die die Anpassung an den Stand-

---

1) Bot. Ztg. 1875 p. 441.

2) Verhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg. 1883 p. 40.

ort möglichst rein und unvermischt mit solchen, meist unerklärlichen Anpassungen gewahren lassen, wie sie die phylogenetische Entwicklung bedingt, bot sich mir dar:

### 1. *Polygonum amphibium* L.

Von dieser Pflanze werden in den Floren gewöhnlich zwei Varietäten aufgeführt und die eine als *terrestre*, die andere als *natans* unterschieden. Beide gehören nach Schmidt's<sup>1)</sup> und meinen Beobachtungen zusammen und sind nichts weiter als Standortformen ein und derselben Art. Wiederholt habe ich im Herbst im seichten Wasser sich aus einem Rhizom, das an der Spitze normale Schwimmblätter trug, Seitentriebe erheben sehen, deren über die Wasseroberfläche ragende Blätter durch nichts von denen einer typischen Landform zu unterscheiden waren. Nirgends habe ich ferner am Ufer kleiner Teiche, in denen die Wasserform flottirte, nach dem Sinken des Wasserspiegels auf trockenem Lande das Auftreten der Form *terrestre* vermisst und mehr als einmal oft ausserordentlich lange Rhizome ausgegraben, die Land und Wassersprossen gleichzeitig aufwiesen. Hildebrand<sup>2)</sup> gelang es, allerdings im Gegensatz zu Hoffmann<sup>3)</sup>, aus der Landform, die in der Nähe eines seit Jahren ausgetrockneten Grabens üppig gedieh, schon nach wenigen Wochen durch Einsenken der Stöcke in Wasser Triebe mit Schwimmblättern zu erzeugen. Wir haben es nach alledem mit einer Pflanze zu thun, die sich auf das Leichteste verschiedenen Medien anpasst, die, ohne mehrerer Generationen zu bedürfen, gleichsam sprungweise zwei habituell sehr verschiedene Formen anzunehmen vermag und mehr als irgend wo sonst, sind wir in diesem Falle berechtigt, die anatomischen Differenzen, welche sich bei dem Vergleich beider Formen ergeben, allein auf die klar zu Tage liegenden Unterschiede in den äusseren Lebensbedingungen zurückzuführen.

Ich untersuchte zunächst den **Bau des Stammes** und benutzte ungefähr gleichaltrige, vollkommen ausgebildete Internodien von Exemplaren, von denen die einen im Wasser flutheten, die andern an einer sehr trocknen Stelle zusammen mit typischen Sand- und Haidepflanzen wie *Weingaertneria canescens*, *Calluna vulgaris*, *Carex arenaria* etc. erwachsen waren.

a. Wasserform. (Fig. 2 und 3.) Gesamtdurchmesser des

<sup>1)</sup> Einige Beobachtungen zur Anatom. der veget. Organe von *Polygonum* u. *Fagopyrum*, Inaug. Diss. Bonn 1879.

<sup>2)</sup> Bot. Ztg. 1870 p. 20.

<sup>3)</sup> Bot. Ztg. 1877 p. 299.

Internodiums 4 mm. Davon entfallen 3 mm auf einen centralen Luftkanal. Die Dicke des eigentlichen Stammgewebes daher nur 0,5 mm. Von aussen nach innen folgen aufeinander eine einfache, spaltöffnungsfreie Epidermis, ein zweischichtiges, dünnwandiges Hypoderm, eine 0,17 mm. dicke Rinde, eine Bündelscheide, ein Ring gebildet von 10—12 isolirten Gefässbündeln, ein schwacher Rest des ursprünglichen Markes. Die Rinde besteht aus kugelförmigen, besonders in den äusseren Lagen collenchymatisch verdickten Zellen, welche nach dem Mark zu grosse, isodiametrische Intercellularen zwischen sich lassen. Die Bündelscheide ist schwach und setzt sich aus einer, seltner zwei Lagen wenig verdickter und verholzter Zellen zusammen. Die Gefässbündel zeigen keine besonderen Eigenthümlichkeiten, Phloëm und Xylem sind quantitativ ungefähr gleich entwickelt; im Xylem fallen 3—4, selten mehr Gefässe, durch ihre Grösse auf. Eine seitliche Verbindung der Bündel findet im Anschluss an die Bündelscheide durch einige Reihen kleiner interstitienloser Zellen, weiter nach innen durch gewöhnliche Markzellen statt, von denen nur in seltenen Fällen ein oder zwei Schichten durch cambiale Theilung eine derartige Veränderung ihrer Form erfahren, dass das Bild eines schwachen Holzringes zu Stande kommt. Weitere Details, wie das Auftreten von Gerbstoffschläuchen, besonderen Phloëmbündeln u. s. w. führe ich hier nicht an, da sie sich bei der Landform ebenfalls finden und somit generische Eigenthümlichkeiten darstellen. Sie erfahren in der citirten Arbeit Schmidt's eine ausführliche Behandlung.

b. Landform. (Fig. 1 u. 4.) Gesamtdurchmesser des Internodiums 2,5 mm. Davon entfallen auf den centralen Luftkanal nur 0,5 mm. Die Dicke des eigentlichen Stammgewebes daher 1 mm. Epidermis und hypodermale Schichten wie vorher, denn die wenigen Spaltöffnungen — auf den Quadratmillimeter selten mehr als eine — bedingen wohl kaum einen Unterschied. Die Rinde ist 0,07 mm dick, die einzelnen Zellen derselben, besonders in den äusseren Lagen, lückenlos verbunden und viel stärker collenchymatisirt als bei der Schwimmform. Die Lufträume sind tangential gedehnt und bei weitem weniger entwickelt. Die Bündelscheide erscheint als 4—5 Zellschichten breiter mechanischer Ring, dessen Elemente oft bis auf ein verschwindendes Lumen verdickt sind. Durch ein nachträgliches Dickenwachsthum wird der Ring an verschiedenen Stellen des Umfangs durch eingeschobene Parenchymmassen gesprengt, wodurch ein sonst behinderter Säfteverkehr zwischen Holz und Rinde erleichtert wird. Die Zahl der Gefässbündel, von denen grössere mit kleineren abwechseln, schwankt nach den Exemplaren, ist aber für gewöhnlich immer grösser, als bei der Wasserform. Während bei dieser 14 als höchste Ziffer gezählt wurden,

fanden sich hier bis zu 23. Aber nicht nur quantitativ, auch qualitativ weichen die Bündel der Landform und zwar dadurch ab, dass der Holztheil und im besonderen die Gefässe desselben eine bei weitem grössere Entwicklung aufweisen. 10—12 grosse, zumeist spiralig verdickte Gefässe in einem Xylemstrang stehen hier den 3—4 in einem schwimmenden Spross gegenüber.

Nächst den Bündeln selbst springt bei einer Betrachtung des Stengelquerschnitts der Landform am meisten auch die seitliche Verbindung derselben in die Augen. Dieselbe wird durch Schichten dickwandiger Holzzellen bewirkt, von denen bis zu 20 in einer radialen Reihe gezählt wurden. Innerhalb des mechanischen Ringes haben wir demnach einen unterbrochenen Kreis einzelner Phloëmbündel und darauf folgend einen geschlossenen ziemlich starken Holzcylinder, der Gefässe und Holzparenchym nur in den primären Bündeln selbst aufweist.

Das Mark ist stärker ausgebildet, die einzelnen Zellen aber lassen nur verschwindend kleine Lücken zwischen sich.

Wenn wir die besprochenen Differenzen im Aufbau des Stammes uns nunmehr bemühen auf die Unterschiede in den äusseren Lebensbedingungen, wie sie der Standort veranlasst, zurückzuführen, so erregen als durchgreifendste Momente zunächst die Einrichtungen unsere Aufmerksamkeit, welche die Ermöglichung des Schwimmens einerseits, die Aufrechterhaltung in freier Luft andererseits zum Ziele haben. Der Landspross hat das Gewicht zahlreicher Blätter zu tragen, er ist der Einwirkung der Winde ausgesetzt, und braucht deshalb, wenn er diesen Anforderungen genügen soll, ein mechanisches System, welches ihm Biegefestigkeit verleiht. Er findet es, indem er seinen Umfang auf Kosten des centralen Luftkanals vermindert, die Rindenzellen stärker collenchymatisch verdickt, zwischen Rinde und Phloëm einen ziemlich breiten Ring ungemein verdickter, mechanischer Zellen einschiebt und endlich durch interfasciculare Theilungen einen geschlossenen Holzcylinder ausbildet.

Der flutende Wasserspross muss leicht sein, es ist für ihn von Vortheil, wenn er biegsam jeder Strömung und dem Wellenschlage nachgiebt. Diese Erfordernisse sehen wir denn auch in seinem Bau in vollendeter Weise zum Ausdruck gelangen. Weitaus den beträchtlichsten Theil seines Volumens nehmen lufteerfüllte Zwischenräume ein, von denen der grosse centrale allein schon den Durchmesser besitzt, wie der Gesamtquerschnitt eines Luftsprosses. Feste Elemente fehlen fast ganz. Wenn auch die Zellen der Bündelscheide ein wenig verdickt sind, so sind sie doch sicher mechanisch bedeutungslos, wie dies bei dem Mangel charakteristischer Durchlassstellen schon dadurch wahrscheinlich wird, dass sie dem Saftstrom vom Holz zur Rinde ungehinderten Verkehr gestatten.

Die weiteren Unterschiede im anatomischen Bau der Internodien lassen sich mit vollkommener Sicherheit auf die Unterschiede in der Transpirationsgrösse zurückführen. Der Luftspross producirt eine bei weitem grössere Anzahl von Blättern, er bietet also der Verdunstung eine grössere Oberfläche dar, er befindet sich ferner für gewöhnlich in relativ viel trockenerer Athmosphäre als der Wasserspross, der nur die Oberseite seiner Schwimmblätter der immerhin doch fast gesättigten Luft über der Wasserfläche aussetzt. Das Wasserleitungssystem muss deshalb für ersteren, um dem gesteigerten Bedarf zu genügen, ein viel ausgedehnteres als für letzteren sein, und wir finden demgemäss eine doppelt und dreifach so starke Ausbildung der Gefässe. Es stimmt dieser Befund trefflich mit den Ergebnissen überein, welche Vesque und Viet<sup>1)</sup> erhielten, als sie sich bemühten, experimentell den Einfluss des Mediums auf die Structur der Gewächse festzustellen. Es ergab sich, dass bei der Cultur von Erbsen unter Glasglocken diejenigen, welche in trockener Luft erwachsen waren 20, die in feuchter Luft nur 16 Gefässe im Bündel enthielten, ausserdem war der mittlere Durchmesser der ersteren 0,028, der der letzteren 0,019 mm. Hier wie da sehen wir also eine Adaptation an die Bedürfnisse einer gesteigerten Wasserleitung durch eine Vermehrung des Gefässsystems zum Ausdruck gelangen. Bei *Polygonum* sind nun allerdings im Luftspross, was Zahl und Verstärkung der Wände anbetrifft, auch die Holzzellen gegenüber denen im Wasserspross eminent entwickelt, und der Anhänger der Imbibitionstheorie würde diesen, nicht den Gefässen, den Antheil an der verstärkten Wasserleitung zuschreiben können. Indessen glaube ich doch, dass die Tage der Imbibitionstheorie gezählt sind. Die Resultate der neusten Untersuchungen haben wohl bereits der Mehrzahl der Botaniker die Ueberzeugung beigebracht, dass die Leitungsfrage nur mit Berücksichtigung des Wassers innerhalb der Lumina gelöst werden wird.

Neben den Vorrichtungen, welche im Luftspross der stärkeren Verdunstung entgegen kommen, finden wir auch solche, welche das Maass derselben herabzusetzen geeignet sind. Die Rinde, welche in erster Linie Wasserdampf abgibt, theils wegen der peripherischen Lage, theils weil Phloëm und Holz durch den starken Bastmantel geschützt sind, ist in ihrer Ausbildung zurückgeblieben, und vor allem sind in ihr die luft-erfüllten Zwischenräume, welche in dem schwimmenden Spross die Rindenzellen ein weitmaschiges Netz bilden lassen, in extremen Fällen auf ein wohl zehnfach geringeres Maass beschränkt worden.

### **Bau der Blätter.**

a. Wasserform. (Fig. 6) Blattstiel 40 mm, Länge des Blattes

<sup>1)</sup> Ann. des sc. nat. sér. VI. t. XII.

90 mm, Breite 25 mm. Die Radialwände der Epidermiszellen auf der Oberseite unregelmässig und schwach wellig gebogen, auf der Unterseite fast grade, so dass die Zellen von der Fläche gesehen wenig von der polygonalen Form abweichen. Oben und unten dieselbe schwache und glatte Cuticula. Auf dem Quadratmillimeter zählte ich oben 130 Spaltöffnungen, unten fehlen sie ganz. Das Mesophyll setzt sich zusammen aus zwei Schichten typischen Pallisadenparenchyms, das ungefähr  $\frac{2}{3}$  der Gesamtdicke einnimmt, im übrigen aus lockerem, von rundlichen Zellen gebildetem Schwammparenchym.

b. Landform. (Fig. 5.) Blattstiel 5—10 mm, Länge des Blattes bis 100 mm, Breite 20 mm. Die Epidermiszellen der Oberseite bilden regelmässige, meist sechsseitige Polygone, sie sind nach aussen linsenartig vorgewölbt, die Cuticula über ihnen stark längsstreifig gefaltet. Die der Unterseite haben wellig gebogene Seitenwände, die Cuticula hier fast völlig glatt. Auf der Oberseite 10, auf der Unterseite 125 Spaltöffnungen pro □mm.

Das Charakteristischste an den Blättern der Landpflanze sind zweierlei Bildungen:

1) Borstenhaare.<sup>1)</sup> (Fig. 7, 8.) Dieselben, ziemlich lang und spitz zulaufend, bedecken beide Blattseiten in der Weise, dass sie ihrem ganzen Verlaufe nach der Fläche dicht angedrückt sind und ihre Spitze sämmtlich der Blattspitze zukehren. Sie setzen sich, wie es die Figuren 7 und 8 ergeben, aus mehreren mit Luft erfüllten in ihren Wänden stark verdickten Zellen zusammen und sind mit der Basis entweder über oder dicht neben einem Gefässzuge tief in das Blattgewebe eingesenkt. Während der in die Luft ragende Theil, wie sich aus dem Verhalten gegen Schwefelsäure ergibt, eine starke Cuticularisirung erfahren hat, weisen die basalen eingesenkten Theile der Borste eine Verholzung der Wände auf. Sie quellen in concentrirter Schwefelsäure bis zur völligen Lösung und nehmen bei Phloroglucin und Salzsäure-Zusatz eine schön rothe Färbung an.

2) Verschleimte Zellen. (Fig. 9) Wenn man einen Blattflächenschnitt der Oberseite trocken oder in Wasser von oben her betrachtet, so fallen einem neben den gewöhnlichen zahlreiche vereinzelt, selten zu zweien und dreien neben einander befindliche Epidermiszellen auf, die sich weniger durch ihre Grösse als dadurch auszeichnen, dass sie das Grün der unterliegenden Pallisadenzellen nicht hindurchschimmern lassen. Kocht man Blätter in Alkohol und Kali, wäscht sie mit Wasser aus und

<sup>1)</sup> Ihre Entwicklungsgeschichte siehe bei Theorin: Entwickel. u. Bau einiger Stacheln und Borsten. Oefersigt af kongl. Vetensk. Akad. Förhandl. 1880. I. Stockholm.

macht sie mit Hülfe von verdünnter Schwefelsäure durchsichtig, so heben sich die betreffenden Zellen durch ihre gelbbräunliche Färbung scharf von den übrigen Epidermiselementen ab, deren Protoplasmainhalt in der Mitte zu einem unregelmässigen Klumpen zusammengeballt erscheint. Klar wird ihr Bau erst auf Längsschnitten, die man in absoluten Alkohol gelegt hat. Das, was man auf den ersten Blick als Inhalt der grossen, sich kugelförmig zwischen die Pallisadenzellen einschiebenden Blase zu deuten geneigt wäre, zeigt eine undurchsichtige, körnige, schwach aber deutlich längstreifige Structur, die bei dem geringsten Wasserzusatz unter Quellungserscheinungen verschwindet. Wir haben es demnach hier mit Zellen zu thun, deren Membran und zwar vorzugsweise deren Innenmembran sich in stark verschleimtem Zustande befindet. In seltenen Fällen zeigen solche Zellen eine Quertheilung derart, dass eine obere, sehr niedrige Zelle abgespalten wird, deren Wände und Inhalt durchaus normal bleiben.

Das Parenchym eines Luftblatts unterscheidet sich von dem des Schwimmblatts insofern, als nur eine Pallisadenschicht ausgebildet ist, die etwas weniger als die Hälfte der Blattdicke in Anspruch nimmt. Im Schwammparenchym sind mir bemerkenswerthe Abweichungen nicht aufgefallen.

Wie haben wir nun die Differenzen im Blattbau mit denen, die der veränderte Standort bedingt, in Beziehung zu setzen? Das Schwimmblatt muss, wenn es nicht zeitweise überfluthet werden soll, sich in noch höherem Grade wie der Stengel den Bewegungen des Wassers anbequemen. Es erreicht dieses durch den ungemein langen, dabei sehr dünn und biegsam bleibenden Stiel. Der des Luftblattes, welcher die Last der Spreite zu tragen hat, ist wohl sechsmal kürzer, im Querschnitt aber beinahe doppelt so dick. — Eine mechanische Verstärkung erleidet beim Luftblatt auch die Oberseite der Mittelrippe, indem in deren Mediane ungemein stark collenchymatisirte Zellen einen kielartig nach aussen vorspringenden Gewebestrang herstellen, an dem sich wie an einem Rückgrat, die seitlichen Hälften des Blattes anlehnen. Das Schwimmblatt, das ja vom Wasser getragen wird, bedarf einer solchen Einrichtung nicht und wir sehen sie hier deshalb an der betreffenden Stelle nur durch eine geringe Verdickung der Membranen schwach angedeutet.

Die Unterschiede, welche in der Ausbildung des Blattparenchyms die Aufmerksamkeit erregen, führe ich auf den Einfluss der Beleuchtung zurück. Die Schwimmblätter beschatten sich weder selbst, noch werden sie durch andere Pflanzen beschattet, ihre wagerechte Lage setzt sie ausserdem der vollen Einwirkung des Sonnenlichtes aus. Wir finden demnach ganz in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen, welche St a h l<sup>1)</sup> seiner-

1) Bot. Ztg. 1880 No. 51. und Zeitschrift für Naturw. XVI. N. F. 1. 2. Jena 1883.

zeit veröffentlichte, die Pallisadenzellen bei weitem stärker entwickelt, als bei der Landpflanze, wo die Blätter sich beschatten und eine nach unten geneigte Lage zum Horizont einnehmen. Areschoug<sup>1)</sup> ist geneigt, in der gesteigerten Ausbildung der Pallisaden eine Anpassung an die Trockenheit des Standorts zu sehen, indessen weiss ich einmal nicht, wie er diese bei ihrer notorisch auf Assimilation gerichteten Function zu begründen vermag, und dann springt auch grade bei *Polygonum* das Falsche seiner Annahme klar in die Augen. Der Landspross erzeugt weniger Pallisaden als der dauernd im feuchten Element befindliche.

Schuttmittel gegen allzulebhafte Transpiration kann ich bei den Blättern des ersteren dagegen im Bau der Epidermis erkennen. Wenn auch die äusseren Wände keine wesentliche Verdickung oder Cuticularisierung erfahren, so stellen die dichtangedrückten, luftefüllten Borsten, welche bei ihrer grossen Zahl einen bedeutenden Procentsatz der gesammten Blattfläche bedecken, doch sicher eine lokale Verstärkung derselben dar. — Die Cuticula, deren schwache Durchlässigkeit für Wasserdampf von Boussingault,<sup>2)</sup> Eder,<sup>3)</sup> Merget,<sup>4)</sup> Just<sup>5)</sup> und anderen experimentell festgestellt wurde, ist bei der Landpflanze nur um ein wenig stärker entwickelt als beim schwimmenden Spross. Eine ebenso geringe Bedeutung für die Transpirationsgrösse ist in der Zahl und Vertheilung der Spaltöffnungen, mit der die Form der Epidermiszellen eine gewisse Beziehung zu verrathen scheint, bei den beiden Formen zu erkennen. Nach meinen Berechnungen, die mit denen Schmidt's nicht übereinstimmen, ist die Zahl der Spaltöffnungen auf gleichen Flächenstücken beim Luft- und Schwimmblatt ungefähr gleich. Ihre Vertheilung ist allerdings gemäss den Erfahrungen, die man an andern Pflanzen, wie *Potamogeton*, *Nuphar*, *Hydrocharis*,<sup>6)</sup> *Ranunculus*<sup>7)</sup> und *Marsilea*<sup>8)</sup> gemacht hat, eine umgekehrte, beim Luftblatt stehen sie vorzugsweise unten, beim Schwimmblatt nur oben. Eine Vermehrung oder Verminderung der Transpirationsgrösse aber geht aus dieser Orientirung nicht hervor; denn wenn sie beim Luftblatt auch die vorzugsweise von den Sonnenstrahlen erwärmte Blattfläche fliehen, so

1) Bot. Jahrb. für System. etc. von Engler 1882. II. Bd.

2) Ann. de Chimie et Phys. V. sér. XIII. p. 289.

3) Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. LXXII. 1875.

4) Compt. rend. t. 87. p. 293.

5) Mitth. a. d. agr. Lab. d. P. K. 1874 u. Beitr. zur Biologie von Cohn 1875. I. Bd.

6) Mer. Compt. rend. t. 94 p. 175.

7) Ascherson. Sitzungsber. der Ges. naturf. Frd. 1873.

Askenasy. Bot. Ztg. 1870.

8) Hildebrand. Bot. Ztg. 1870.

kommen sie doch dafür an jene Blattseite zu stehen, welche durch vermehrte Ausbildung der Intercellularräume der Verdunstung eine bei weitem grössere Fläche darbietet. Die ungleiche Vertheilung der Spaltöffnungen ist somit nur insofern bemerkenswerth, als sie deren Function, den Gasaustausch zu vermitteln, überhaupt ermöglicht, ein Mehr oder Minder kommt dadurch nicht zum Ausdruck.

Als eine besondere Anpassung an die Trockenheit des Standorts fasse ich dagegen die verschleimten Epidermiszellen auf. Schmidt hat dieselben ebenfalls gesehen, denn er führt an: „dass auf der Oberseite der Luftblätter einzelne Epidermiszellen sich auszeichnen durch ihren sehr reichen, feinkörnigen Inhalt und ihre, die Nachbarinnen um das Doppelte übertreffende Grösse. Sie werden von letzteren stets mehr oder minder überdeckt. Ihre ganze Inhaltsbeschaffenheit weist auf Secretion hin, die ich freilich nicht direct beobachtet habe.“ Er vindicirt denselben im weiteren trotz ihrer Persistenz während der ganzen Vegetationsperiode nur eine vorübergehende Bedeutung, indem er behauptet, sie erleichterten durch Wasserabscheidung das Durchgleiten des jungen Blattes zwischen die umhüllenden Scheiden und Tuten der älteren Blätter. Darauf habe ich zunächst zu erwidern, dass secernirende Organe, die als solche ohne weiteres erkennbar sind, aber von Schmidt scheinbar übersehen wurden, weder den Luft- noch den Schwimmblättern fehlen. Es sind dies scheibenartige, mehrzellige Drüsenhaare, die mit einem kurzen Fuss in seichten Concavitäten der Epidermis stehen. Ferner ist der Inhalt jener Zellen kein eigentlich flüssiger, sondern er ist Cellulose-schleim, wie aus der streifigen Structur beim Behandeln mit absolutem Alkohol hervorgeht. Die Zellen ziehen Wasser mit Heftigkeit an und halten es mit verhältnissmässiger Zähigkeit fest. Nach alledem können sie wohl nicht als secernirende Organe angesehen werden, sondern vielmehr als Reservoirs, welche bestimmt sind, in den Zeiten der Noth durch Abgabe eines Theils ihres festgehaltenen Wassers ein schädliches Austrocknen der benachbarten Epidermis- und Parenchymwände zu verhindern. Ich nehme keinen Anstand, den ähnlichen Fällen verschleimter Epidermiszellen, die von Radlkofer<sup>1)</sup> eine ausgedehnte Beachtung gefunden haben, eine gleiche physiologische Bedeutung zuzuschreiben. Jedenfalls ist es auffallend, dass nach diesem Forscher die Erscheinung in vollendetster Weise bei *Diosmeen*, nach meinen Untersuchungen, die durch Ljungström<sup>2)</sup> ihre Bestätigung gefunden haben, bei *Ericaceen* vorkommt, also bei Pflanzen, die man in erster Linie zu den Xerophilen zählen muss.

<sup>1)</sup> Monogr. der Gattung *Scirpalia* 1875. p. 100.

<sup>2)</sup> *Bladet* Bygnad inom Familjen *Ericaceae*. Lunds Universitets Årsskrift t. XIX.

Eine Differenz im Blattbau der Land- und Wasserform von *Polygonum*, in der ich keine greifbare und nützliche Bedeutung erkennen kann, ist durch die Cuticularfalten gegeben. Diese finden sich an den Blättern der Landpflanze, mit Ausnahme über den verschleimten Zellen, auf sämtlichen äusseren Epidermiswänden der Oberseite, auf der Unterseite nur in der Umgebung der Borsten. Den Schwimmblättern fehlen sie. Man sieht zwar auch hier bestätigt, worauf Vesque<sup>1)</sup> schon hingewiesen hat, dass Cuticularfalten besonders auf linsenartig nach aussen gewölbten Epidermiszellen auftreten; ob aber der Schluss dieses Forschers, sie sollten die lichtsammelnde Wirkung der Linse wieder aufheben, Berechtigung verdient, scheint mir schon wegen des inneren Widerspruchs, der darin liegt, mehr als zweifelhaft. Bei vielen Pflanzen ausserdem — besonders schön an den Blättern einheimischer Orchideen — treten die Falten nur als kurze Striche senkrecht über den Radialwänden verlaufend auf. Grade der auswärts gewölbte Theil der Epidermiszelle, der eine Convergenz der Lichtstrahlen hervorbringen könnte, bleibt von ihnen unberührt. Mir scheint die Bildung von Falten in der Cuticula, und mit solchen, nicht etwa mit soliden aufgelagerten Cutinrippen haben wir es wenigstens bei *Polygonum* zu thun, eine Erscheinung secundärer Natur zu sein, eine Folge von Spannungsänderungen innerhalb der Epidermis im Verlaufe ihrer Bildung. Die junge, wenn auch schon bis zur schliesslichen Grösse herangewachsene Epidermiszelle hat naturgemäss einen grösseren Turgor und damit auch eine gespanntere Aussenwand als später, wo sie zur Verdickung derselben übergeht. Bei Nachlass des Turgors zieht sich die Celluloselamelle der Aussenwand infolge ihrer Elastizität einfach zusammen, die darüber liegende Cuticula und cuticularisirten Schichten, die wegen des geringeren Wassergehalts und der Wachseinlagerung sicher wenig elastisch sind, müssen sich jetzt in Falten werfen. Einen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung erblicke ich in dem vorzugsweisen Auftreten und dem stets radiären Verlauf der Falten ringsum Haarbasen, Spaltöffnungen, Drüsen, kurz aller besonderen Bildungen der Epidermis. Diese wirken wie feste Punkte und beim Nachlass der Turgorspannung rufen sie nothwendig ein besonderes Arrangement der Falten hervor.

Die voraufgehenden Ausführungen haben gezeigt, wie den weitgehenden äusserlichen Unterschieden eines Land- und Wassersprosses von *Polygonum* innerliche anatomische entsprechen, die sich als zweckmässige Anpassungen an veränderte, durch den Standort gegebene Lebensbedingungen charakterisiren lassen. Es fragt sich, ob bei anderen Pflanzen, von den amphibischen abgesehen, sich eine ähnliche weitgehende Plasti-

<sup>1)</sup> Ann. d. sc. nat. sér. VI. t. XIII.

zität erkennen lässt. Ich untersuchte zu diesem Zweck verschiedene einheimige Species, die nachfolgend besprochen werden sollen.

## 2. Vergleich zwischen Individuen einheimischer Arten.

*Ranunculus acer* L. Pflanzen, die einer trocknen sonnigen Anhöhe entnommen waren, wichen von denen einer nassen Wiese im Bau des Stengels nur durch die Ausbildung der Rinde ab. Sie ist bei letzteren bei weitem lockerer und weitmaschiger. Gefässbündel und Mark bleiben sich gleich. Blätter vom feuchten Standort haben, zum wenigsten auf der Oberseite, eine entschieden grössere Zahl von Spaltöffnungen als solche eines trockenem.

*Rumex Acetosella* L. Exemplare von einer dürrn Fläche weissen Flugsandes, wie deren um Berlin überall vorkommen, wo der Boden nicht in Cultur genommen, haben einen bedeutend dünneren, aber viel weniger biegsamen Stengel als solche auf feuchten Wiesen erwachsene. Ihre Blätter sind am Rande derartig nach unten umgerollt, dass von der Unterseite nur ein ganz schmaler Streifen seitlich von der Mittelrippe der austrocknenden Luft direct ausgesetzt ist. Die Pflanzen wasserreicher oder schattiger Standorte sind bei weitem üppiger entwickelt, der Stamm wohl doppelt so stark, die Blätter grösser und flach ausgebreitet. Mit diesen mehr morphologischen Unterschieden gehen anatomische Hand in Hand. Die Blattepidermiszellen der Pflanzen der dürrn, sonnigen Standorte sind ebenso wie die Schliesszellen der Spaltöffnungen zwei bis dreimal kleiner als die der Wiesenexemplare; ihre Radialwände grade, bei diesen besonders auf der Unterseite gewellt; ihre Aussenwände papillenartig nach aussen gewölbt, so dass die Spaltöffnungen auf Längsschnitten zwischen den umgebenden Zellen eingesenkt erscheinen, bei diesen nur schwach convex und viel weniger cuticularisirt. Im Bau des Stammes stehen sich gegenüber Collenchymrippen in den Stengelkanten, deren Zellen so verdickt sind, dass die Lumina nur wie Löcher in einer festen Grundsubstanz erscheinen und solche, deren Zellen nur an den äussersten Ecken eine unmerkliche Membranverstärkung aufweisen; ferner ein die Bündel umgebendes und seitlich verbindendes Stereom, das einmal aus im Querschnitt fast polygonalen, interstitienarmen, das andere Mal aus runden interstitienreichen Elementen besteht, deren Wände höchstens halb so dick sind als im ersten Fall.

Wie die geschilderten untersuchte ich noch eine Anzahl anderer Pflanzen als: *Campanula rotundifolia*, *Viola tricolor*, *Achillea millefolium*, indem ich in gleicher Weise Exemplare verschiedener besonders durch ihren grösseren oder geringeren Wasserreichthum charakterisirter Standörter vergleichend prüfte. Das Resultat war, dass einzelne im anato-

mischen Aufbau gar keine bemerkenswerthen Unterschiede aufwiesen, während andere ähnlich wie die beschriebenen Arten von *Ranunculus* u. *Rumex* Abweichungen zeigten. Mit der Trockenheit des Standorts nahm im letzteren Falle zu: bei den Blättern die Dicke und die oft durch das Hervortreten gewisser Structuren gekennzeichnete Cuticularisierung der äusseren Epidermiswände, bei den Stammorganen die quali- und quantitative Ausbildung aller gewöhnlich als mechanisch wirksam bezeichneten Elemente, es nahm ab die Zahl der Spaltöffnungen und die Grösse der Intercellularräume in Blatt und Rinde. In allen Fällen handelt es sich also stets nur um ein Mehr oder Minder, besondere Bildungen wie sie in Gestalt der beschriebenen Borsten und verschleimten Epidermiszellen für den Landspross von *Polygonum amphibium* zu constatiren waren, kamen mir sonst nicht vor. Wahrscheinlich ist dies dadurch begründet, dass die Standorte eines engbegrenzten Florenbezirkes trotz ihrer scheinbaren grossen Verschiedenheit doch zu geringe Extreme darbieten und ich zweifle nicht, dass bei Vergleich derselben Pflanzen aus räumlich weit entfernten Gebieten unter Umständen auffälligere Anpassungen hervortreten werden.

Beobachtungen ähnlicher Art wie die vorstehenden mögen in der Literatur hier und da zerstreut sein, bekannt sind mir nur die von Duval-Jouve,<sup>1)</sup> der in seiner „Histotaxie des feuilles de Graminées“ anführt, dass gewisse Gräser, je nachdem sie auf trocknen, sonnigen oder feuchten, schattigen Plätzen erwachsen waren, constanten und starken Schwankungen in der Ausbildung des hypodermalen Bastgewebes unterworfen sind.

In allen Fällen auffälliger als die anatomischen, durch den Standort bedingten Differenzen treten gewisse habituelle hervor. Bei jedem Gang ins Freie kann man sich davon überzeugen, wie der sonnige und trockene Standort auf die Zahl und Grösse, häufig auch auf die Form der Blätter und Sprosse vieler Pflanzen in dem Sinne einwirkt, dass eine auf Herabdrückung der Transpirationsgrösse gerichtete Reducirung der exponirten Flächen resultirt. Eine weitere hierher gehörige Erscheinung, die seit langem bekannt, durch Culturversuche von Vesque und Viet<sup>2)</sup> bestätigt worden ist, besteht bei behaarten Pflanzen in einer mit der Trockenheit des äusseren Mediums sich steigernden Haarbedeckung. Eine allen Ansprüchen genügende Erklärung dieser Thatsache auch nur in Bezug auf ihre Zweckmässigkeit ist bisher indessen noch nicht gegeben worden. Ich komme darauf wie auf den festeren Bau der Pflanzen des dürrn Bodens im späteren noch einmal zurück.

<sup>1)</sup> Ann. des sc. nat. sér. VI. t. I.

<sup>2)</sup> Ann. des sc. nat. sér. VI. t. XII.

In dem Bisherigen wurde der Beweis geliefert, dass viele Pflanzen sich gegenüber den Einflüssen des Wassergehalts von Luft und Boden in ähnlicher Weise plastisch verhalten, wie sie dies nach den Beobachtungen Stahl's dem Lichte gegenüber thun. Dieses Ergebniss ist dazu angethan, die vielfach übertriebenen Vorstellungen von der Bedeutung der Anatomie der Vegetationsorgane für die Systematik in etwas herabzumindern. Die Reproductionsorgane werden, da sie wegen ihrer kurzen Dauer viel weniger äusseren Einflüssen unterworfen und darum anatomisch und morphologisch constanter sind als Stengel und Blatt, wohl für alle Zukunft am besten geeignet bleiben, die Basis jedes Eintheilungsprincipes abzugeben.

### 3. Vergleich zwischen Arten einheimischer Gattungen.

Da die Schwankungen, welche die Verschiedenheit der äusseren Medien in der Ausbildung der einzelnen Individuen einer Art hervorruft, naturgemäss in vielen Fällen durch Vererbung und Befestigung der gewonnenen Eigenthümlichkeiten zum Entstehen neuer Species geführt haben, wird man auch bei einem Vergleich der einzelnen Arten einer Gattung auf Charaktere stossen, die sich zwanglos als Anpassungen an einen veränderten Standort auffassen lassen und diese von solchen unterscheiden müssen, die nur der Ausdruck der Affinität sind. Vesque<sup>1)</sup> hat die ersteren euharmonische genannt und es mit vielem Erfolge versucht, die Arten der *Capparideen* danach zu gliedern. Ich selbst habe eine Anzahl Vertreter einheimischer Gattungen, die ich natürlich möglichst typischen Standorten entnahm, mikroskopisch geprüft und theile die Resultate hier mit:

1) **Asperula.** Es handelt sich um *A. odorata*, *arvensis*, *tinctoria*, *cynanchica* u. *galioides*.

a. Bau des Stengels. Bei *A. odorata* u. *cynanchica* ein Mark, der Stengel der übrigen hohl. Die Stengelkanten bei *A. odorata* am meisten flügelartig ausgebildet, aber am wenigsten fest gebaut, da nur die äussersten Zelllagen schwach collenchymatisch; bei den übrigen die Kanten nur aus Collenchym, das sich aus viel stärker verdickten Zellen zusammensetzt. Bei *A. odorata* die Rinde im Querschnitt doppelt so breit als der Bündelring, aus 1—2 Schichten grünen und 5—6 Schichten farblosen, besonders in den äusseren Lagen grosszelligen, interstitienreichen Gewebes gebildet, bei den übrigen nur 1—2 Schichten stark, kleinzellig, interstitienarm, nur chlorophyllreiche Zellen enthaltend. Der Bündelring bei *A. odorata* vom geringsten Durchmesser, ziemlich central gelagert,

<sup>1)</sup> Ann. des sc. nat. sér. VI. t. XIII.

nur dünnwandige Elemente führend, bei den übrigen derselbe stark peripherisch, aus dickwandigem Libriform zusammengesetzt.

b. Bau der Blätter. Die Breite der Blätter nimmt in der oben gegebenen Reihenfolge von *A. odorata* nach *A. galioides* hin ab, bei der letzteren Art sind sie nach unten umgerollt.

I. Epidermis: Bei allen Arten sind die Radialwände der Epidermiszellen zickzackartig oder wellenförmig hin und hergebogen, am stärksten, wo auch die Zellen am grössten, bei *A. odorata*, am schwächsten bei *A. arvensis* und auf der Unterseite von *A. cynanchica*. Die Zellen sind oben höher als unten bei *A. odorata* u. *galioides*, bei den anderen gleich hoch. Die Dicke der Aussenmembran, womit die Stärke der Cutikularisierung verbunden ist, nimmt in der Weise zu, dass sie bei *A. odorata* nur ein dünnes schwaches Häutchen darstellt, bei *A. arvensis*, *tinctoria* u. *cynanchica* steigend wächst und bei *A. galioides* auf der Oberseite eine derartige Ausbildung erfährt, dass vom Zellumen nur noch wenig übrig bleibt. Spaltöffnungen fehlen der Oberseite aller Arten, mit Ausnahme von *A. arvensis*. *A. galioides* schützt dieselben in besonderer Weise, indem sie die Blätter am Rande spiralig einrollt, so dass von der wirklichen Blattunterseite nur die Mittelrippe zu sehen ist. Die Spaltöffnungen kommen dadurch in einen Hohlraum zu liegen, der, weil mit der äusseren Luft nur durch einen schmalen Spalt communicirend, für gewöhnlich um so mehr mit Feuchtigkeit gesättigt sein wird, als die Epidermisaussenwand hier durch ihre Dünne in einem merkwürdigen Gegensatz zu ihrer bei einheimischen Pflanzen enormen Dicke auf der oberen, der Luft ausgesetzten Seite steht.

Eine besondere Vergleichung in Bezug auf die Zahlenverhältnisse der Stomata habe ich nicht angestellt, da mir eine solche bei ihrer verschiedenen Grösse und den schwer schätzbaren Abweichungen in der Weite der Centralspalte für Schlussfolgerungen, die auf die Transpirationsgrösse daraus zu ziehen wären, doch nur unsichere Resultate zu versprechen schien.

II. Parenchym. In demselben existiren nur Gegensätze in der Ausbildung der Intercellularräume und des Schwammparenchyms. Beide sind bei *A. odorata* am stärksten, bei *cynanchica* u. *galioides* am schwächsten entwickelt. Interessant aber unerklärlich ist mir die Thatsache, dass bei *A. arvensis*, wo abweichend von den andern Arten in der Epidermis der Unterseite lange, schlauchförmige, mit öligen Tropfen angefüllte Idioblasten auftreten, dafür im Parenchym die Raphidenzellen fehlen, die allen übrigen zukommen.

Feste mechanische Elemente finden sich in den Blättern von *A. odorata* u. *arvensis* gar nicht vor, dagegen begegnen wir solchen besonders

bei *A. cynanchica* u. *galioides* in abwärts gekehrten, in der Mittelrippe bis zur Epidermis reichenden Belegen des Phloëmtheils der Bündel.

Vergleichen wir mit den anatomischen Befunden die Standorte der einzelnen Species, so treten die Beziehungen, welche zwischen beiden obwalten, klar zu Tage. Der gewöhnliche Waldmeister, der den feuchten, schattigen Wald bewohnt, weist keinerlei Schutzmittel gegen die Transpiration auf, die übrigen Species, die alle mehr oder weniger sonnige Haiden, Abhänge und Felsen aufsuchen, finden solche, ungefähr so sich steigernd wie die Trockenheit des Standorts zunimmt, in der Form ihrer Blätter, im Bau der Epidermis, des Mesophylls und der Rinde.

Die einjährige auf Feldern und grasigen Höhen wachsende *A. arvensis* hat bereits im Mai oder Juni, bevor also die grösste Hitze eintritt, ihre Entwicklung vollendet, sie steht darum im Bau der *A. odorata* am nächsten; *A. galioides*, die besonders auf Kalk, vulkanischem und plutonischem Boden vorkommt, weicht am meisten davon ab.

1) **Veronica.** Untersucht wurden *V. scutellata*, *Beccabunga*, *Anagallis*, *serpyllifolia*, *hederifolia*, *triphyllos*, *prostrata*, *officinalis*, *Chamaedrys* u. *spicata*. Deutliche Beziehungen zum Standort verräth im Wesentlichen nur die grössere oder geringere Ausbildung des Systems der Intercellularen in Blatt und Rinde. Letztere gleicht bei den Graben- und Teichränder bewohnenden Arten *scutellata*, *Beccabunga* u. *Anagallis* in der Weitmaschigkeit des Zellnetzwerkes vollkommen der untergetauchter Wasserpflanzen. Bei *V. triphyllos*, *prostrata*, *officinalis*, *Chamaedrys* u. *spicata* tritt sie in ihrer Mächtigkeit hinter dem Holzcylinder vollständig zurück und beschränkt sich auf wenige Schichten grünen Gewebes mit schwachen Intercellularlücken. *V. serpyllifolia* nimmt ganz in Uebereinstimmung mit ihrem Standort eine mittlere Stellung ein. Im Bau des Blattes geben sich bei den einzelnen Arten wohl Differenzen zu erkennen, dieselben sind aber, wenn man von der mit der Feuchtigkeit des Standorts zunehmenden Lockerheit in der Zellverbindung absieht, nicht in ausgesprochener Weise als Anpassungen an äussere Medien zu charakterisiren. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind, obgleich bei *V. Beccabunga* u. *Anagallis* am dünnsten, doch auch bei den übrigen von keiner belangreichen Dicke.

Die Zahl der Spaltöffnungen, die ohne Ausnahme in gleicher Höhe mit den umgebenden Epidermiszellen inserirt sind, schwankt nach der Species; sie ist, was man am wenigsten erwarten sollte, bei den Trockenheit liebenden, die sich doch gegen grosse Transpirationsverluste schützen sollten, eher etwas grösser als bei den Bewohnern der Teich- und Grabenränder. Frei von Spaltöffnungen ist die Oberseite von *V. scutellata* u. *Chamaedrys*.

Besser mit den Erfahrungen an andern Gattungen stimmt die Be-

haarung überein, denn wir finden bei *V. scutellata*, *Beccabunga* u. *Anagallis* gar keine, bei *V. serpyllifolia* nur auf der Oberseite sehr wenige, einzellige, bei *triphyllos*, *prostrata*, *officinalis* u. *Chamaedrys* viele und mehrzellige Haare vor. — Im Blattparenchym geben sich die Einflüsse einer grösseren oder geringeren Beleuchtung zu erkennen, indem bei *V. triphyllos* das Pallisadengewebe am stärksten, bei den Schattenpflanzen wie *V. Anagallis* u. *Beccabunga* am schwächsten entwickelt ist.

3) **Convolvulus.** (Fig. 10—14.) *Convolvulus Sepium* u. *arvensis*, von denen die eine schattige Hecken an Grabenrändern aufsucht, die andre an trocknen, sonnigen Stellen am Boden kriecht oder um Halme windet, weichen am erheblichsten im Bau des Blattparenchyms von einander ab. Hier, wo die Unterschiede in der Nässe des Standorts sich mit denen in der Intensität der Beleuchtung combiniren, sehen wir demgemäss auch, wie es die Figuren 10 u. 11 lehren, bei der einen, *C. arvensis* eine ungemeine Ausbildung des Pallisadengewebes mit einem räumlich sehr beschränkten Intercellularsystem verbunden, bei der anderen, *C. Sepium*, gerade das umgekehrte Verhältniss. Was die Zahl der Spaltöffnungen anbetrifft, so finden sich auf der gleichen Blattfläche bei *C. arvensis* oben und unten je 20—30, bei *C. Sepium* oben keine, unten 14—18. Es tritt also auch hier, wie bei den *Veronica*-Arten deutlich zu Tage, dass bei der blossen Rücksichtnahme auf die Zahlenverhältnisse sich Beziehungen zum Standort, die als zweckmässige Anpassungen an die wechselnde Verdunstungsgrösse zu deuten wären, nicht erkennen lassen. — Vergleicht man die Stengelquerschnitte bei den *Convolvulus*-Arten, so fällt an *C. arvensis* die grössere Zahl und Weite der Gefässe, die Dicke der Membranen sämtlicher Elemente des Holzringes und zwischen Phloëm und Rinde, wo sich bei *C. Sepium* nur einzelne zerstreute Bastzellen vorfinden, ein fast geschlossener Stereomring besonders in die Augen.

4) **Ranunculus.** Die untersuchten *R. Lingua*, *Flammula*, *auricomus*, *Ficaria*, *acer*, *bulbosus* u. *repens* gleichen sich im anatomischen Bau ausserordentlich. Selbst die Behaarung erscheint hier nicht als Begleiter des trockneren Standorts; denn sie findet sich auf Stengel und Blatt der Wiesenpflanze *R. Lingua* zum mindesten ebenso stark entwickelt als bei *R. bulbosus*, der häufig dürre und sandige Plätze aufsucht.

Von anderen Dicotylen prüfte ich noch *Dianthus*-(*superbus*, *deltoides*, *Carthusianorum*, *Armeria*), *Myosotis*-(*hispida*, *stricta*, *palustris*), *Viola*-(*odorata*, *canina*, *silvestris*, *hirta*, *tricolor*) u. *Thalictrum*-(*flavum*, *minus*)-Arten, ohne indessen wesentlich Neues zu finden. Bei den einen werden bestimmte Einflüsse des Standorts auf den Bau gar nicht deutlich, bei den andern bestehen sie in schon geschilderten Dingen wie grössere oder geringere Gefässzahl, ungleiche Ausbildung der Intercellularräume u. s. w.

Von den Monocotylen haben bereits, wenn auch nicht einzelne Arten einheimischer Gattungen, so doch die Angehörigen bestimmter Familien, also immerhin noch durch gemeinsame Abstammung nahestehende Pflanzen eine auf den Standort bezugnehmende anatomische Bearbeitung erfahren. So die *Gramineen*, *Restionaceen*<sup>1)</sup> u. *Orchideen*.<sup>2)</sup> Ich selbst untersuchte einheimische *Gagea*- u. *Carex*-Arten. Von den ersteren ist wenig zu sagen. *G. saxatilis*, *arvensis* u. *pratensis*, die sämtlich trockne, lichte und sandige Plätze bevorzugen, passen sich ihrem Standort durch Verstärkung, die beiden letzten auch durch schwache Wachs Ausscheidung der Epidermisaussenwand an. Sie ist 4 bis 5 mal dicker als bei der den schattigen Wald bewohnenden *G. silvatica*. Bei dieser ist ausserdem das Intercellularsystem ausserordentlich entwickelt, indem alle Zellen des Blattparenchyms mit Ausnahme der direct der Epidermis anliegenden so regelmässig sternartig ausgebildet sind, wie man sie sonst gewöhnlich nur bei Wasserpflanzen antrifft.

Von *Carex*-Arten prüfte ich *C. arenaria* L. (Flugsandfelder, sandige Wälder), *supina* Wahlenb., *humilis* Leyss., *praecox* Schreb. (sonnige Hügel), *verna* Vill., *pilulifera* L. (trockene Wälder, Grasplätze) *montana* L., *digitata* L. (Schattige Laubwälder), *hirta* (Wiesen, feuchte Sandstellen), *limosa* L., *panicea* L., *canescens* L., *flava* L., (Torfmoore, feuchte Wiesen), *elongata* L., *gracilis* Curt. (Grabenränder, Bachufer), ohne indessen hervorstechende Beziehungen zwischen dem Bau der Vegetationsorgane und dem Standort aufzufinden. Allerdings wird von Zingler<sup>3)</sup> angeführt: „Die *Carices*, die an feuchten Plätzen ihren Standort haben, besitzen eine grössere Menge von Spaltöffnungen, als die *Carices*, die an trockenen Plätzen stehen . . . Die *Carices* nun, die an feuchten Plätzen stehen, durch ihre lokale Lage also mehr Feuchtigkeit aufnehmen, können, ohne sich zu schaden, auch mehr abgeben, daher dürfen sie eine grössere Zahl von Spaltöffnungen haben. Dagegen die anderen *Carices*, die an trocknen Orten wachsen, würden zuviel Feuchtigkeit auf Kosten ihres Wachstums abgeben und deshalb haben sie eben eine bedeutend geringere Anzahl von Stomata.“ Vergleicht man nun aber mit diesen Behauptungen die Tabelle, auf welche sie sich stützen und auf der sich die Zahl der Spaltöffnungen auf 1 qmm Fläche berechnet findet, so ergeben sich doch ganz wesentliche Abweichungen von der aufgestellten Regel. *C. paludosa* Scop. (an Weihern) hat danach nur 102 Spaltöffnungen auf demselben Raum, wo die Trockenheit liebende *C. praecox* Jacq. 132 aufweist; *C. teretiusecula* (auf Mooren) 87, wo bei *C. sempervirens* (auf nicht feuchten

<sup>1)</sup> Pfitzer in Pringsh. Jahrb. VII. u. Tschirch in Pringsh. Jahrb. XIII.

<sup>2)</sup> Krüger in Flora 1883.

<sup>3)</sup> Zingler: Die Spaltöffnungen der *Carices*. Pringsh. Jahrb. IX.

Wiesen) 132 u. bei *C. glauca* (auf Sandsteinformationen) 105 verzeichnet sind. Ich habe auf die Zahlenverhältnisse der Stomata ebenfalls geachtet, die Zingler'sche Behauptung indessen nur in sehr beschränktem Maassstabe bestätigt gefunden. *C. canescens* z. B. hat, obwohl auf beiden Blattseiten mit Spaltöffnungen versehen, auf gleichem Flächenstück oben und unten zusammengezählt, doch höchstens halb so viele, als *C. humilis* auf der Unterseite allein aufweist. Die Zahl der Spaltöffnungen allein also giebt, worauf Weiss<sup>1)</sup> u. Tschirch<sup>2)</sup> schon hingewiesen haben, durchaus keinen sicheren Maassstab dafür ab, ob eine Pflanze einem trocknen oder einem feuchten Standort angepasst ist. Wenngleich es schon richtig ist, dass eine Pflanze, deren Intercellularräume durch zahlreiche Oeffnungen mit der Luft communiciren, stärker transpiriren muss, als eine solche, welche nur wenig Auslassstellen für den gebildeten Wasserdampf aufweist, so kommt es doch für das Maass der Wasserabgabe ganz wesentlich darauf an, einmal wie gross die Oeffnungen sind, dann wie sie sich den Einwirkungen des Lichts gegenüber verhalten. Von den Spaltöffnungen einiger Wasserpflanzen wissen wir, dass sie sich überhaupt nicht schliessen und es ist nach den Untersuchungen, welche Schwendener<sup>3)</sup> über den Mechanismus des Spaltöffnungsapparates gemacht hat, die Vermuthung wohl gerechtfertigt, dass der Grund hierfür in der Constanz einer bedeutenden, durch reichen Wasserzufluss hervorgerufenen Turgorspannung in den Schliesszellen zu suchen ist. Mehr oder weniger wird es aus gleichem Grunde zutreffen, wenn wir für die Stomata aller Pflanzen feuchter Standorte behaupten, sie ständen häufiger und länger offen als diejenigen solcher, die an trocknen Plätzen mit Wassermangel zu kämpfen und periodisch an geminderter Turgescenz zu leiden haben. Durch die Erwägung dieser Umstände aber scheint mir die Thatsache vollkommen erklärt, dass hygrophile Pflanzen, in unserm Falle gewisse *Carices*, häufig ebenso viele oder wohl gar weniger Stomata zeigen als ihre xerophilen Verwandten.

Ganz unerklärt bleibt mir an den Blättern mancher *Carices* eine andre Erscheinung. Es kommen nämlich bei *C. limosa*, *panicea* u. *gracilis* nach meinen Beobachtungen, bei *C. paniculata*, *glauca* u. *maxima* nach denen Zingler's, Einrichtungen vor, die wir nach allen Analogien, die sich sonst im Pflanzenreiche vorfinden, nur als Vorkehrungen gegen übermässige Transpiration deuten können, und doch sind es grade diese Arten, die ausnahmslos nur in einem feuchten Boden gedeihen. Bei den Trockenheit liebenden Species dagegen, wo ihre Existenz nach den ge-

<sup>1)</sup> Pringsheim's Jahrb. IV.

<sup>2)</sup> Linnæa. Neue Folge. Bd. IX. Heft 3 u. 4.

<sup>3)</sup> Monatsb. der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Juli 1881.

wöhnlichen Anschauungen berechtigt wäre, fehlen solche Schutzmittel. Sie bestehen im Allgemeinen aus papillenartigen Vorwölbungen, die sich von seiten der benachbarten Epidermiszellen derartig über die Spaltöffnungen hinüberneigen, dass letztere, in einem vor dem Eindringen der trocknen Luft geschützten Raum zu stehen kommen. Bei *C. limosa* sind mit Ausnahme der Schliesszellen und deren schmale Nebenzellen sämtliche, in der Flächenansicht langgestreckte, rechteckige Epidermiszellen des Blattes in der Nähe der oberen schmäleren Querwand mit Ausstülpungen versehen. Auf der unteren Blattfläche, wo allein sich Spaltöffnungen vorfinden, sind dieselben bedeutend länger und in eigenthümlicher Weise orientirt. Während sie nämlich für gewöhnlich schräg aufwärts mit ihrem oberen Ende der Blattspitze zugekehrt sind, wendet sich immer die, welche von einer unmittelbar oberwärts einer Spaltöffnung gelegenen Epidermiszelle entspringt, soweit rückwärts, bis sie sich mit der ihr entgegenstrebenden Ausstülpung der Epidermiszelle unterhalb derselben Spaltöffnung berührt. Die Wirkung beider Ausstülpungen ist etwa dieselbe, wie sie ein ganz schwach gekrümmter Finger hervorbringt, wenn er sich der Länge nach über eine schmale spaltenförmige Oeffnung legt, aus der Wasserdampf entweicht. Bei *C. panicca* wird diese Wirkung noch dadurch gesteigert, dass auch die Papillen, welche von jeder Epidermiszelle zur Rechten und Linken der Spaltöffnung ausgehen, mit den von oben und unten her sich vorwölbenden zum Contact gelangen. In diesem Fall sind die Spaltöffnungen von der Fläche her gar nicht zu sehen, sie werden durch die ein Kreuz bildenden Papillen vollständig verdeckt. *C. gracilis* und nach den Zeichnungen, welche Zingler giebt, auch *C. paniculata*, *maxima* u. *glauca* haben ähnliche Bildungen wie die geschilderten, nur sind jene Ausstülpungen bei weitem nicht so hoch und bieten in ihrer Gesammtheit auch insofern ein unregelmässigeres Bild dar, als jede der Nachbarzellen eines Spaltöffnungsapparates bald eine, bald mehrere, bald grössere, bald kleinere vorwölbt. Ueber ihren Zweck kann bei allen kaum ein Zweifel bestehen, fraglich und räthselhaft bleibt nur, warum sie sich grade bei den *Carices* des feuchten Standorts vorfinden. Hygrophile und Schattenpflanzen haben doch sonst das Bestreben, die Transpirationsgrösse möglichst zu steigern, indem sie ihre oftmals constant geöffneten Spaltöffnungen über die Epidermis emporheben, die verdunstende Oberfläche durch Erweiterung der Intercellularräume in Blatt und Rinde vermehren u. s. w. Dieses Bestreben ist auch ganz natürlich, denn die Transpiration ist nothwendig für die Existenz jeder höheren, in die Luft ragenden Pflanze, schon darum, weil sie allein es ermöglicht, dass ein fortdauernder, die Nährsalze mit sich führender Wasserstrom in Stengel und Blatt emporsteigt, und es wäre gewiss für die meisten Pflanzen ebenso schädlich, wenn ihre Tran-

spiration dauernd gehemmt oder auf ein anomales Maass herabgedrückt würde, als wenn sie eine übermässige Steigerung erführe. Warum nun bei den angeführten *Carices* eine Ausnahme von der allgemeinen Regel stattfindet, warum grade viele im nassen Boden wachsende durch Verdeckung der Spaltöffnungen, *C. panicea* auch durch Wachsüberzug der Epidermis, die Verdunstung einschränken, dafür vermag ich hier nur eine Vermuthung auszusprechen. Die Standorte, die in den Floren gewöhnlich als Torfmoore, feuchte Wiesen, Sumpf- und Grabenränder bezeichnet werden, lassen sich in zwei Kategorien bringen, in solche, wo wirklich dauernd das ganze Jahr über reichlich Feuchtigkeit im Boden vorwaltet, und in solche, wo das Grundwasser im Hochsommer zurücksinkt und in den oberen Erdschichten vorübergehend eine gewisse Dürre eintreten kann. Sämmtliche oben besprochene *Carices* gehören Standörtern der zweiten Kategorie an, und ihre Schutzeinrichtungen gegen Transpiration wären somit vielleicht eine Art Präventivmaassregel, deren Bedeutung nur in den Zeiten des Wassermangels hervortritt und deren Nothwendigkeit besonders darum einleuchtet, weil fast alle *Carices* des nassen Bodens im Gegensatz zu denen des trocknen nur kurze, sich oberflächlich verbreitende Wurzeln resp. Rhizome aufweisen.

---

Werfen wir einen Rückblick auf die Resultate, welche sich an einheimischen Pflanzen in Bezug auf unsere Frage nach den Beziehungen zwischen Standort und Bau der Vegetationsorgane ergeben haben, so werden wir finden, dass in vielen Fällen solche Beziehungen klar und deutlich hervortreten, in andern wenig oder gar nicht. Der Grund für dieses schwankende Ergebniss liegt sicherlich in der Verschiedenheit der Plastizität, welche die einzelnen Organe und Gewebelemente eines Pflanzenindividuums den Einwirkungen äusserer Medien gegenüber besitzen. Während auf trockenem Standort die einen eine zu hohe Transpiration durch Verstärkung und erhöhte Cuticularisirung der Epidermisaussenwände, durch Reducirung der Spaltöffnungen, was Zahl und Grösse anbetriift, zu vermindern trachten, verzichten andere auf diese Schutzmittel und beschränken nur die verdunstende Fläche, indem sie die Intercellularräume oder die Blätter selbst in ihrer Grösse herabsetzen. Bei einer dritten Gruppe ist das Blatt in keinerlei Weise plastisch, und die Differenzen des Standorts kommen dann entweder im Bau des Stammes durch Ausbildung der als Wasserreservoir dienenden Elemente, oder, worauf bisher noch wenig geachtet ist, in der Entwicklung des Wurzelsystems oder endlich, wenn nichts von alledem sich dem bewaffneten oder unbewaffneten Auge darbietet, in einer chemischen Veränderung des Zellsaftes zum Ausdruck. Alle die einzelnen Erscheinungen aber, in denen die Plasticität des Individuums Standorts-

einflüssen gegenüber sich offenbart, können, indem sie sich in der mannigfachsten Weise combiniren und die verschiedensten, meist unerklärten Correlationen im Gefolge haben, allein schon durch Vererbung zur Bildung neuer Arten führen. So kann es nicht Wunder nehmen, dass man auch bei einem Vergleich dieser unter sich häufig auf Differenzen stösst, deren Bedeutung einem durch die Rücksichtnahme auf den Standort ohne weiteres klar wird. Dass auch hier in vielen Fällen solche Unterschiede zu fehlen scheinen, trotzdem die Standorte speciell in Bezug auf Beleuchtung und grössere oder geringere Feuchtigkeit der umgebenden Luft und des Bodens Abweichungen zeigen, das erklärt sich einmal wie vorher, weil der Zellsaft je nach seiner chemischen Beschaffenheit und Concentration eine mit der Art verschiedene, uns unbekanntere Verdunstungsgrösse haben wird, dann auch, weil „die Sprache der Natur nur dann eine entschiedene ist, wenn wir uns an die extremen Vorkommnisse halten,“ unser Klima aber solche nicht bietet.

Wir werden mit der letzteren Andeutung naturgemäss darauf verwiesen, die gewünschten Extreme in andern Erdstrichen zu suchen. Damit erwachsen aber zweierlei Schwierigkeiten. Wir können erstens nur getrocknete, an Ort und Stelle gesammelte Specimina zur Untersuchung verwerthen, da das ohnehin spärliche Material der Gärten durch die Cultur in dem anatomischen und morphologischen Aufbau der Blätter und Stengel wesentlich verändert wird, zweitens fehlt uns bei exotischen Pflanzen in den meisten Fällen der genaue Einblick in die Standortverhältnisse. Dem ersteren Uebelstand habe ich abzuhelpen versucht, indem ich die zu untersuchenden Pflanzen, nachdem ich sie zuvor trocken oder in Wasser geprüft, durch Kochen in Säure oder Kali möglichst regenerirte, dem letzteren dadurch, dass ich eine bestimmte Kategorie von Pflanzen wählte, Pflanzen der Wüste, speciell der Sahara, aus einer Gegend also, wo Unterschiede in der Beleuchtung, den Bodenverhältnissen und Niederschlägen auf weite Strecken hin jedenfalls weniger hervortreten als irgend sonst wo auf der Erde. Ein Factor, die Trockenheit, wirkt hier auf die Gestaltung des Pflanzenlebens in so überwiegender Weise ein, dass alle übrigen Einflüsse, wie sie der Standort sonst noch etwa nach sich ziehen kann, vollkommen dahinter zurücktreten müssen und darum sind wir hier mehr als bei den Pflanzen anderer Klimate berechtigt, bestimmte, uns entgegretende Besonderheiten allein als eine Anpassung an diesen Factor aufzufassen.

#### 4. Wüstenpflanzen.

Eine der verbreitetsten und artenreichsten Pflanzengruppe bilden in der Sahara die

**Leguminosen** und von diesen treten wiederum in auffälliger Weise

die Gattungen *Genista*, *Spartium*, *Retama* hervor. Was dieselben in erster Linie befähigt die Dürre des Klimas zu ertragen, ist ihre Blattlosigkeit. Nackt und kahl, einem Besen vergleichbar, ragen sie empor und bieten so der heissen Luft mit den dünnen, ruthenähnlichen Zweigen ein Minimum von Fläche dar. Aber selbst diese ist in vorzüglicher Weise gegen Wasserverluste geschützt. Durchschneidet man einen Zweig, beispielsweise von *Retama dasycarpa* Coss., die in der östlichen Sahara gedeiht, und betrachtet den Querschnitt mikroskopisch, so fällt einem zunächst die colossal entwickelte, durchweg cuticularisirte Aussenmembran der Epidermis in die Augen, die gleich einem Panzer die inneren Gewebelemente bedeckt und von der Aussenluft abschliesst. Nach diesem erregt am meisten der gesammte Umriss des Querschnitts die Aufmerksamkeit. Derselbe ist nicht gleichmässig kreisförmig, sondern, wie es Fig. 15 deutlich macht, an der Peripherie mit einer wechselnden Zahl von Einfaltungen versehen, die der Ausdruck einer am Zweige längsverlaufenden Rillenbildung sind. Der Zweck der Rillen wird klar, wenn man beobachtet, dass an ihren Böschungen die Spaltöffnungen inserirt sind. Sie zielen darauf hin, einen windstillen Hohlraum zu schaffen, in dem die wasserdampfreichen, aus den Stomaten entweichenden Gase festgehalten werden. Ihre Wirksamkeit wird dabei noch dadurch erhöht, dass einmal kurze einzellige aber dicke Haare, die meist in der Basis der Rille entspringen, mit ihrer Spitze den oberen Eingang verstopfen, dann, dass die Spaltöffnungen, deren Schliesszellen mit langen, spitzen Cuticularleisten versehen sind, unter das Niveau der benachbarten, sich überwölbenden Epidermiszellen eingesenkt erscheinen. Der Wasserdampf, der aus einer Centralspalte hervordringt, erleidet daher, wenn man so will, wie in retortenartigen Vorlagen eine dreifache Ansammlung, bevor er in die Luft zu entweichen vermag, erstens innerhalb des Walles, den die Cuticularleisten der Schliesszellen bilden, zweitens im Vorhof, drittens in der Rille selbst.

In den geschilderten Dingen der *Retama dasycarpa* ganz analog gebaut ist *Retama Raetam* Webb, *Retama Duriaei* Webb (Fig. 15), *Genista spartioides* Spach, *umbellata* Poir., *microcephala*, *aspalathoides* Lam., *quadriflora* Munby, die sämmtlich in Exemplaren nordafrikanischer Standorte von mir untersucht wurden. Kleine Besonderheiten zeigt *G. spartioides*, wo die Rillen mit einer harzartigen, wahrscheinlich von den Haaren secernirten, ursprünglich halbfüssigen Masse angefüllt sind und *G. microcephala*, deren Spaltöffnungen nicht eingesenkt sind, deren ungemein kurze, mehr papillenartige Haare dafür aber nicht von der Basis der Rille entspringen, sondern seitlich an den Böschungen, in der Art, dass sich die gegenüberstehenden mit einander verschränken und fast völligen Abschluss der Rille gegen die äussere Luft erzielen.

*G. Jauberti* Spach (Armenien), *acanthoclada* DC. (Orient), *radiata* Scop. (Sicilien), *sphaelata* Boiss. (Palästina), *ephedroides* DC. (Sardinien), *Erinacea pungens* Boiss. (Spanien), also sämmtlich Arten aus Gegenden, die sich wenigstens während eines grossen Theils des Jahres durch ihre Trockenheit auszeichnen, schliessen sich den obigen aus Afrika entnommenen Species mehr oder weniger an. Bei der *G. sphaelata* ist die Rillenbildung an den Zweigen äusserlich garnicht sichtbar. Wie man sich am Querschnitt überzeugt, kommt dies daher, dass die äusseren, sich seitlich gegen einander vorwölbenden Ränder der Rille nur einen haarfeinen Spalt zwischen sich lassen. Das Vortheilhafte dieser Einrichtung leuchtet ohne weiteres ein. Bei *Erinacea pungens* fehlt die Haarbildung in der Rille. Ein gewiss ebenso wirksamer Ersatz dafür wird aber geschaffen, indem die Nachbarzellen der Spaltöffnungen ziemlich lange Ausstülpungen erhalten, die sich schräg zusammen- und aneinanderlegend einen kegelartigen Wall über der Spalte selbst herstellen.

Einen Uebergang zu einer andern Bauart bilden die Arten *Genista aetnensis* DC. und *monosperma* Lam. (Fig. 16) — beide aus Italien —, bei denen die Rillenbildung nur noch schwach angedeutet ist, und *Spartium album* Desf. (Atlas), wo die Rille zwar noch vorhanden und mit Haaren bedeckt, aber so breit und nach aussen so weit geöffnet ist, dass von einer Behinderung des Luftzutritts eigentlich nicht mehr die Rede sein kann. Am charakteristischsten tritt die andre Bauart uns in *Genista cephalantha* Spach (Oran) (Fig. 17) entgegen. Die Rillen fehlen, der Stengel ist 5—7-kantig, die Spaltöffnungen sind auf den wenig concaven Seitenflächen zwischen den Kanten zerstreut. Schutz gegen Verdunstung wird, abgesehen von der Blattlosigkeit, durch die enorm verdickte und durchweg cuticularisirte Epidermisaussenwand und für die Stomata durch die Ausbildung einer wallartig nach aussen vorspringenden, über der Centralspalte einen windstillen, trichterförmigen Raum herstellenden Cuticularleiste gewonnen. *Genista sphaerocarpa* Lam. und *ferox* (Nord-Afrika) schliessen sich darin an.

Unsere einheimischen *Genista*- und *Spartium*-Arten weisen, obgleich sie ohne Ausnahme ebenfalls nur an trocknen Standorten vorkommen, schon durch die Ausbildung von Blättern darauf hin, dass sie sich denn doch günstigerer Feuchtigkeitsverhältnisse zu erfreuen haben als ihre Verwandten aus der Wüstenflora. Bemerkenswerth ist es, worauf Winkler<sup>1)</sup> hingewiesen hat, dass bei *Spartium Scoparium* L. die Blätter, die an den Frühlingstrieben ausschliesslich dreizählig sind, an den

1) Verhandl. des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande und Westfal. XXXVII. Bonn 1880 p. 157 ff.

Sommertrieben allmählig kleiner werden und endlich unter Verlust zuerst des einen, dann auch des anderen Seitenblättchens in einfache, sitzende, fast schuppenartige Blätter übergehen. Die Pflanze accomodirt sich hiernach der steigenden Hitze, indem sie die Oberfläche der hauptsächlich transpirirenden Organe im gleichen Maasse kleiner werden lässt. — Im anatomischen Bau der Blätter habe ich an den einheimischen *Genisten* und *Spartium Scoparium* keinerlei auffällige Schutzmittel gegen Transpirationsverluste wahrgenommen. Im Bau des Stammes erinnert *Genista pilosa* am meisten an aussereuropäische Formen, da die Stomata in allerdings ganz seichten aber behaarten Rillen gelagert sind. — Die südeuropäischen *Genista anavantica* Tenor., *Spartium junceum* L., *Cytisus glabratus* Link und *Calycotome spinosa* Link nehmen, was Beblätterung, Dicke der Epidermis und Configuration des Spaltöffnungsapparates anbetrifft, zwischen unsern und den hierhergehörigen Arten Nord-Afrika's eine mittlere Stellung ein.

Ein gemeinsames Merkmal aller *Genisten* und verwandten Gattungen sind Gruppen mechanischer Zellen, die zu Strängen vereinigt, von der Epidermis durch ein oder zwei Schichten Wasserzellen<sup>1)</sup> getrennt, in der Rinde verlaufen. Bei denen mit einfach kantigem Stengel sind sie meist isolirt, bei denen mit Rillenbildung, wo sie im Querschnitt T- oder I-Trägern gleichen, lehnen sie sich in radialer Richtung gewöhnlich mehr oder weniger den lokalen oder zu Ringen vereinigten Bastbelegen des Phloëms an. Eine mit der Trockenheit des Standorts steigende Zunahme in der quantitativen Ausbildung dieser mechanisch wirksamen Elemente ist unverkennbar, obgleich mir die Nothwendigkeit solcher Verstärkung, wenn sie nur Erhöhung der Biegefestigkeit im Auge hat, nicht recht einleuchten will. Sie scheint mir nur ein Ausdruck des Bestrebens aller Pflanzen heisser und trockner Klimate zu sein, ganz im Allgemeinen eine möglichst grosse Zahl ihrer Elementarorgane durch Verdickung der Wände auf Kosten des Lumens in feste, wenig oder gar nicht turgescenzfähige Zellen umzuwandeln. Bei den *Genisten* und Verwandten springt dieses Bestreben am meisten in der Entwicklung der Holz- und Markzellen in die Augen und als ein Beispiel, wie weit die Verdickung der Membranen für Pflanzen unseres Klimas ausnahmslos dünnwandig bleibender Zellen gehen kann, gebe ich in Fig. 21 einen Zellkomplex aus dem Mark der Saharapflanze *Genista umbellata* Poir.

Während die voraufgehenden Leguminosen sämmtlich der *Spartium*-form Grisebach's angehören, sind die für die Wüste ebenfalls charakteristischen *Allagi*- und *Taverniera*-Arten den Dornsträuchern zuzuzählen. *Allagi Maurorum* Dc. und *Taverniera aegyptiaca* Boiss. (Fig. 18) zeigen

<sup>1)</sup> Westermaier: Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV.

auf trockenem Wüstenboden, von rudimentären Schuppen abgesehen, vollkommen kahle, holzige Zweige und treiben nur, wenn sie auf Culturland gelangen, grüne Blätter. Die Epidermis der Zweige ist nicht so dickwandig, als man es erwarten sollte, und auch die Spaltöffnungen zeigen, da sie nur schwach eingesenkt erscheinen, keine bemerkenswerthen Schutzmittel gegen Transpiration. Dagegen fällt es auf, dass zwischen den Pallisaden und der Epidermis eine Schicht von Zellen eingeschoben ist, deren Inhalt bei getrockneten Pflanzen aus einer braunen harzartigen Masse besteht. Ohne Zweifel wird in diesen das Wasser mit grosser Kraft festgehalten, und sie wirken demnach wie ein schützender Mantel, der das assimilirende Gewebe vor dem Austrocknen bewahrt.

Im Habitus und Bau erinnern an *Taverniera* einige zu den *Umbelliferen* gehörige *Deverra*-Species, von denen ich *D. triradiata* Hochst. und *D. tortuosa* Dc., beide von ägyptischen Standörtern, prüfte. Auch hier ist die Epidermis der Aeste doppelt, indessen der Inhalt der zweiten, innern Schicht farblos. Die Spaltöffnungen finden sich in schalenförmigen Vertiefungen, die ähnlich wie es Wilhelm<sup>1)</sup> bei *Coniferen* beschrieben hat, mit einer harz- oder wachsartigen Masse ausgefüllt erscheinen. Als vortheilhaft für die Herabdrückung der Verdunstungsgrösse sind sicher auch mehr oder weniger vorspringende Ausstülpungen anzusehen, die sich von seiten hypodermaler Zellen in die Athemhöhle erstrecken und diese theilweise ausfüllen. Tschirch<sup>2)</sup> macht auf eine gleiche Erscheinung bei der xerophilen australischen *Xanthorrhoea hastile* aufmerksam.

**Cruciferae.** Die Cruciferen der Sahara sind in der Mehrzahl entweder einjährige, in allen ihren Theilen mit einem dichten Haarfilz bekleidete Kräuter (*Mathiola livida* Dc., *Malcolmia aegyptiaca* Spr., *Anastatica hierochuntica* L.) oder mehrjährige, in älteren Stadien dornige und gewöhnlich fast blattlose Halbsträucher. Von den letzteren untersuchte ich

1) *Oudneya africana* R. Br. Blätter waren an dem mir zu Gebote stehenden Exemplar nicht vorhanden. Auf dem Querschnitt eines Zweiges gewahrt man unter der ziemlich zarten Epidermis 5 bis 6 Schichten runder, mässig starkwandiger und unverholzter Zellen, die sich von der Fläche gesehen als langgestreckte, wie die Glieder eines Gefässes an einander gereihete, spiralig oder netzartig verdickte Schläuche erkennen lassen. Ich weiss denselben keine andere Bedeutung zuzuschreiben, als dass sie als Reservoir dienen, die sich während der Thaubildung oder bei gelegentlichen Regenschauern mit Wasser erfüllen, um es in den Zeiten der Noth an die lebenden Zellen abzugeben. Im

1) Berichte der deutsch. bot. Ges. I. Jahrg. Heft 7.

2) Linnaea. N. F. Bd. IX Heft 3 u. 4.

übrigen bietet der Stengelbau, wenn man die ungeweine Ausbildung der lokalen Bastbelege des Phloëms und die bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Holzzellen nicht rechnet, keine besonderen Eigenthümlichkeiten dar.

2) *Zilla myagroides* Forsk. Klunzinger<sup>1)</sup> sagt in den Vegetationsbildern, die er von der ägyptisch-arabischen Wüste entwirft: „Das Hauptgewächs, das alle Thäler erfüllt und sie wie grüne Wiesen erscheinen lässt, ist die Sille (*Zilla myagroides* Forsk. var. *microcarpa*), ein sehr dorniger Busch aus der Familie der Kreuzblüther.“ Die Blätter sind nur von kurzer Dauer und nach Schweinfurth<sup>2)</sup> erreichen nur wenige der Stauden das zweite Jahr; die meisten von ihnen, weil nicht tief genug wurzelnd, verdorren während der langen Sommerdürre und nur den kräftigsten ist es vergönnt, ihren zweiten Frühling zu feiern. Die holzig gewordenen, völlig blattlosen Zweige starren alsdann nach allen Seiten und bilden 4' hohe, dicht verflochtene Knäuel. Dieses Zusammendrängen der Vegetationsorgane zu einem kugelförmigen Haufwerk ist, wie schon Ascherson<sup>3)</sup> bemerkt, ein Charakteristikum vieler Wüstengewächse und ohne Zweifel dazu bestimmt, ein wirksames Schutzmittel gegen die lebensfeindliche Dürre abzugeben. Wenn die Zweige und Blätter sich gegenseitig verdecken und beschatten, muss naturgemäss die Erwärmung, deren höchstes Maass ja nicht durch die Luftwärme, sondern durch Insolation hervorgerufen wird, niedriger ausfallen, als wenn die Organe flach ausgebreitet den senkrechten Strahlen der glühenden Sonne ausgesetzt wären.

3) *Anastatica hierochuntica* L. Gewöhnlich wird angenommen, dass die bekannten hygroskopischen Eigenschaften der Jerichorose erst mit dem Tode hervortreten und dass sie nur den Zweck hätten, zur Verbreitung der Pflanze und deren Samen beizutragen. Obgleich ich in der Literatur darüber Andeutungen nicht vorgefunden, glaube ich aus dem Bau schliessen zu können, dass die *Anastatica* auch schon bei ihren Lebzeiten, je nachdem Boden und Luft und die Pflanze selbst durch Regen und Thau mit Feuchtigkeit gesättigt, oder durch die dörrenden Strahlen der Sonne ausgeglüht sind, ihre Aeste in derselben Weise periodisch aus- und einwärts krümmt, wie es am todten Material durch abwechselndes Eintauchen in Wasser und nachheriges Wiederaustrocknen geschieht. Die Vortheile, die die Pflanze dadurch erringt, leuchten ein. Indem sie einerseits, wenn die Hitze am grössten, die strahlenförmig in gleicher Höhe über dem Wurzelhalse entspringenden Aeste nach innen

1) Zeitschr. der Ges. für Erdk. Bd. XIII 1878.

2) Zeitschr. für allg. Erdk. Bd. XIX 1865.

3) Bot. Ztg. 1874 p. 612.

krümmt, schieben sich die Blätter zu einem Ballen durch- und übereinander und werden dadurch in ihrer Transpiration erheblich eingeschränkt; indem sie andererseits, wenn am Abend oder bei Regen die Feuchtigkeit der Luft zunimmt, die Aeste flach ausbreitet, gerathen die Blätter, die mit vielverzweigten Haaren dicht besetzt sind, in diejenige Lage, welche zur Aufnahme der Niederschläge die geeignetste ist. — Ich bin den Ursachen der Krümmung, die beispielsweise von Grisebach<sup>1)</sup> ganz falsch dargestellt werden, etwas näher nachgegangen, als es bisher geschehen ist. Durchschneidet man einen Zweig an der Basis, etwa 5—6 Millimeter von der Ansatzstelle, wo die Concavität nach dem Austrocknen am grössten zu sein pflegt, so gewahrt man, dass der Holzcylinder auf dem Querschnitt keine centrale Lage einnimmt. Die Rinde, die ebenso wie das Mark bedeutungslos für die Krümmung der Aeste ist, da die Bewegung auch nach ihrer Entfernung gleich gut von statten geht, ist an der unteren, convex werdenden Zweigseite stärker entwickelt als an der oberen, concav werdenden. Dieselbe Bilateralität in der Ausbildung erfährt der Holzcylinder. Derselbe, frei von Markstrahlen und fast nur aus ungemein stark verdickten Libriformzellen bestehend, neben denen quantitativ die wenigen Gefässe und die sie begleitenden Parenchymstränge ganz zurücktreten, ist auf der oberen Zweigseite doppelt so breit als auf der unteren, er ist also im umgekehrten Sinne excentrisch wie die Rinde. — Aus diesem Bau allein geht die Krümmung beim Austrocknen indessen noch nicht hervor, denn ein beliebiger excentrischer Hohlzylinder wird durch blosse Wasserentziehung niemals zur Krümmung gebracht werden können, wenn alle ihn zusammensetzenden Elemente sich im gleichen Maasse zusammenziehen. Eine Verschiedenheit in der Quellungs-fähigkeit der letzteren muss hinzukommen. Bei *Anastatica* zeigt sich dieselbe, wenn man ein durch reichliche Wasseraufnahme völlig gerade gestrecktes und entrindetes Zweigstück durch einen Horizontalschnitt halbirt, durch Vertikalschnitte in der Mediane beider Hälften bandartige Streifen herauspräparirt und das Verhalten dieser beim Austrocknen prüft. Man sieht dann, dass der Streifen von der Oberseite des Zweiges ausserordentlich concav wird, der von der Unterseite fast gerade bleibt. Trotz anatomischer Uebereinstimmung besteht demnach zwischen den räumlich verschieden gelagerten Libriformzellen eine physikalische, durch ungleiche Quellung zum Ausdruck kommende Differenz, die das Verhalten der Zweige in trockenem und feuchtem Zustande genügend erklärt. — Diese innere Verschiedenheit der Holzzellen kann man auch durch ein chemisches Reagens zur Anschauung bringen. Setzt man zu einem Querschnitt Phloroglucin und

<sup>1)</sup> Vegetation der Erde. Bd. II p. 91.

Salzsäure, so nimmt die untere<sup>1)</sup> Partie des Holzcyinders eine dunkel-purpurne Färbung an, während sie nach oben hin, allmählich immer heller werdend, in ein blasses Rosa übergeht. Die Mittellamelle ist durchweg dunkler gefärbt. Von Bedeutung für die Aus- und Einwärtskrümmung der Aeste einer lebenden Pflanze ist sicher auch die Orientirung der Gefässe. Dieselben, kurze, dicht neben einander stehende, radiale Reihen bildend, finden sich fast nur an der Markseite der unteren Zweighälfte, da wo der Holzring am schmalsten ist.

4) *Schouwia Schimperii* Jaubert et Spach. Die Pflanze wird von Ascherson<sup>2)</sup> unter solchen aufgezählt, die in der eigentlichen Wüste, d. h. mehr als eine Stunde weit von den Oasen und Brunnen, vorkommen. Mit diesem Standort steht ihr Habitus sowohl wie ihr anatomischer Aufbau in einem bemerkenswerthen Widerspruch. Sie hat grosse, frisch grüne, unbehaarte Blätter, deren Transpiration weder durch eine sonderliche Verstärkung der Epidermisaussenwand, noch durch Einsenkung der Spaltöffnungen oder dergleichen irgendwie eingeschränkt erscheint. Ich weiss der *Schouwia* nur eine Pflanze an die Seite zu stellen, die *Scopolia nutica* Dun., aus der Familie der *Solanaceen*, bei der ganz ähnliche Verhältnisse obwalten, und ich muss gestehen, dass es mir vollkommen räthselhaft ist, wie die beiden Arten, denen auch jede Andeutung von Organen fehlt, die sich in auffälliger Weise als Wasserreservoir qualificirten, in dem trockenen Wüstenklima zu vegetiren vermögen.

**Capparideae.** Die Capparideen der Sahara sind theils beblätterte und dann gewöhnlich einjährige, krautartige Pflanzen, theils ausserordentlich kleinblättrige oder völlig blattlose Sträucher und Bäume.

1) *Cleome droserifolia* Delil. Sie bildet eigenthümliche, wie geschorene, fast kugelförmige Büsche von  $\frac{1}{2}$ —1 Fuss Höhe und 2—4 Fuss im Durchmesser, aus einem Hauptstamm entspringend. Alle Theile, besonders aber die fast kreisrunden Blättchen haben gestielte, klebrige Drüsen, die äusserlich an jene unseres Sonnenthau erinnern, aber keinen centralen Tracheidenstrang aufweisen. Welche Bedeutung sie für das Leben der Pflanze haben, ist nach dem trocknen Material nicht zu bestimmen. Nur vermuthen lässt sich, dass der reichlich ausgeschiedene klebrige Saft der Drüsen hygroskopisch ist und so vielleicht aus der Luft den Blättern Wasser zuführt. Die Blätter sind centrisch gebaut, besitzen eine mässig verdickte Epidermis, Spaltöffnungen ohne Schutz gegen Transpirationsverluste, dafür aber in einer mittleren farblosen

---

1) Oben und unten wende ich hier immer im Sinne des horizontal vom Stamme abstehenden Zweiges an.

2) Bot. Ztg. 1874. p. 611.

Zellschicht eine Anzahl in charakteristischer Weise verdickter, mit Poren versehener Wasserzellen.

2) *Capparis galeata* Fres. Klunzinger sagt von diesem ausgebreitete, dornige, meist gerundete Büsche bildenden Kappernstrauch: „Er fällt schon von weitem auf durch die gesättigt grüne Farbe seiner eirunden dicken Blätter, wo oft weit und breit alles grau und trocken ist.“ Diese Zähigkeit der enormen Dürre gegenüber wird erklärlich, wenn man die Anatomie der Blätter in's Auge fasst. Dieselben sind von einer Epidermis bedeckt, deren Dicke und Cuticularisierung eine so ausserordentliche ist, wie ich sie ähnlich nur bei den Genisten der Sahara angetroffen habe. Ihre Wirksamkeit wird noch erhöht durch eine Wachsschicht, die sich in ziemlicher Stärke gleichmässig über der ganzen Oberfläche ausbreitet und eine minime Unterbrechung allein über den Spaltöffnungen erfährt. Letztere erscheinen tief unter das Niveau der umgebenden Epidermiszellen eingesenkt und communiciren, da auch die Wände der umgekehrt trichterförmigen Einsenkung mit einer Wachsschicht ausgekleidet sind, nur durch eine haarfeine, erst bei starker Vergrösserung sichtbare Capillare mit der Aussenluft. Zu diesen die Transpiration herabdrückenden Eigenthümlichkeiten kommen andere, welche als Wasserreservoir zu deuten sind. Die ganze Mitte des Blattes, fast  $\frac{2}{3}$  der gesammten Blattdicke, ist mit einem chlorophylllosen Gewebe erfüllt, das sich theils aus zarten kleineren, theils aus grossen, dickwandigen und mit zahlreichen Tüpfeln versehenen Zellen zusammensetzt. Wie man sich auf Flächenschnitten überzeugt, sind letztere die enorm aufgetriebenen Endigungen der Tracheiden, welche sich in dem medianen farblosen Gewebe verbreiten. Ueber ihren Zweck kann kein Zweifel herrschen; sie reihen sich den Organen an, welche Scheit als Tracheidenhauben beschrieben<sup>1)</sup> und als Endreservoir ge- deutet<sup>2)</sup> hat, aus denen die Chlorophyllzellen vermittels des farblosen Querparenchyms ihren Bedarf schöpfen. Sie erfahren hier, wo die Wasserzufuhr nur selten eintritt, der Wasserverbrauch aber trotz aller Schutzmassregeln ein stetiger und grosser ist, eine ganz aussergewöhnliche Entwicklung. — *Capparis aegyptiaca* schliesst sich der *C. galeata* in vielen Punkten an.

3) *Sodada decidua* Forsk. Ein etwa 10—15' hoher Strauch mit sehr kurzem dicken Stamm, aber mit sehr sparrigen, stacheligen, grünen, meist blätterlosen Zweigen. Die sehr kleinen, runden Blättchen sind leicht abfällig und nur an den jüngsten Zweigen zu sehen. Die

1) Die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen. Inaug. Diss. Jena 1883.

2) Bot. Ztg. 1884 p. 187.

Epidermisaussenwände der grünen Zweige sind dickwandig, die Spaltöffnungen stehen am Grunde cylindrischer Vertiefungen.

Der *Sodala* sind eine gewisse Zahl von xerophilen Arten, die verschiedenen Familien angehören, habituell sehr ähnlich. Ich untersuchte *Leptadenia pyrotechnica* Dcne. (Aegypten) und *Orthanthera viminea* Wight (Indien), beides *Asclepiadeen*, und *Moringa arabica* Pers. (Aegypten) aus der Familie der *Moringeen*, die den *Caesalpiniaceen* nahe steht. Die *Leptadenia* (Fig. 19, 20), die zu den häufigsten grösseren Wüstengewächsen zählt, ist ein 10—15' hoher Strauch mit sehr kurzem Stamm und aufrechten, blätterlosen, von Milchsaft strotzenden Ruthenzweigen. Ob und in welcher Weise der Milchsaft für die Herabdrückung der Transpiration eine Rolle spielt, weiss ich nicht zu sagen. Auffällig ist es jedenfalls, dass die Zahl der Milchsaft führenden Arten in den heissen und trockenen Klimaten eine unleugbare Zunahme erfährt. — Die *Moringa* ist ein Baum mit weisser Rinde von ca. 10—15' Höhe, mit binsenartigen, nur mit wenigen kleinen Blättchen besetzten Zweigen. Sie sowohl wie die *Leptadenia* gleichen im Bau der Epidermis und des Spaltöffnungsapparates auch anatomisch der *Sodala* und theilen mit fast allen blätterlosen Pflanzen die Eigenthümlichkeit, dass das Chlorophyllparenchym der Rinde in Uebereinstimmung mit der assimilatorischen Function, die ihm bei dem Mangel der Blätter allein zufällt, ganz oder zum Theil als ein deutliches Pallisadengewebe<sup>1)</sup> ausgebildet ist.

**Polygonaceae.** Die xerophilen Vertreter dieser Familie sind *Polygonum*- und *Calligonum*-Arten.

1) *Polygonum equisetiforme* Sibth. (Aegypten). Die Pflanze gleicht, wie schon aus dem Namen hervorgeht, einem Schachtelhalm und findet also ihren wesentlichsten Schutz gegen Verdunstung in der Blattlosigkeit. Das parenchymatische Gewebe der Zweige schützt sie durch die Dicke der Epidermisaussenwand und wahrscheinlich auch durch den Inhalt der Epidermiszellen selbst. Derselbe scheint aus einem im trockenen Zustande harzartigen Stoff zu bestehen. Die Spaltöffnungen finden sich, da tangential gedehnte und weit nach innen vorspringende Bastbündel vorhanden sind, die das Chlorophyllgewebe in peripherische Längsstreifen gliedern, ebenfalls innerhalb solcher Streifen angeordnet. Sie sind nur wenig unter das Niveau der umgebenden Zellen eingesenkt und stehen, was verhältnissmässig selten vorkommt, quer zur Längsrichtung der Zweige.

2) *Calligonum comosum* L'Hérit. (Aegypten) ist eine der typischsten Wüstenpflanzen. Die Blätter sind äusserst klein und auf

<sup>1)</sup> Vergl. H. Pück: Beiträge zur Kenntniss des assimil. Gewebes armlaubiger Pflanzen. Inaug. Diss. Bonn 1881.

trocknem Boden nur am Anfang der Vegetationsperiode vorhanden. Im Gewebe der Zweige zeigt sich die Anpassung an Klima und Standort hauptsächlich durch Ausbildung zahlreicher und grosser Speicherzellen für Wasser. Es sind dies getüpfelte, runde, nicht allzu dickwandige Zellen, die, von wenigen eingesprengten Baststrängen abgesehen, den ganzen breiten Gürtel zwischen Phloëm und Pallisadengewebe ausfüllen. Sie sind nicht wie die Tracheidenreservoirs der *Capparis*-Blätter tote Elemente, sondern enthalten einen hellbraun gefärbten Inhalt, der den Eindruck eines erstarrten Pflanzenschleims macht.

**Plumbaginaceae.** Auch unter diesen finden sich in der Wüste blattlose Formen, so die

*Statice aphylla* Forsk. (Cyrenaica). Die gesammte Oberfläche aller oberirdischen Theile dieser Pflanze, deren fester Bau, alle Verhältnisse in Betracht gezogen, kaum seines Gleichen findet, sind mit zahlreichen warzigen Erhebungen bedeckt. Prüft man dieselben mikroskopisch, so findet man, dass jede von ihnen aus je 6—8 rosettenförmig im Kreis gestellten, schräg aufwärts gerichteten und schwach nach innen gekrümmten, hornartigen Ausstülpungen von Epidermiszellen besteht, die eine der von Mettenius<sup>1)</sup> beschriebenen Kalkdrüsen umlagern. Die Ausstülpungen bilden eine Art Becher, in dem das scheinbare Sekret der Drüse — kohlensaurer Kalk, der in eine Gallertmasse eingebettet ist — festgehalten wird. Welche Bedeutung sollen wir diesem Apparat zuschreiben? Möglichenfalls giebt darüber eine Bemerkung Aufschluss, die ich von Rohlf's angeführt finde. In seinem Buch „Quer durch Afrika“ macht derselbe bei Gelegenheit floristischer Mittheilungen über die Wüste bei Misda in Tripolitaniens folgende Bemerkung: „Es wächst an der Stelle viel Gelgelan (d. i. nach Ascherson<sup>2)</sup> *Statice aphylla*), die das Eigenthümliche hat, dass sie sehr energisch Wasser aus der Luft anzieht; selbst wenn gar kein Thau fiel und andre Pflanzen völlig trocken sind, hängen morgens die Zweige des Gelgelan voll grosser Wassertropfen. Vielleicht ist es der starke Salzgehalt dieser Pflanze, der das Wasser anzieht, oder sie besitzt vielleicht eigens construirte Sauggefässe, mit denen sie die Feuchtigkeit aus der Luft zu concentriren vermag.“ Danach lässt sich vermuthen, dass die Pflanze bei etwa eintretenden, ausgiebigeren Regenfällen, durch welche nicht nur die Keimung, sondern auch jegliche Neubildung von Trieben allein veranlasst wird, einen Theil des aufgesogenen Wassers in Form eines mit Schleim versetzten Tropfens aus der zarten Aussenmembran der secernirenden epidermalen Drüsenzellen herauspresst. Bei eintretendem Wassermangel wird die aussen

<sup>1)</sup> Filices horti Lipsiensis p. 8, 9.

<sup>2)</sup> G. Rohlf's, Kufra.

anhaftende Flüssigkeit theils aufgesogen, theils verdunstet sie und es bleibt in dem Becher über der Drüse der secernirte Schleim als Gallert und mit dem kalkhaltigen Residuum des verdampften Wassers vereinigt zurück. Hauptsächlich während der Nacht, wo Boden und Luft sich infolge der Ausstrahlung stark abkühlen, bringen jetzt die auf der Oberfläche der Zweige abgelagerten körnigen Massen ihre Hygroskopicität zur Geltung und werden so für die Pflanze eine fortdauernde Quelle der Wasserversorgung. Gegen diese Darlegung liesse sich anführen, dass die Kalkdrüsen einen Gattungscharakter vieler *Plumbagineen* ausmachen und ihr Vorhandensein nicht an xerophile Arten allein geknüpft ist; auch unsere einheimische *Statice Armeria* besitzt sie ja. Darauf lässt sich jedoch erwidern, dass, wie schon Mettenius constatirt, nur die derbhäutigen *Plumbagineen*, die nach allen Analogien wohl mit den xerophilen zusammenfallen, Einrichtungen besitzen, die ein dauerndes Festhaften des Drüsensekrets auf der Oberfläche der Blätter oder Zweige ermöglichen.

**Zygophylleae, Chenopodeae.** Ich fasse diese beiden Familien, von denen sich Vertreter in allen Wüsten der Erde, oft in ganz ungewöhnlicher Artenzahl vorfinden, hier darum zusammen, weil viele von ihnen Halophyten sind und durch ein gemeinsames Princip zu dem erfolgreichen Widerstand gegen die Dürre des Bodens befähigt werden.

*Zygophyllum simplex* L. Dieses in trocknen Erdstrichen von allen das gemeinste Kraut ist ein kleines schwaches Pflänzchen mit auf dem Boden ausgebreiteten Zweigen, wenig entwickelten Wurzeln und kurzen, fast keulenförmigen, schön grünen, von Succulenz strotzenden, beim Zerdrücken fast spritzenden Blättchen. „Für den Garmel,“ sagt Schweinfurth,<sup>1)</sup> „ist kein Sand zu dürr, kein Felsen zu glühend; überall, selbst da, wo kaum noch das saftlose Aristidagras gedeiht, tritt es uns entgegen und überdauert, fast das ganze Jahr hindurch vegetirend, die meisten übrigen Gewächse und verlockt den immerdurstenden Wanderer zum Genuss seines saftreichen Krautes; indessen in dieser trostlosen Natur scheint unerbittlich an alles Nass Salz und Bitterkeit geknüpft zu sein.“ — In Betreff der Anatomie des Blattes geht nach dem trocknen Material, das mir allein zu Gebote stand, soviel hervor, dass der bittere Saft vorzugsweise in einem mächtigen, centralen, aus grossen, dünnwandigen Zellen gebildeten Wassergewebe aufgespeichert ist. Schutzmittel gegen allzu lebhaftes Transpiration sind, wenn man von dem Salzgehalt der Gewebe absieht, der ja in ähnlicher Weise wie Schleim auf die Verdunstung eine retardirende Wirkung ausübt, nicht vorhanden; die Epidermis ist zart, die Spaltöffnungen stehen in der Höhe der

<sup>1)</sup> l. c. p. 138.

Nachbarzellen. — Ganz dasselbe gilt von *Zygophyllum coccineum* L., *album* L., *Fagonia arabica* L., *mollis* DC. und anderen.

Die xerophilen *Chenopodeen* sind theils blattlos oder doch nur mit schuppenartigen Anhängen an den Zweigen versehen, theils reichlich beblättert. Von den ersteren untersuchte ich *Anabasis Ehrenbergii* Schw. (Nubien), *aphylla* L. (Casp. Meer), *articulata* Forsk. (Aegypten), *Arthrocnemum macrostachyum* Schw. (Aegypten), *glaucum* Ung. St. (Sardinien), *Caroxylon foetidum* Moq. T. (Aegypten), *Salsola rectangularis* (Arabien), *Salicornia fruticosa* L. (Aegypten), *corticosa* (Chile), *Haloxylon Ammodendron* Bge. (Songarei) und *Spirostachys occidentalis* Watson (Mohavewüste).

Allen gemeinsam ist in der Rinde ein mächtiges interstitienfreies Wassergewebe, zu dessen Gunsten das Chlorophyllparenchym und gewöhnlich auch der Holzcylinder vollkommen zurücktritt. Es besteht aus un- gemein grossen, dünnwandigen Zellen, deren Membranen, wenn man den trocknen Querschnitt eines todten Zweiges betrachtet, nach allen Richtungen hin gefaltet und ganz in einander geschoben erscheinen. Setzt man zu einem solchen Präparat einen Tropfen Wasser, so nimmt der Querschnitt augenblicklich wohl um das Doppelte an Umfang zu, indem die Wasserzellen unter Verdrängung der etwa in ihnen enthaltenen Luft ihre Wände wieder spannen. — Dasselbe geschieht auch in feuchter Luft. Bringt man einen trocknen Zweig, beispielsweise von *Arthrocnemum macrostachyum*, auch nur für eine Stunde unter eine mit Wasser abgesperrte Glasglocke, so nimmt sein Gewicht um 50 % zu, selbst wenn ein Beschlagen der Glockenwände sorgfältig verhütet worden ist. Der Zweig vermag also Wasser in Gasform zu binden. Lässt man ihn länger unter der Glocke, so bedeckt er sich sehr bald unter sichtlicher Vergrösserung seiner Querschnittsfläche mit Wassertropfen, die bis zum Abfallen anwachsen.

Von Wichtigkeit für das Wassergewebe mancher *Chenopodeen*, vor allem der *Arthrocnemum*-Arten, sind sicher zahlreiche, sich zwischen seine Elemente einschiebende, langgestreckte Sclerenchymfasern. Dieselben sind mit ihrer Längsachse senkrecht zur äusseren Begrenzung des Zweiges gestellt und lehnen sich mit ihrem einen Ende der Epidermis, mit dem andern gewöhnlich schwachen Gefässbündeln an, die innerhalb der Rinde verlaufen. Sie stellen somit Streben dar, welche ein völliges Zusammen-sinken des Wassergewebes nach Verbrauch seines lebenspendenden Inhalts in wirksamster Weise verhindern.

Gewisse *Salicornia*-Arten, z. B. *S. fruticosa* und *herbacea*, weichen in ihrem Bau von den übrigen *Chenopodeen* dadurch ab, dass in dem äusseren chlorophyllführenden Theil der Rinde eigenthümliche, vollkommen isolirte, weitleumige und spiralig verdickte Tracheiden zur Ausbildung gelangen. Sie sind in gleicher Weise wie die Stereiden der

*Arthrocnemum*-Arten orientirt, enden aber nach aussen stets in der Nähe einer der zahlreichen Spaltöffnungs-Lufthöhlen. Die Art ihres Vorkommens sowohl wie ihr ganzer Bau, auf den von Duval-Jouve<sup>1)</sup> näher eingegangen wird, erinnern lebhaft an die Tracheidenhüllen der Orchideen-Luftwurzeln und es ist nicht unwahrscheinlich, dass ihnen dieselbe physiologische Bedeutung wie diesen zuzusprechen ist.

Grossblättrige *Chenopodeen* untersuchte ich nur in zwei Vertretern, *Atriplex farinosa* Forsk. und *leucoclados* Boiss., beide von Schweinfurth bei Kosseir gesammelt. Namentlich die erstere giebt sich schon im Herbar als Pflanze mit stark hygroskopischen Eigenschaften zu erkennen, denn ihre Blätter werden eigentlich niemals trocken. Dieselben sind auf beiden Seiten mit einem dicken grauen Filz bekleidet, über dessen Natur ich mir erst nach geraumer Zeit klar geworden bin. Betrachtet man einen Längsschnitt mikroskopisch, so scheint es, als ob über der oberen und unteren Epidermis, die durch Spaltöffnungen deutlich als solche charakterisirt ist, ein mächtiges, die eigentliche Blattdicke in der Ausdehnung 3—4 mal übertreffendes Gewebe aus grossen dünnwandigen, hyalinen Zellen gebildet aufsitze. In der That hat man es hier, wie eingehendere Untersuchungen lehren, nur mit einem Scheingewebe zu thun. Dasselbe kommt durch abnorm entwickelte Haare zu Stande, deren zarte, nach allen Seiten hin blasenförmig ausgebuchtete Wandungen mit einander verkleben. Mit der Epidermis, die keine Schutzmittel gegen Transpirationsverluste zeigt, sind die Haare durch ein schmales cylindrisches Fussstück verbunden, welches reichlich mit Chlorophyll versehen ist. — Etwas einfacher liegen die Verhältnisse bei *A. leucoclados*, da die Haare bei derselben eine mittlere Stellung zwischen jenen abnormen und den gewöhnlichen, in ihrer Gesammtheit ein leicht abwischbares „Mehl“ bildenden Kopfhaaren der *Chenopodeen* einnehmen. — Ueber die Function des Scheingewebes kann ein Zweifel kaum aufkommen. Es ist ein Absorptions- und Speichergewebe für Wasser, welches nur nicht wie gewöhnlich subepidermal oder central im Blatt gelagert ist, sondern hier einmal über der Epidermis auftritt und aus dem das Blattparenchym seinen Bedarf mit Hülfe der geschilderten Fussstücke entnimmt. Eine andere Frage ist es, wie wir uns die Füllung und Leerung des Gewebes oder besser der zu einem Gewebe verbundenen Haare zu denken haben, ob die Füllung vorzugsweise mit dem Wasser geschieht, welches von den Wurzeln der Pflanze aus dem Boden aufgenommen wird, oder ob die in der Luft enthaltene Feuchtigkeit, sei es nun hygroskopisch gebunden, sei es als Regen und Thau, direct zu diesem Zwecke verwerthet wird.

<sup>1)</sup> Des *Salicornia* de l'Hérault. Bull. de la Soc. bot. de France. Tom. XV.

Wir kommen mit dieser Frage, deren Beantwortung nicht nur für die mit einem Wassergewebe versehenen Halophyten, sondern für alle Wüstenpflanzen ohne hervorragende Einrichtungen für Herabdrückung der Transpiration von Wichtigkeit ist, auf einen Abschnitt der Pflanzenphysiologie zu sprechen, der in neuerer Zeit mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen ist. Sind die oberirdischen Theile der Pflanzen, vor allem also die Blätter, befähigt Wasser aufzunehmen und ist dieses Wasser von Vortheil, unter Umständen eine Nothwendigkeit für das Pflanzenleben? Das erstere kann nach den Untersuchungen von Cailletet,<sup>1)</sup> Heiden,<sup>2)</sup> Detmer,<sup>3)</sup> Mer,<sup>4)</sup> Boussaingault,<sup>5)</sup> Böhm<sup>6)</sup> und Henslow<sup>7)</sup> nicht mehr bestritten werden, über den Nutzen aber, welchen die Pflanzen eventuell aus diesem Vermögen ziehen könnten, liegen bisher nur mehr im negativen Sinne sich aussprechende Meinungen vor. Dieselben finden ihre Hauptstütze in den Beobachtungen, welche Haberlandt<sup>8)</sup> über das Austrocknen abgeschnittner und benetzter, sowie abgeschnittener und nicht benetzter grüner Pflanzentheile gemacht hat. Aus diesen ergibt sich die überraschende Thatsache, dass abgeschnittene Sprosse, die vorher unter Wasser getaucht oder befeuchtet worden waren, schneller welken als solche, bei denen eine Benetzung unterblieb. Wiesner,<sup>9)</sup> der Haberlandt's Versuche bestätigt, überträgt das gewonnene Resultat auf das biologische Verhalten der Pflanzen im Allgemeinen, indem er behauptet: das Wasser, welches den Blättern durch Regen und Thau direct zugeführt wird, kann denselben von keinem Nutzen sein, da die nach der Absorption stattfindende Beschleunigung der Transpiration den erlangten Vortheil wieder aufhebt oder gar, wenn der Boden undurchnässt geblieben ist, in einen Nachtheil umschlagen lässt. — Auf die Ursache, welche Haberlandt und Wiesner der constatirten Transpirationsbeschleunigung zuschreiben, will ich hier nicht näher eingehen. Bestreiten muss ich indess, dass die Art ihrer Ver-

1) Compt. rend. T. 73. 1871. p. 681 ff.

2) Düngerlehre Bd. I. S. 170.

3) Beiträge zur Theorie des Wurzeldrucks. Samml. phys. Abhandl. herausgeg. von Preyer. I. Reihe 8. Heft. Jena 1877.

4) De l'absorption de l'eau par le limbe des feuilles, Bull. d. l. soc. bot. de France 1878 t. 25. p. 105.

5) Etude sur les fonctions physiques des feuilles. Ann. d. Chim. et Phys. 5 sér. t. XIII. 1878.

6) Ueber die Aufnahme von Wasser und Kalksalzen etc. Tagbl. d. 49. Vers. d. Naturf. u. Aerzte p. 114.

7) On the absorption of rain and dew etc. Linn. Soc. Bot. 1880. p. 313.

8) Wiss. pract. Unters. auf. d. Geb. des Pflanzenbaus. 1877. p. 130—137.

9) Studien über Welken von Blüten und Laubsprossen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. der Wiss. LXXXVI. 1. Abth. Nov.-Heft 1882.

suchsanstellung irgend welchen Schluss darüber erlaubt, ob die directe Aufnahme von Wasser seitens der oberirdischen Theile für das Pflanzenleben von Bedeutung ist oder nicht. Beide Forscher haben fast nur mit abgeschnittenen Sprossen experimentirt und, was mir am bedeutsamsten erscheint, auf die Anatomie ihrer Versuchspflanzen gar keine Rücksicht genommen. In ihren Aufzählungen spielen nur Pflanzen mit zarter Epidermis und ohne besondere Schutzmassregeln für Transpirationsverluste eine Rolle.

Nun ist es klar, dass nicht alle Pflanzen auf Wasseraufnahme seitens der Blätter angewiesen sein können; solche, die gemäss ihres Standorts stets genügend Feuchtigkeit im Boden vorfinden, werden selbstverständlich an ihren äusseren Vegetationsorganen keine Anpassungsmittel an Regen und Thau zur Schau tragen, und es kann nicht auffallen, wenn unter Umständen auf sie eine Benetzung schädlich einwirkt. Einen Schluss aber von ihnen auf ihre etwaigen xerophilen Verwandten zu machen, ist ungerechtfertigt. Zwei Pflanzen können sich je nach ihrem anatomischen Aufbau der Verdunstung gegenüber so verschieden verhalten wie zwei völlig imbibirte Würfel, von denen der eine aus porösem Thon, der andre aus Gyps besteht. Das Welken in dem einen, das Austrocknen in dem andern Falle hängt in der grösseren oder geringeren Beschleunigung ganz von den Widerständen ab, die der Verdunstung des aufgenommenen Wassers entgegenstehen.

Wenn das auf Blättern und Stengeln niedergeschlagene Wasser den Pflanzen von Nutzen sein soll, so müssen durch den anatomischen Bau zweierlei Bedingungen erfüllt werden, es muss einmal ein Eindringen der feuchten Niederschläge in das Pflanzeninnere ermöglicht, und es muss zweitens ein Gewebe vorhanden sein, welches das gewonnene Nass aufspeichert und mit einer gewissen Kraft festhält. Beide Bedingungen sind nun bei einer grossen Zahl von Wüstengewächsen und im geringeren Grade auch bei einheimischen, Trockenheit liebenden Species erfüllt und geben uns gewissermassen eine Garantie dafür, dass in der That nicht nur, wie man bisher fast allgemein annahm, die Wurzeln, sondern auch Stengel und Blätter gelegentlich die Wasserversorgung der Pflanze übernehmen.

Die erste Bedingung ist von vornherein sichergestellt bei all den Gewächsen, deren Epidermisaussenwände zart und von einer schwachen, benetzbaren Cuticula bedeckt sind. Dazu gehören von den Wüstenpflanzen vor allem die grosse Masse der *Zygophyllen* und *Chenopodeen*, also gerade die Familien, welche in allen dürren Erdstrichen zu den artenreichsten zählen. Bei stärkerer Epidermisaussenwand und vor allem bei dicker und unbenetzbarer Cuticula ist an eine Wasseraufnahme durch die oberirdischen Organe nicht zu denken, sobald beide anatomischen

Eigenthümlichkeiten über der ganzen Oberfläche gleichmässig vorhanden sind; sie ist aber sehr wohl construierbar, wenn lokale Unterbrechungen darin auftreten, wenn die Epidermis wenigstens stellenweise permeabel und benetzbar ist. Wir haben eine auf Durchlässigkeit zielende Einrichtung schon bei *Statice aphylla* kennen gelernt, wo die Aussenwände der epidermalen Kalkdrüsen im Gegensatz zu denen der Nachbarzellen ausserordentlich dünnwandig bleiben. In noch viel umfangreicherm Maassstabe aber scheinen nach den neusten, höchst interessanten Untersuchungen Ljungströms,<sup>1)</sup> auf die ich hier ausdrücklich verweise, die Basaltheile der meisten Pflanzenhaare dazu angepasst zu sein, dem niedergeschlagenen Wasser Eingang in das Blatt- und Stengelinnere zu gestatten. Nachdem schon vorher A. F. W. Schimper<sup>2)</sup> die wasser-aufsaugende Kraft gewisser Trichome tropischer wurzelloser Epiphyten festgestellt und Detmer auf eine Beziehung zwischen der Intensität der Wassersaugung und der Haarbekleidung der Blätter aufmerksam gemacht hatte, zeigte Ljungström in specieller und umfassender Weise, wie ganz im allgemeinen die Fusstücke zahlreicher, Blätter und Internodien bedeckender Haare sehr leicht Wasser durch ihre Membran hindurch diffundiren lassen. „Sie sind sehr weich und biegen sich besonders leicht, nehmen aber auch schnell ihre frühere Gestalt wieder an, wenn Wasser zugesetzt wird. Sie enthalten einen Stoff, der mehr schwellend ist als der anderer Zellen und werden oft durch Jod und Schwefelsäure violett gefärbt.“ Dass den Fusstücken der Haare eine besondere Bedeutung zukommen müsse, ist auch mir im Laufe meiner Untersuchung besonders dadurch wahrscheinlich geworden, dass ihre Membran bei vielen Wüstenpflanzen eine Beschaffenheit zeigt, welche im allgemeinen als Verholzung bezeichnet wird; sie färbt sich mit Phloroglucin und Salzsäure roth.

Der in die Luft ragende Theil der Haare scheint, obwohl er ebenfalls benetzbar ist, weniger die Wasseraufnahme als vielmehr seine Leitung zu den vorzugsweise permeablen Stellen hin bezwecken zu sollen.

Wie steht es nun mit dem Vorkommen der Haare bei solchen Pflanzen, von denen man gemäss ihres Standorts in erster Linie die möglichste Verwerthung von Thau und Regen erwarten sollte? Schon bei der Betrachtung der einheimischen Pflanzen wurde darauf hingewiesen, dass eine mit der Trockenheit des Standorts zunehmende Haarbedeckung als längst bekannte Thatsache gelte. Nicht weniger ist es feststehend, dass die Flora aller sich durch Trockenheit auszeichnenden Steppen und Wüsten eine ganz unverhältnissmässig grosse Zahl von

<sup>1)</sup> Pflanzenbiolog. Studien. Upsala 1884.

<sup>2)</sup> Bot. Centralblatt. 1884.

Arten birgt, die einen dichten Haarfilz auf allen oberirdischen Organen als Charakteristikum aufweisen. Erst jetzt nach den Untersuchungen Ljungströms werden diese Facta verständlicher. Wenn auch nicht angenommen werden kann, dass die Ermöglichung der Wasserabsorption der alleinige Zweck der Haarbedeckung sei, so kann doch nicht geleugnet werden, dass sie mit zu den Hauptfunctionen zählt. Grade das vorzugsweise Vorkommen an solchen xerophilen Pflanzen, die keine besonderen anatomischen Schutzmittel gegen Verdunstung besitzen, scheint mir dafür zu sprechen. Allen derbhäutigen Wüstengewächsen mit mächtiger Cuticula fehlen die Haare. Bei ihnen herrscht eben, um die Trockenheit zu ertragen, ein anderes Princip vor. Sie verzichten auf die allnächtlich durch den Thau und periodisch durch Regen auf Stengel und Blatt niedergeschlagene Feuchtigkeit, sind dafür aber bemüht, das spärliche Nass, welches ihnen mit Hilfe der Wurzeln aus dem Boden zufliesst, durch eine möglichst continuirliche, undurchlässige, peripherische Haut vor der Verdunstung, so weit es angeht, zu schützen.

Als zweite Bedingung dafür, dass den Pflanzen das auf den oberirdischen Theilen haftende Wasser zum wirklichen Vortheil gereiche, wurde in obigem für den anatomischen Aufbau ein Gewebe gefordert, welches Wasser aufspeichert und mit einer gewissen Kraft festhält. Findet sich ein solches bei den Saharapflanzen? Einem, das aus lebenden, plasmahaltigen Elementen besteht, begegneten wir bereits bei den *Zygo-phylleen* und *Chenopodeen*. Es setzt sich aus farblosen grossen Zellen zusammen, deren Inhalt auf Wasser eine grosse anziehende Wirkung ausübt und deren dünne Membranen auch nach dem Austrocknen noch ihre Elasticität und Permeabilität bewahren. Dass in ihnen das aufgenommene Wasser mit einer entsprechenden Zähigkeit gebunden bleibt und aus ihnen den stets sich unmittelbar anlehnenden assimilatorischen Elementen nur langsam zufliesst, ergibt sich wohl aus der hygroskopischen Natur ihres dauernden Inhalts. Erst wenn der Saft der Parenchymzellen, die vor dem Austrocknen in erster Linie geschützt werden müssen, da mit ihrem Tode das Leben der Pflanze überhaupt erlischt, sich infolge der Verdunstung soweit concentrirt hat, dass jetzt seine osmotische Kraft grösser ist als die der Speicherzellen, tritt Wasser aus diesen über.

Ein zweites „Wassergewebe“ erkenne ich im Holzkörper. Schon in den voraufgehenden Schilderungen einzelner Saharapflanzen habe ich bestimmte im Blattparenchym und der Rinde auftretende verholzte Zellen als Wasserreservoir gedeutet. Solche Zellen haben das Gemeinsame, dass ihre mehr oder weniger verdickten Wände deutliche Poren haben und eines geformten Inhalts ermangeln. Speciell bei den xerophilen *Capparideen*, wo sie am auffälligsten hervortreten, erkannten wir sie als die aufgetriebenen Endigungen der Tracheidenstränge, die sich im Blatt

verbreiten. Diese Thatsache nun sowie anderweitige Erwägungen lassen mir die Behauptung gerechtfertigt erscheinen, dass wir es bei jenen Zellen nur mit einer Einzelercheinung zu thun haben, dass wir direct sagen können: alle todten und dickwandigen Elemente innerhalb des Pflanzenleibes bilden in ihrer Gesamtheit ein Wasserreservoir.

Ich stehe mit dieser Meinung nicht allein da. Scheit<sup>1)</sup> schreibt wörtlich: „Die Massenentfaltung des Holzes in den Bäumen, oder wie sie z. B. bei *Welwitschia* auftritt, würde unter Berücksichtigung der mechanischen Principien allein als eine Verschwendung erscheinen, sie wird aber erklärlich, wenn man im Holzkörper ein Wasserreservoir sieht.“ Er weist zur Bestätigung seiner Ansicht auf einen Versuch Pfeffer's<sup>2)</sup> hin, welcher lehrt, „dass der Transpirationsverlust bei Steigerung der Verdampfung überwiegt, während nach einem darauf folgenden Ueberdecken mit einer Glasglocke die Wasseraufnahme ansehnlicher ist als der Verlust durch Transpiration.“ Ich selbst kann ein vollwichtiges Argument in dem Pfeffer'schen Versuch nicht entdecken, finde aber eine Hauptstütze für meine oben ausgesprochene Behauptung darin, dass bei den xerophilen Pflanzen, an welche doch dieselben mechanischen Ansprüche gestellt werden wie an die hygrophilen, die verholzten Elemente, mögen dieselben nun als Sklerenchym, Bast, Libriform oder Tracheiden ausgebildet sein, in so hervorragender Weise zur Entwicklung gelangen. Bei allen anatomischen Darstellungen von Steppen- und Wüstenpflanzen ist deren fester Bau ein stehender Refrain.<sup>3)</sup>

Ich lasse es unentschieden, wie wir uns die Aufspeicherung des Wassers im Holz zu denken haben. Wo, wie bei vielen Wüstenpflanzen, alle Elemente desselben, von denen mit geformtem Inhalt und den Gefässen abgesehen, bis zum Verschwinden des Lumens verdickte Wände haben, da kann an eine Function als Reservoir nur gedacht werden, wenn die lebenden Zellen im Stande sind, den Membranen der festen Elemente einen Theil ihres Imbibitionswassers zu entziehen. An dieser

1) Bot. Ztg. 1884 p. 186.

2) Physiologie, Bd. I, p. 135.

3) In Zusammenhang mit dieser Ersecheinung scheint die starke Concentration des Saftes zu stehen, die sich bei allen an Wassermangel leidenden Pflanzen troekner und heisser Klimate einstellen muss. Dieselbe spricht sich auch bei den xerophilen Gewächsen in der Zunahme aller möglichen Sekrete und Ablagerungen aus. Ein charakteristisches Beispiel dafür trat mir in der *Forskålia tenacissima* entgegen. Die Cystolithen zeigen sich bei dieser Pflanze in so enormer Menge und Grösse, dass die Blätter spröde und brüchig wie Glas werden. Dieses und das Auftreten von Trichomen in der Form von Widerhaken erklärt die Beobachtung der Reisenden, dass die Blätter der *Forskålia* überall festhaften und bei dem Versuch, sie loszumachen, in Stücke zerspringen.

Fähigkeit aber ist kaum zu zweifeln. Die Versuche Wiesners<sup>1)</sup> lehren, dass viele Pflanzenfasern 20 und 30 % ihres Wassergehalts mit Leichtigkeit abgeben.

Eine fernere Bestätigung meiner Ansicht: Eine der Functionen des Holzgewebes falle mit der eines typischen Wassergewebes aus lebenden Schwellzellen zusammen, sehe ich darin, dass beide Gewebssysteme sich wenigstens theilweise ausschliessen. Bei denjenigen blattlosen *Zygo-phylleen* und *Chenopodeen*, welche ein umfangreiches Schwellgewebe in ihrer Rinde aufweisen, tritt der Holzcylinder völlig zurück, er ist bei vielen krautartigen, deren Zweige die Stärke eines Bleistifts haben, kaum von der Dicke eines Zwirnsfadens.

In den vorstehenden Erörterungen ging ich von dem Gesichtspunkt aus, dass das Wasser, welches als Regen und Thau auf die Blätter und Zweige der Wüstenpflanzen gelangt, diesen, wenn sie eben dafür angepasst sind, auch von Nutzen sein und ihr Fortvegetiren ermöglichen müsse. Selbstverständlich will ich damit nicht behaupten, dass die wasserabsorbirende Thätigkeit der Wurzeln bei diesen Pflanzen gar keine Rolle spiele. Ich meine und finde mich da in Uebereinstimmung mit Reisenden, die das Leben der Wüstengewächse aus eigener Anschauung kennen, dass die Wurzelthätigkeit auf die Perioden beschränkt ist, wo eine wirkliche Durchnässung des Bodens durch andauernde Regenfälle oder ein Steigen des Grundwassers eintritt. Diese Perioden aber, in denen alle Wüstenpflanzen allein zur Bildung neuer Triebe, neuen Laubes schreiten, manche ihren ganzen Entwicklungscyclus vollenden, sind verhältnissmässig von kurzer Dauer. Sie machen langen Zeiten der Dürre Platz, für die alle Pflanzen, welche dieselben überstehen sollen, angemessene Einrichtungen besitzen müssen. Die Dattelpalme, vielleicht auch manche Akazien, besitzen solche in den ungemein tiefgehenden Wurzeln, die die unterirdischen Wasserzüge zu erreichen vermögen, andere wappnen sich, indem sie, das assimilirende und transpirirende Gewebe auf ein Minimum beschränkend, die Blätter abwerfen und die jungen Sprosse in holzige Dornen verwandeln, noch andere endlich, welche sich in einem gewissen Grade von der Thätigkeit der Wurzeln und dem Wassergehalt des Bodens unabhängig gemacht haben, bringen jetzt alle Vortheile zur Geltung, die ihnen ihre Organisation gestattet. Sie, die letzteren, werden zu Eintagspflanzen, wenn man so will. Den Thau, der sich allnächtlich auf ihren Blättern und Stengeln niederschlägt, der aber nicht tief genug in den Boden dringt, um die Absorptionsthätigkeit der Wurzeln zu ermöglichen, nehmen sie auf, ersetzen damit den verloren gegangenen Turgor der lebenden Zellen und sammeln

<sup>1)</sup> Rohstoffe p. 293.

noch soviel im Holz oder in besonderen Speichergeweben an, als zur Erhaltung einer „vita minima“ während der heissen Tagesstunden nöthig ist.

Es dürfte fraglich erscheinen, ob der Thau gerade in den Erdstrichen, welche sich durch die ausserordentliche Trockenheit ihrer Luft auszeichnen, eine so häufige Erscheinung ist, wie es nach obigem für die Existenz mancher Pflanzen nothwendig wäre. Erfahrene Reisende und Beobachter wie Ascherson<sup>1)</sup> und Figari<sup>2)</sup> sprechen sich dafür aus, und die enormen Differenzen, welche speziell in der Sahara zwischen der Tages- und Nachttemperatur herrschen, dienen nur dazu, ihre Angaben zu bestätigen.

Dass der Thau sich vorzugsweise auf Pflanzenorgane niederschlagen wird, ist wohl aus deren grossem Ausstrahlungsvermögen zu schliessen. Nach den Untersuchungen Maquenne's<sup>3)</sup> ist dasselbe gleich der des Russes. Beschleunigt und vermehrt wird seine Ansammlung sicher noch bei solchen Pflanzen, welche hygroskopische Excrete bilden. Dazu gehören einmal alle die, welche aus drüsigen Organen der Oberfläche schleimige und zuckerreiche Substanzen absondern (z. B. *Cleome droserifolia*), ferner höchst wahrscheinlich viele Halophyten. Tchihatchef<sup>4)</sup> erwähnt, dass die in der algerischen Sahara verbreiteten *Traganum*-Arten immer mit einer dicken Salzkruste bedeckt seien. Rohlf's<sup>5)</sup> behauptet dasselbe von einem Charakterbaum Tripolitaniens und Fezzans, der *Tamarix articulata*. Er führt an, dass er *Tamarix*-Bäume gefunden, „welche voll und kräftig wuchsen, die aber vielleicht seit Jahren ohne Regen zubrachten. Aber zugegeben auch, dass sie alle Jahre ein und zwei Schauer bekämen, so ist doch die Luft so trocken, dass der Boden gleich noch an demselben Tage wahrnehmbar keine Feuchtigkeit mehr besitzt; die meisten müssen doch also die Fähigkeit besitzen, aus der so trocknen Luft noch Feuchtigkeit einzusaugen.“

Vorstehende Arbeit vollendete ich unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Schwendener, dem ich mich zu tiefem Danke verpflichtet fühle, im botanischen Institut der Universität. Herr Prof. Dr. Eichler und Herr Prof. Dr. Kurtz erfreuten mich durch die Bereitwilligkeit, mit welcher sie mir ein reichliches Herbarmaterial zur Untersuchung überliessen.

1) Bot. Ztg. 1874 p. 613.

2) Studii scientifici sull' Egitto etc. I. p. 83.

3) Compt. rend. 1875. t. 80. p. 1357 ff.

4) Espagne, Tunisie et Algérie, Paris 1880.

5) Kufra, Leipzig.

## Figuren-Erklärung.

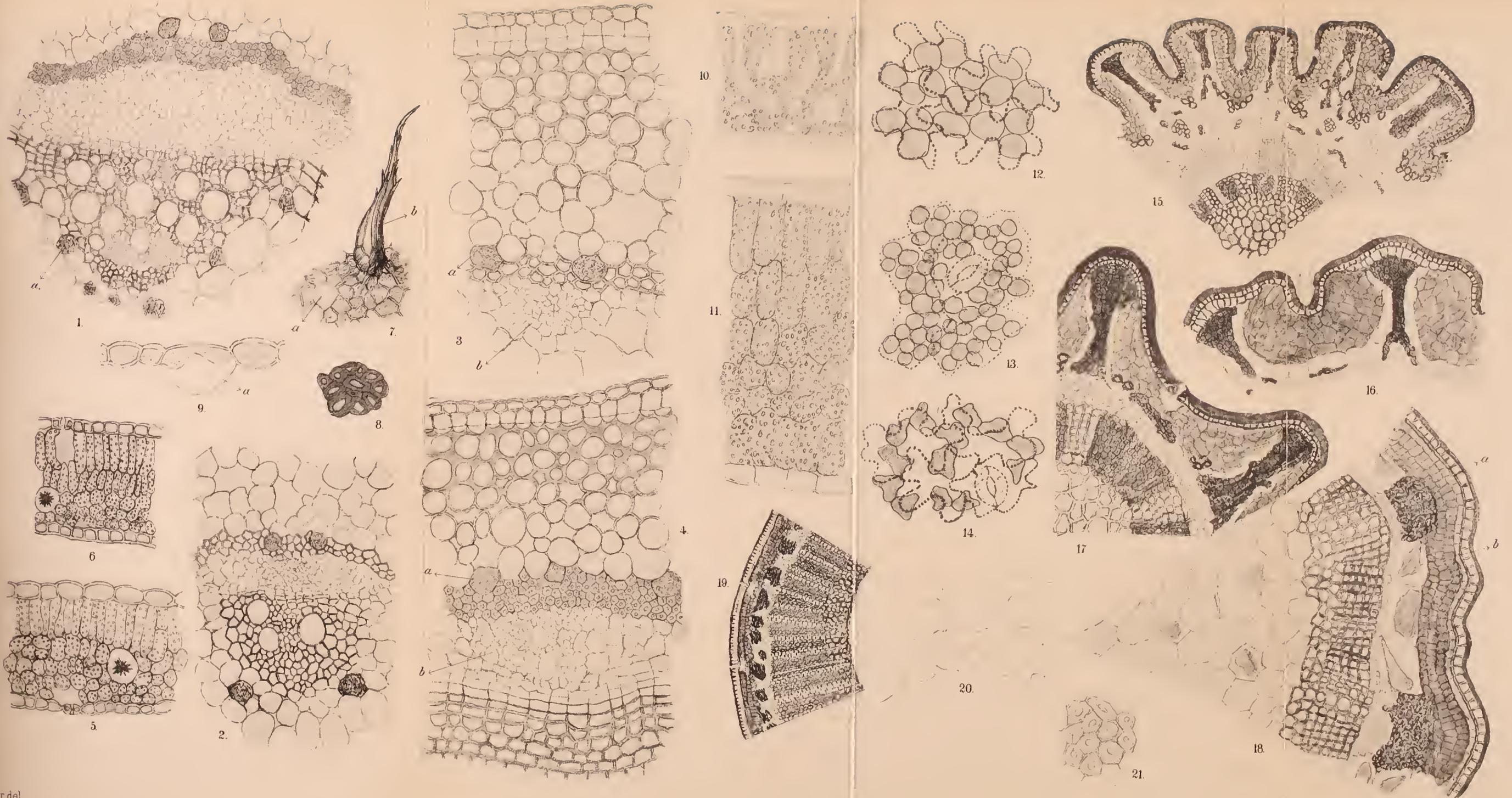
Fig. 1—9. Land- und Wasserform von *Polygonum amphibium*.

- Fig. 1. Gefässbündel der Landform.  
 a. Gerbstoffschläuche.
- Fig. 2. Gefässbündel der Wasserform.
- Fig. 3. Rinde und daranstossendes Gewebe der Wasserform.
- Fig. 4. Dasselbe der Landform.  
 b. Isolierte Phloëmbündel.
- Fig. 5. Blattquerschnitt der Landform.
- Fig. 6. „ „ Wasserform.
- Fig. 7. Obere Blattepidermis der Landform.  
 a. Eine verschleimte Zelle.  
 b. Borste.
- Fig. 8. Borste im Querschnitt.
- Fig. 9. Obere Blattepidermis der Landform im Querschnitt.  
 a. Eine der grossen Zellen, deren Innenwand stark verschleimt ist.

Fig. 10—14. *Convolvulus arvensis* und *C. Sepium*.

- Fig. 10. Blattquerschnitt von *C. Sepium*.
- Fig. 11. „ „ *C. arvensis*.
- Fig. 12. Blattoberseite von *C. Sepium*.
- Fig. 13. Blattunter- und Oberseite von *C. arvensis*.
- Fig. 14. Blattunterseite von *C. Sepium*.
- } Die punktirten Linien sind die Umrisse der Epidermiszellen.

- Fig. 15. Querschnitt durch den Stengel von *Retama Duriaei*.
- Fig. 16. „ „ „ „ „ *Retama monosperma*.
- Fig. 17. „ „ „ „ „ *Genista cephalantha*.
- Fig. 18. „ „ „ „ „ *Taverniera aegyptiaca*.
- Fig. 19. „ „ „ „ „ *Leptadenia pyrotechnica*.
- Fig. 20. Epidermis mit Spaltöffnung „ „ „
- Fig. 21. Theil des Markes von *Genista umbellata*.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Königlichen botanischen Gartens und des botanischen Museums zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Volkens Georg

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. 1-46](#)