Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems.

Von

Dr. M. Westermaier.

Docent in Berlin.

Mit Tafel V — VII.

Einleitung.

In vorliegender Arbeit versuche ich, für ein kleines Gebiet der Gewebelehre, für eine begrenzte Gruppe grossentheils bekannter anatomischer Verhältnisse den physiologischen Hintergrund zu ermitteln. Ueberall, wo dieses wirklich gelingt, da gewinnt die an sich todte Anatomie Leben.

Ein grosses Gebiet steht in dieser Hinsicht immer noch der botanischen Forschung offen. Denn fassen wir das gesammte Material unserer anatomischen Kenntnisse zu einem grossen Bilde zusammen, so ist dasselbe für den tiefer gehenden Beobachter in manchen Partieen verworren und unverständlich. Nur an jenen Stellen, wo eine klare Einsicht in die Funktion der Elementarorgane und Gewebesysteme den anatomischen Bau durchleuchtet, befriedigt unser Bild den Beobachter. Mögen auch gewisse Strukturen nach ihrer Form und vielleicht sogar entwickelungsgeschichtlich klar vor unserem Auge liegen, so lange nicht die Brücke zwischen Bau und Funktion geschlagen ist, können solche Stellen unseres Gemäldes den Beobachter nicht durch ihre Klarheit fesseln, wohl aber durch ihre Unklarheit anregen.

Eine eingehendere Beschäftigung mit einer dieser unklaren Stellen bietet den Gegenstand dieser Untersuchung[1]).

Eine erschöpfende physiologisch-anatomische Behandlung des Hautgewebesystems bin ich nicht im Stande zu liefern; ob ich in wesentlichen Punkten dazu beigetragen habe, wird die Zukunft zeigen. Den verhältnissmässig wenigen gelungenen Versuchen müssen sich vor Allem noch weitere ähnliche Beobachtungen anschliessen, um die Uebertragung der in Kap. III gezogenen Schlüsse auf die Allgemeinheit als berechtigt zu erweisen. In unangenehmer Weise macht sich ferner im vierten Kapitel die Unvollständigkeit unserer Kenntnisse geltend, obwohl ich eine gewisse Ordnung des Materials vorzunehmen versucht habe.

I. Kapitel.

Orientirung über den Stand unserer Kenntnisse in Beziehung auf Bau und Funktion des Hautgewebesystems, insbesondere des epidermalen Wassergewebes. Neue Fragestellung; Untersuchungsmethode.

Wir wissen, wozu den Pflanzen die Cuticula nothwendig ist, welche als continuirliches Häutchen die Epidermiszellen bedeckt. Ihre physiologische Bedeutung liegt anerkanntermassen darin, dass sie in Folge ihrer geringen Permeabilität für Wasser den Flüssigkeitsverlust, der durch Verdunstung herbeigeführt wird, einschränkt, analog der Funktion des Korkes an älteren Organen.

Geht man aber in der physiologischen Deutung des Hautgewebesystems um einen Schritt weiter, so befinden wir uns schon im Gebiete der Vermuthungen oder Wahrscheinlichkeiten.

Für's Erste stehen wir nämlich vor der längst bekannten anatomischen Erscheinung, dass an Blättern und grünen Stammorganen ganz allgemein eine oder mehrere wasserführende Zellschichten die übrigen Gewebe bedecken, besonders an der Oberseite erstgenannter

1) Eine vorläufige Mittheilung über die wesentlichen Ergebnisse dieser Untersuchung erschien in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften zu Berlin (XXXVIII, 1882).

Organe. Der anatomische Sprachgebrauch neigt sogar manchmal dazu hin, unter Epidermis im engsten Sinne immer eine oberflächliche wassererfüllte Zellschicht zu verstehen, während als Epidermis im weiteren Sinn die oberflächliche Zelllage mehrschichtiger Pflanzenkörper ohne Rücksicht auf den Zellinhalt bezeichnet wird, so lange eine solche vom Beginn der Gewebesonderung an vorhanden ist (de Bary, Vergl. Anat. p. 31).[1])

Aber nicht blos der wässerige meist farblose Zellsaft ist es, der diese oberflächlichen Schichten auszeichnet, sondern der Bau der Zellen selbst. Charakteristisch sind für dieselben nämlich dünne Radialwände und dicke Aussenwände. Wir begegnen ferner auf Flächenschnitten oft dem bekannten welligen Verlauf der Radialwände; in anderen Fällen springen dicke Leisten von der Aussenwand nach innen vor, indem die äusseren Theile der Radialwände stark verdickt sind (Aloë-Blatt); wiederum anderswo (Bromeliaceen, Coniferen, Orchideen) betheiligen sich mechanische Zellen an dem Bau des Hautgewebesystems.

Soll das pflanzliche Hautgewebe einer physiologisch-anatomischen Betrachtung unterzogen werden, so muss dies nach drei Richtungen hin geschehen.

Für's Erste kommt als wesentliches Merkmal des Hautgewebesystems in Betracht das Vorhandensein der Cuticula (einschliesslich der Cuticularschichten).

Das Hautsystem muss zweitens als ein wasserführendes Gewebesystem betrachtet werden; hiermit stehen einerseits der flüssige Inhalt der Epidermis und ihrer wasserführenden Verstärkungsschichten, andererseits die Dünnheit der Radialwände und noch eine Anzahl weniger verbreiteter Strukturverhältnisse im Zusammenhang.

Das pflanzliche Hautgewebe ist drittens in seiner Funktion als „Haut“ oder Hülle schlechthin ins Auge zu fassen, d. h. als ein

---

1) Anmerkung. Wenn im Verlaufe dieser Abhandlung die Ausdrücke „mehrfache, mehrschichtige Epidermis“, „mehrfaches oder mehrschichtiges Wassergewebe“ gebraucht werden, so ist dabei von der Entwickelungsgeschichte ganz Abstand genommen. Letztere liegt meiner Aufgabe durchaus ferne, da hier in erster Linie die Funktion in Betracht kommt. Für die Funktion aber ist es absolut gleichgültig, ob ein mehrschichtiges Hautgewebe durch Theilung einer einfachen Epidermis oder unter Betheiligung von inneren Schichten zu Stande kommt.

Gewebe, welches innere und empfindlichere Organe gegen die Aussenwelt durch eine gewisse Derbheit und Steifigkeit seiner Struktur abschliesst. Unter diesen Gesichtspunkt fallen sowohl die Dicke der Aussenwand als eine Reihe oben erwähnter anatomischer Erscheinungen, welche sich, so zu sagen, auf den ersten Blick als Einrichtungen mechanischer Natur dokumentiren.

Während unsere Kenntnisse über die Funktion der Cuticula als befriedigend bezeichnet werden können, lässt sich dies nicht behaupten hinsichtlich der beiden anderen Seiten, welche das Hautgewebesystem der anatomisch-physiologischen Forschung darbietet. Ein Studium des Hautsystems nach den beiden anderen Richtungen hin ist nun Gegenstand dieser Untersuchung.

Zunächst ist es angezeigt, vom gegenwärtigen Stand unseres Wissens über das epidermale wasserführende Gewebe Notiz zu nehmen.

Die Schlüsse, welche von Pfitzer[1]) insbesondere aus dem Studium der Standortsverhältnisse gezogen wurden, können trotz der Wichtigkeit dieser Beziehungen als hinreichend nicht erachtet werden, um als Beweise für eine bestimmte Funktion zu gelten. Dies geht aus Folgendem hervor.

Wäre in Bezug auf das so sehr durchforschte mechanische Gewebesystem bloss nachgewiesen, dass gewisse dickwandige Zellformen in jenen Organen, die der Biegungsfestigkeit bedürfen, peripherisch gelagert sind, dagegen in den auf Zug beanspruchten Organen dem Centrum genähert liegen, so könnte man sich damit nicht ein für allemal zufrieden geben; eine solche Theorie wäre immer noch der mächtigsten Stütze bedürftig, des von Schwendener zugleich erbrachten exakten Beweises nämlich, dass die von mechanischen Gesichtspunkten aus so rationell vertheilten Zellen auch in der That mechanisch leistungsfähige Elemente sind, indem sie ein ausserordentlich hohes Tragvermögen besitzen.

Es gehört also zu einer begründeten Lehre von der Funktion eines Gewebesystems der Nachweis, dass der anatomische Bau dieses Systems zu der behaupteten Funktion vorzüglich geeignet sei; je genauer Funktionsfähigkeit und Spiel des betreffenden Apparates

1) Pringsheims Jahrb. Bd. VIII.

konstatirt werden können, desto leichter wird sich eine tiefer gehende Einsicht in die Funktion desselben ableiten lassen. Das Studium der Standortsverhältnisse im Zusammenhalt mit der Anatomie wird und muss dann die auf möglichst direktem Wege gewonnenen Sätze bestätigen und gewissermassen illustriren. So instruktiv somit die Folgerungen aus biologischen Verhältnissen sind, sie dürfen doch nicht schon als endgiltige Beweise für eine bestimmte Funktion aufgefasst werden; sie sind vielmehr höchst werthvolle Winke, in welcher Richtung die Funktion zu suchen ist; diese Winke können namentlich zu neuer Fragestellung Anlass geben und so eventuell zum direkten Nachweis einer bereits wahrscheinlich gemachten Funktion hinführen.

Pfitzer's unstreitiges Verdienst um die Förderung unserer Kenntnisse über die Funktion des in Rede stehenden Gewebesystems (epid. Wassergewebe) glaube ich in folgenden Worten in der richtigen Weise zu würdigen.

Die von diesem Forscher ausgesprochene Idee, dass der Besitz starker wasserführender epidermaler Schichten hauptsächlich zur Speicherung von Wasservorräthen für den Nothfall diene, wird von ihm durch den Hinweis darauf begründet, dass die betreffenden Pflanzen vorzugsweise tropische Felsbewohner und Epiphyten seien, somit unter Verhältnissen leben, welche ein schnelles Abfliessen des Wassers von dem abschüssigen Standort mit sich bringen und so nur eine zeitweilige Aufnahme von Flüssigkeit durch die Wurzeln gestatten. Mit obiger Idee im Einklang steht ferner die von diesem Autor geäusserte Ansicht, dass das innere Wassergewebe bei Mesembryanthemum, Aloë und ähnlichen Pflanzen im Allgemeinen physiologisch gleichwerthig sei mit den starken epidermalen Wassergeweben. Ausserdem wird in jener Abhandlung auf die interessante Thatsache hingewiesen, dass gerade solche Bromeliaceen, welche andere Vorrichtungen zur Wassererwerbung besitzen, schwächere epidermale Schichten besitzen.

Neben dieser Hauptfunktion werden von Pfitzer gelegentlich hereingezogen Vermehrung der Festigkeit der Blätter (p. 63), Schutz des Chlorophylls gegen zu intensives Licht (ebenda), Abhaltung schädlicher Wärmestrahlen (p. 70), wobei die Thatsache, dass ein Wärme absorbirender Schirm den bedeckten Gegenstand nicht blos

vor übermässiger Erwärmung, sondern auch umgekehrt vor starker Erkältung schützt, unberücksichtigt blieb.

Ich nehme nun Pfitzer's erstgenannte Idee von der Wasserversorgung auf, verlange aber ausser dem Fingerzeig, den die Natur durch jene biologischen Verhältnisse giebt, eine experimentelle Begründung dieser Funktion.

Die übrigen Fragen, ob und wie weit die anderen oben erwähnten Momente bei der physiologischen Deutung des epidermalen Wassergewebes in Betracht kommen, müssen gleichfalls auf dem Wege des Versuches entschieden werden. Sie mögen der Zukunft vorbehalten bleiben.

Neben der experimentellen Prüfung, ob die Funktion der Wasserversorgung wirklich in Betracht zu ziehen ist, habe ich mir im ersteren Theil meiner Arbeit die Aufgabe gestellt, nach der anatomischen Seite hin diejenigen Verhältnisse zu studiren und hervorzuheben, welche in sichtlichem Zusammenhange mit der Funktion des epidermalen Wassergewebes stehen.

So viel über die Behandlung und Förderung der Frage durch Pfitzer und über meine Stellung zu dem von ihm begründeten Stand unseres Wissens. —

Mit Recht bezeichnete auch neuestens Haberlandt in seinem anziehenden Werke über „die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe“ [1]) diejenige Funktion der Epidermis, welche sich durch den farblosen, wässerigen Zellinhalt verräth, als eine fragliche. Vermuthungsweise nur schreibt er den wassererfüllten Epidermiszellen eine optische Wirksamkeit zu. Doch liegen die bezüglichen Verhältnisse noch so unklar, dass diese Hypothese in der That „einer eingehenden Prüfung“ bedürftig ist. Bei stärker und überall ziemlich gleichmässig ausgebildeten Wassergeweben, wie z. B. bei Ficus elastica, Peperomia latifolia, wird wohl der Sachverhalt kaum anders aufzufassen sein, als dass man sich eine durch dünne Membranen (Radialwände und Tangentialwände) gefächerte Wassermasse über dem Assimilationssystem ausgebreitet denkt. —

Nun Einiges über meine Untersuchungsmethode.

---

1) Handbuch der Botanik von Schenk II. Bd. p. 579 (Encyclop. der Naturwissenschaften).

Die Erforschung der Gewebesysteme rücksichtlich ihrer Funktion erfolgt nach zwei verschiedenen Methoden; ja man kann sogar unter den Gewebesystemen vom methodologischen Standpunkt aus verschiedene Gruppen unterscheiden, erstens nämlich solche, deren Funktion in letzter Instanz aus den physikalischen Eigenschaften der betreffenden isolirten Zellkomplexe oder Gewebetheile zu erschliessen ist, zweitens solche Gewebesysteme, über deren Funktion uns nicht die Kenntniss ihrer physikalischen Eigenschaften endgiltig aufklärt, sondern die Verfolgung verschiedener Zustände, welche die betreffenden Gewebe im Leben durchlaufen; endlich giebt es drittens Gewebesysteme, bei deren Funktionsermittelung beide Methoden anzuwenden sind.

In die erste Kategorie gehört beispielsweise das mechanische Gewebesystem. Nach Isolirung der Skeletstränge selbst oder derjenigen Partie des Pflanzenkörpers, in welcher sie sich vorzugsweise befinden, liess sich mit erforderlicher Genauigkeit das Tragvermögen innerhalb der Elasticitätsgrenze sowie die specifische Ausdehnung jener Zellen bestimmen; unter Zuhülfenahme einiger Grundsätze der Mechanik und an der Hand der vergleichenden Anatomie konnte dann mit Sicherheit auf ihre Leistungen im Leben der Pflanze geschlossen werden. (Schwendener, Mech. Princip.)

Zu diesen Gewebesystemen gehören ferner die durch ihre relative Impermeabilität wirksamen Cuticulargebilde (Cuticula, Kork). Ihre physikalischen Eigenschaften sind wenigstens nach einer Seite hin gerade betreffs ihrer Undurchlässigkeit für Flüssigkeiten bekannt; die physiologische Bedeutung des Vorhandenseins dieser Gebilde ist ganz besonders aus dieser Kenntniss zu folgern.

Die beiden genannten Systeme gehören somit in diejenige Gruppe von Gewebesystemen, deren Leistungsfähigkeit in letzter Instanz auf dem Wege der direkten Prüfung ihrer physikalischen Eigenschaften festzustellen ist, welcher das ganz oder theilweise isolirte Gewebe unterworfen wird. Das Experiment am isolirten System ergiebt jene physikalischen Eigenschaften, die im Leben von entscheidender Bedeutung sind, und auf der festen Basis der Kenntniss dieser Eigenschaften konnte sich dann der Bau der Theorie von der Funktion erheben.

Gehen wir nun zu derjenigen Kategorie von Gewebesystemen

über, deren Funktion auf dem anderen (zweiten) Wege zu ermitteln ist. Hierzu gehört z. B. das Assimilationssystem sowie der Spaltöffnungsapparat und das epidermale Wassergewebe, soweit es als Wasserversorgungssystem fungirt.

Der meistens langsame Verlauf der in Rede stehenden Funktionen muss in verschiedenen Stadien am lebenden Pflanzenkörper beobachtet werden, wenn wir zur Kenntniss dieser Funktionen gelangen wollen. Die Beziehungen zu den anderen Geweben spielen hier eine Rolle, die absolut nicht ignorirt werden kann. Es braucht gar nicht weiter ausgeführt zu werden, dass ein isolirtes Schliesszellenpaar sich anders verhält, als derselbe Apparat im Zusammenhang mit den Epidermiszellen. Die von Schwendener 1881 publicirte Untersuchung über das Spiel des Spaltöffnungsapparates zeigt uns, dass es hierbei wesentlich auf Fixirung von verschiedenen Zuständen ankam, was durch die Messungen geschah; andererseits bekundete sich in derselben Untersuchung der hohe Werth der vergleichenden Anatomie.

Während also hier die Methode der Isolirung und darauffolgender Untersuchung der physikalischen Eigenschaften in Wegfall kommt, ist bei solchen Gewebesystemen der Einblick in ihre Funktion dadurch einigermassen ermöglicht, dass wir verschiedene Stadien während des Lebens durch die Beobachtung fixiren können, gleichwie uns die Einsicht in das Spiel irgend eines Apparates dadurch erleichtert ist, wenn dasselbe nicht zu schnell erfolgt und mit deutlichen Formveränderungen verknüpft ist. Die Combination hat alsdann jene beobachteten Zustände an einander zu reihen, um ein vollständiges Bild der Bewegung zu gewinnen. Wie schon erwähnt, kommt auch hier die vergleichende Anatomie der gewebephysiologischen Forschung in höchst erspriesslicher Weise zu Hülfe.

Zur dritten Kategorie von Gewebesystemen, vom methodologischen Standpunkt aus betrachtet, gehört beispielsweise das Collenchym. Ambronn (Pringsheim's Jahrb. 1881) hat uns in seiner Untersuchung über dieses Gewebesystem nicht blos die physikalischen Eigenschaften der isolirten Collenchymstränge kennen gelehrt, sondern zog ausserdem das Verhalten des Collenchyms in seinem Zusammenhang mit angrenzendem Gewebe in Betracht. —

Nachdem ich mich im Vorstehenden über die Untersuchungs-

methode ausgesprochen, soll im folgenden Kapitel in Kürze die Frage behandelt werden, welche Forderungen sich aus der Funktion eines epidermalen Wasserversorgungssystems für dessen anatomischen Bau ergeben. Wenn dann sowohl die Beobachtung gewisser Lebenszustände während eines Versuches als auch das vergleichend anatomische Studium jene Funktion hervortreten lassen, so wird sie sich eben hierdurch als eine wahre, richtig erkannte Funktion erweisen.

II. Kapitel.

Anforderungen an ein epidermales Gewebe, wenn dasselbe als Wasserversorgungssystem zu fungiren hat.

Wenn man in den epidermalen mit wässriger Flüssigkeit erfüllten Zellschichten ein Wasserversorgungssystem erblicken will, so ist es angezeigt, sich über die Anforderungen, denen ein solches System zu genügen hat, eine klare Vorstellung zu machen.

Dies soll im Folgenden versucht werden.

Ein Wasserversorgungssystem muss befähigt sein, einerseits zur Wasseraufnahme bei starker Flüssigkeitszufuhr, andererseits zu allmäliger Wasserabgabe bei eintretendem und steigendem Wassermangel; letzteres, die Abgabe nämlich, muss sichtlich zu Gunsten der übrigen Gewebe geschehen. Die direkten Folgen erheblichen Wasserverlustes müssen also vorzugsweise von den Elementen des Wasserreservoirs getragen werden, und bei neuer Flüssigkeitszufuhr muss wiederum Speicherung eintreten und jene Folgen des Verlustes müssen wieder ausgeglichen werden können. Dieser Vorgang ist auf zweierlei Weise denkbar. Ist das Wassergewebe durch seinen Bau (Dickwandigkeit, Aussteifungsleisten) nach Art der Gefässe gegen Collabiren geschützt, dann füllt es sich mit verdünnter Luft bei Wasserabgabe; ist es dünnwandig, dann collabirt es und vermindert sein Volumen, ohne Luft eintreten zu lassen.

Den Besitz dieser Fähigkeit zur abwechselnden Speicherung und Abgabe von Wasser kann man als die wichtigste Anforderung bezeichnen, welche an ein derartiges Gewebesystem zu stellen ist.

Entsprechend der Aufgabe, als Wasserversorgungssystem zu dienen, erscheint ferner die Forderung, dass ein Flüssigkeitsverkehr innerhalb der Elemente des Systems selbst mit Leichtigkeit stattfinde. Denn auf diese Weise kann eine möglichst gleichmässige Wirksamkeit zu Gunsten der übrigen (zu versorgenden) Gewebe entfaltet werden.

Die Funktion eines Wasserversorgungssystems verlangt ausserdem Förderung des Flüssigkeitsverkehrs zwischen seinen eigenen Elementen einerseits und den zu versorgenden Geweben andererseits, in erster Linie also Offenhaltung des Verkehrs mit dem unmittelbar angrenzenden Gewebesystem, dem Assimilationssystem.

Eine letzte, naheliegende Forderung an ein epidermales Wasserreservoir im Pflanzenkörper ist diejenige, dass ein solches System zu den vom Boden her das Wasser leitenden Elementen wenigstens bei höherer Gewebedifferenzirung in näherer Beziehung stehe.

Ich will nun durch das Experiment und durch das Studium des anatomischen Baues zu zeigen versuchen, dass im epidermalen Wassergewebe diese Anforderungen erfüllt sind.

Ein Prüfstein für die Richtigkeit der im Folgenden vertretenen Auffassung wird natürlich darin liegen, dass in ihrem Lichte nicht blos vereinzelte anatomische Thatsachen, sondern eine grössere Reihe von Strukturverhältnissen in ihrer physiologischen Bedeutung hervortreten.

Die im Folgenden getroffene Gliederung des Stoffes ergiebt sich bereits aus dem Gesagten als zweckentsprechend.

III. Kapitel.

Physiologische Begründung der Funktion des dünnwandigen epidermalen Gewebes als Wasserversorgungssystem. Besprechung jener Structurverhältnisse, welche zu dieser Funktion in nächster Beziehung stehen. — Biologisch-anatomische Thatsachen.

Das Vorhandensein einer gewissen Wassermenge im Pflanzenkörper gehört zu den wichtigsten Lebensbedingungen. Das Wasser wird aber dem Boden, überhaupt dem Substrat, an welches die

Landpflanzen gebunden sind, nicht in regelmässigen Zeitabständen zugeführt; der Wechsel von Wasserzufuhr und Wasserverbrauch ist im Gegentheil sowohl in den Tropen als in den gemässigten Klimaten vielfach ein ungeregelter, und trotzdem widerstehen die wildwachsenden Pflanzen im Allgemeinen glücklich der Gefahr, die ihnen in Folge des Verdunstungsverlustes bei lang ausbleibender Flüssigkeitszufuhr droht. So allbekannt diese Sätze sind, so gehört doch die unmittelbar sich anknüpfende Frage, ob es ein Gewebesystem giebt, das bei Bestehung jener Gefahren von hervorragender Bedeutung ist, und die weitere Frage, wie dieses System fungirt, zu denjenigen, die einer eingehenden Behandlung noch nicht unterzogen wurden. Es handelt sich nicht um Schutz gegen Verdunstung, den bekanntlich die Cuticula gewährt, sondern um ein System, fähig zur Speicherung und zur Lieferung von Wasservorräthen.

Die Antwort auf die erste der obigen Fragen scheint mir im Folgenden zu liegen.

Es ist eine an manchen Blättern leicht zu konstatirende, bisher wenig beachtete physiologische Thatsache, dass sich beim Welken derselben die Zellen des Wassergebes einerseits und die grünen Zellen, insbesonders die typischen Assimilationszellen andererseits ganz ungleich verhalten. Während nämlich z. B. bei einer Mohrrübe oder einer gewöhnlichen Wurzel die Folgen des Wasserverlustes beim Austrocknen ganz allmälig, d. h. ohne schroffen Gegensatz zwischen äusseren und inneren Zellen von aussen nach innen sich geltend machen, zeigt sich beim Austrocknen mancher Blätter ein deutlicher Gegensatz im Verhalten der oberflächlichen wasserführenden gegenüber den Assimilationszellen. Die grünen Zellen besitzen eine grössere Kraft, Wasser anzuziehen und fest zu halten.

Als erstes Beispiel diene ein allmälig austrocknendes (abgerenntes) Bromeliaceenblatt (Tillandsia nigra). Die Collabescenz, die deutliche Folge des Wasserverlustes, ergreift in hohem Grade die Zellen des Wassergewebes (Fig. 1, Taf. V). Man findet die epidermalen Wassergewebezellen stark collabirt, und die Erscheinung des Collapsus hört plötzlich an den grünen Zellen auf. Bestände kein Unterschied zwischen den beiderlei Zellen in Beziehung auf wasseranziehende

Kraft, so würden die dünnwandigen Zellen von aussen nach innen allmälig und ohne merklichen Unterschied die Spuren des Wasserverlustes zeigen. Dem ist aber nicht so; vielmehr macht sich der genannte Gegensatz geltend. Diese einfache physiologische Thatsache erscheint von entscheidender Bedeutung für die Funktion des epidermalen Wassergewebes.

Bei allmälig austrocknenden (abgetrennten) Blättern von Tradescantia discolor zeigen sich die ersten und stärksten Collabescenzerscheinungen im Allgemeinen in den am grünen Gewebe dicht anliegenden oder demselben ziemlich genäherten Wassergewebeschichten, während mehr nach aussen gelegene farblose Zellschichten noch wasserreich sind und erst später collabiren.

Besonders instruktiv ist die Verfolgung des Vorgangs, der sich öfter beim Austrocknen eines fingerförmigen Sedum-Blattes beobachten lässt. Dasselbe ist im Innern mit wasserführenden Zellen versehen.

Die grünen Zellen (unter der niedrigen Epidermis) zeigen in den betreffenden wasserarmen Zuständen in ihrer Gesammtheit noch keine Membranfaltungen, wenn die inneren chlorophyllarmen Wassergewebezellen schon collabirt sind. Der ungefähr elliptische Querschnitt eines solchen Blattes verändert sich in diesen Fällen derart, dass mitten auf der Blattoberseite eine einspringende Falte entsteht. Der äussere Umriss wird hierbei also herzförmig. An der Einfaltungslinie des Blattes werden wohl auch einige grüne Zellen collabiren müssen, was aber als Folge des im Innern stattfindenden grossen Wasserverlustes aufzufassen ist (Fig. 2 u. 3, Taf. V). Der Umfang vermindert sich zwar auch bedeutend; die grünen Zellen verlieren natürlich viel von ihrem Turgor. Doch liess sich, wie gesagt, ein allgemeiner Collapsus der grünen Zellen in radialer Richtung nicht beobachten in einem Zustand, in welchem das innere farblose Gewebe diese Erscheinung in deutlichster Weise zeigte.

Die Versuche, die ich mit lebenden Pflanzen anstellte, erstreckten sich auf eine Pflanze mit sehr stark entwickeltem „Hypoderm“ (Peperomia latifolia), ferner auf eine solche mit mässig ausgebildetem Wassergewebe (Tradescantia discolor) und endlich auf Luzula maxima mit einschichtiger (hoher) Blattepidermis.

Gehen wir nun etwas näher auf einen dieser Versuche ein. Zu

den allgemeinsten anatomischen Eigenthümlichkeiten der wasserführenden epidermalen Zellen gehört die Dünnheit ihrer Radialwände. Diese Eigenschaft kommt nicht blos gewöhnlich den Zellen einer einfachen Epidermis zu, sondern auch im Allgemeinen jenen grossen farblosen Zellen, welche die mehrschichtigen Wassergewebe bei Piperaceen, Bromeliaceen, Ficus etc. zusammensetzen. Dieselbe ist, wie wir sehen werden, von der grössten Bedeutung für die Funktion dieses Gewebesystems.

Die Blätter von Peperomia latifolia besitzen an ihrer Oberseite ein sehr stark entwickeltes Wassergewebe. In unseren botanischen Gärten kultivirt man die Pflanze im Warmhaus, also in feuchter Atmosphäre. Trotzdem vermag sie lange Perioden von Wassermangel zu überstehen; ein Exemplar konnte ich z. B. drei bis vier Wochen unbegossen erhalten. Entscheidend dabei ist, dass gerade die epidermalen farblosen Schichten den Wasserverlust resp. die dadurch hervorgerufenene Volumenverminderung auf sich nehmen, indem sie in radialer Richtung zusammensinken. Bei endlich erfolgender Wasserzufuhr können sie sich dann wieder in den Zustand der Turgescenz versetzen.

Bei genügender Wasserversorgung sind also die dünnen radialen Zellwände des sogenannten Hypoderms unserer Pflanze gespannt und gerade gestreckt. Tritt Wassermangel ein und steigert sich die Noth allmälig, so beobachtet man auf Durchschnitten durch die Blätter eine starke wellige Verbiegung der Radialwände, welche sich schliesslich auf das ganze Wassergewebe erstreckt mit Ausnahme der kleinen peripherischen Zellen, welche etwas collenchymatischen Charakter besitzen. Querschnitte solcher Blätter zeigen die vielfache Faltung sowohl an den vom Beobachter im Profil gesehenen Wänden, indem statt einer gerade gestreckten Membran eine wellenlinig verbogene sich präsentirt, als auch an den von der Fläche gesehenen Wänden, welche die Falten in Gestalt zahlreicher Querlinien zur Anschauung bringen.

Das Maximum des Wasserverlustes, d. h. der stärkste Collapsus befindet sich nach mehreren Beobachtungen etwa in der Mitte des Wassergewebes, also zwischen seiner äusseren und inneren Grenzfläche. (Bei einer anderen Art, P. incana, ist die innerste Schicht der Wassergewebezellen auf den Radialseiten erheblich collenchyma-

tisch verdickt, jedoch, wie es scheint, nicht an allen Blättern. In diesem Fall erreicht wohl aus diesem Grunde das Collabiren seinen höchsten Grad nicht in der unmittelbaren Nähe des Assimilationsgewebes.)

Der geschilderte Zustand der Collabescenz erwies sich, wie schon erwähnt, nicht als irreparabel, sondern in einem oder wenigen Tagen saugt sich bei den Versuchen nach erfolgter Wasserzufuhr (Begiessen) das Gewebe wieder voll. Die Radialwände sind nun wieder gerade gestreckt durch den Druck des im Innenraum der Zellen enthaltenen Wassers. Dies Experiment konnte an demselben Individuum wiederholt werden.

Bei einem solchen Versuch mit Peperomia latifolia stellte sich über die Quantität des Wasserverlustes Folgendes heraus.

Die Mächtigkeit des Wassergewebes, also die Dicke der gesammten epidermalen Schichten, betrug nach überstandener Trockenheit 1 Millimeter; die grossen Hypodermzellen waren stark zusammengefallen. Die Pflanze wurde nun begossen; am Abend des folgenden Tages ergab die Untersuchung, dass dasselbe Blatt seine Wassergewebezellen gefüllt hatte, und jetzt betrug die Mächtigkeit des farblosen Gewebes $1^1/_2$ Millimeter. Die Dicke des übrigen Blattgewebes war nach wie vor etwa $^1/_2$ Millimeter. Somit hat das epidermale Wassergewebe in diesem Falle ein Volumen Wasser verloren und wieder aufgenommen, welches gleich ist dem Volumen des gesammten übrigen Blattgewebes, die lufterfüllten Intercellularräume auch noch voll Wasser gedacht.

Wenn nun das epidermale Wassergewebe in solcher Weise fähig ist, einen erlittenen Wasserverlust (im letzten Fall von so erheblicher Grösse) binnen Kurzem wieder auszugleichen, um unter ähnlichen Verhältnissen dasselbe Spiel zu wiederholen, so lässt sich von dem hier ausserordentlich stark ausgebildeten Wassergewebe mit Recht behaupten, es sei ein Wasserversorgungssystem bei eintretendem Wassermangel.

Das aufgespeicherte Wasser wird also, wenn die atmosphärischen Niederschläge spärlich geworden sind oder ganz aufgehört haben, verbraucht. „Verbrauch“ bedeutet in unserem Falle natürlich in erster Linie Verdunstungsverlust. Trägt nun ein System zu Gunsten anderer den unvermeidlichen Wasserverlust, der beim Fehlen des

ersteren die übrigen treffen würde, so versorgt jenes Gewebesystem das Organ mit dem zur Erhaltung des Lebens absolut nöthigen Wasser. Denn die Transpiration gehört zu den unvermeidlichen Lebensumständen und ein zeitweiliges Herabsinken der Wasserzufuhr liegt auch im Gefolge natürlicher Lebensverhältnisse.

Hielten alle dünnwandigen Gewebe das von der Verdunstung geforderte Wasser mit gleicher Kraft fest, so würde eben keines in vorwiegender Weise die Folgen des Verlustes auf sich nehmen, und in diesem Fall könnte von einem Wasserversorgungssystem in unserem Sinne nicht die Rede sein. Das System des epidermalen Wassergewebes übernimmt aber in sichtbarer Weise die Leistung des zur Lebensunterhaltung nothwendigen Tributs zu Gunsten des Ganzen. Dabei ist es irrelevant, ob das Wasser aus unserem Gewebesystem von solchen Geweben an sich gerissen wird, welche durch die Verdunstung Verluste erleiden, oder ob der Wasserdampf direkt aus den Zellen des Wassergewebes in kleinen Mengen durch die Cuticula nach aussen dringt, oder ob endlich derselbe in kleine im wasserführenden System selbst entstehende Intercellularkanäle eintritt, um von da sich durch andere luftführende Räume den Weg nach aussen zu bahnen.

Bei Ceratonia siliqua konnte ich weder beim Trockenhalten einer Topfpflanze noch beim Austrocknen abgetrennter Blätter mit Sicherheit jenen Zustand beobachten, in welchem die Epidermiszellen allein collabirt waren. Dies hat vielleicht darin seinen Grund, dass die Geschwindigkeit des Austrocknens ein bestimmtes Maass nicht überschreiten darf, wenn jener Unterschied in der wasseranziehenden Kraft der grünen Zellen einerseits und der Wassergewebezellen andererseits zur Geltung kommen soll.

Gewissermassen zur Kritik meiner obigen Schlussfolgerungen sei noch kurz Folgendes angeführt.

Es ist ganz selbstverständlich, dass man durch fortgesetzten Wassermangel den mit Wasser versehenen Zellen eines Gewebes Flüssigkeit entziehen kann und dieselben müssen naturnothwendig, wenn sie schwache Wände haben, der Abnahme ihres flüssigen Inhalts durch Zusammenfallen unter Membranfaltung Rechnung tragen. Daher ist das Ausschlaggebende bei unseren oben besprochenen Versuchen, dass sich ein deutlicher Gegensatz zwischen den epidermalen Wasser-

gewebezellen und den Assimilationszellen beobachten lässt, nicht allenfalls die Erscheinung der Collabescenz an sich.

Wichtig ist ferner, dass sich die Zellen des Wasserversorgungssystems bei erneuter Wasserzufuhr wieder füllten, welcher ganze Vorgang sich unter ähnlichen Verhältnissen wiederholt. Speciell bei dem stark entwickelten Wassergewebe der Peperomia latifolia ist noch von besonderem Interesse, dass in Folge des Vorhandenseins dieses Gewebes ein Wasserverlust ertragen werden konnte, der das gesammte übrige Blattgewebe ohne Zufuhr total ausgetrocknet hätte, wenn letzterem dasselbe Flüssigkeitsquantum wäre entzogen worden.

Mit Recht betrachtet man an einem abgeschnittenen Blatt, welches langsam austrocknet, das Zusammenfallen der oberflächlich gelegenen Zellen als einen Vorläufer des Todes, dagegen erwies sich dieselbe Erscheinung an der lebenden Pflanze nur als ein Anzeichen grossen Wassermangels. Denn wir sahen, dass das Leben der Pflanze ausser Gefahr ist, wenn das Bedürfniss nach Flüssigkeit noch rechtzeitig befriedigt wird.

Die Versuche ergaben somit für das epidermale Wassergewebe die Funktion, einerseits Flüssigkeit bei gebotener Gelegenheit in reichlichem Maasse zu speichern, andererseits durch hauptsächliche Uebernahme des Wasserverlustes die Folgen grosser Trockenheit von den bedeckten Geweben abzuwenden. Die schliesslich natürlich tödtlichen Folgen fortschreitender Wasserabgabe möglichst lange hinauszuschieben, ist zweifellos eine wichtige physiologische Leistung eines Gewebesystems.

Im Wesentlichen ergaben die Versuche mit den beiden anderen oben erwähnten lebenden Pflanzen, Tradescantia discolor und Luzula maxima ein analoges Resultat wie jener mit Peperomia latifolia. Bei Luzula maxima habe ich zu bemerken, dass sich die Spuren grosser Trockenheit auch durch Braunfärbung der Blattspitzen äusserten; dieses durch Gelb- oder Braunfärbung sich kundgebende Absterben der Blattspitzen beobachtet man auch an Exemplaren im Freien (Berl. Univers.-Garten).

Zwischen den beiden Extremen der Ausbildung des epidermalen Wassergewebes, einem mächtigen Hypoderm (Peperomia latifolia) und einer einfachen sehr niedrigen Epidermis, giebt es bekanntlich

alle nur wünschbaren Mittelstufen. Nicht nur in einer und derselben Familie (Piperaceen, Begoniaceen, Bromeliaceen) finden sich verschiedene Entwickelungsgrade des genannten Systems, sogar in der nämlichen Gattung kommen Abstufungen in seiner Ausbildung vor; das Blatt von Scirpus natalensis besitzt z. B. eine mehrschichtige, dasjenige von Scirpus Holoschoenus eine einfache farblose Epidermis.

Aus den obigen Versuchen wie aus der letzteren Thatsache ergiebt sich vielleicht die Berechtigung, für das epidermale Wassergewebe im Allgemeinen die Funktion eines Wasserversorgungssystems in Anspruch zu nehmen, sofern es zu dem blasebalg-ähnlichen Spiel durch dünne Radialwände überhaupt geeignet ist.

Betreffs der ringsum starkwandigen Epidermiszellen, wie sie da und dort vorkommen (Ilex aquifolium, Ruscus aculeatus Mohl: Vermischte Schriften Taf. X p. 267) mag Folgendes rein theoretisch bemerkt werden.

Ist die Wandung einer Zelle hinlänglich stark, um dem äusseren Luftdruck Widerstand zu leisten, so wird die Zelle bei hohem Wasserverlust nicht collabiren, sondern es tritt eine dem Turgor entgegengesetzte Spannung in der Zelle ein und es entsteht in ihr ein wasserleerer, luftverdünnter Raum, der auf seine Umgebung schwach wasserentziehend wirkt.

Man könnte die Frage aufwerfen, welchen Vortheil gerade die Dünnwandigkeit und die damit zusammenhängende Collabescenz bietet gegenüber einem ringsum starkwandigen Wassergewebe. Am nächsten liegt wohl bei Beantwortung derselben die Rücksichtnahme auf die Thatsache, dass bis jetzt nur höchst seltene Fälle bekannt sind, in welchem Luft in grösseren Mengen solche Zellen erfüllt, welche einen lebenden Plasmaschlauch besitzen. Der Umstand, dass sich die Zellen des Wassergewebes nicht blos wieder mit Wasser füllen, sondern ihren Primordialschlauch trotz der Collabescenz lebend erhalten, lässt sich also mit zartwandigen Elementen, die trotz des Collabirens immer nur Wasser und keine Luft enthalten, leichter vereinigen, als mit starkwandigen, die sich beim Wasserverlust theilweise mit Luft füllen würden. Ob in der dickwandigen Epidermis mancher Pflanzen im Leben wirklich zeitweise Luft in den Zellen enthalten ist, muss noch näher untersucht werden.

Wie verhält sich nun zu den oben mitgetheilten Beobachtungen über die Inanspruchnahme des epidermalen Wassergewebes und zu den daraus gezogenen Folgerungen die vergleichende Anatomie?

Das Ergebniss der vergleichend anatomischen Untersuchung wird, wie wir sehen werden, diese Folgerungen beleuchten und fester begründen. Theils noch in diesem, theils in dem darauf folgenden Abschnitte sollen die betreffenden Strukturverhältnisse erörtert werden.

Zuerst möchte ich die Aufmerksamkeit der Anatomen auf einen Punkt hinlenken, der mir zum Gesagten in deutlicher Beziehung zu stehen scheint. Die Blattstruktur von Olea europaea ist im Allgemeinen bekannt. Speciell erinnere ich an jene mechanischen Zellen, welche theils in der Richtung der Blattfläche, theils senkrecht zu derselben verlaufen. Erstere liegen einerseits zwischen Pallisadenzellen und Epidermis, andererseits im Schwammparenchym; die senkrecht gestellten verstreben da und dort wie Pfeiler die beiderlei horizontal gestellten. Denn man sieht nicht blos regelmässig die Verbindung zwischen den senkrecht verlaufenden Fasern und den über den Pallisadenzellen befindlichen, sondern beobachtet auch hin und wieder einen Zusammenhang der senkrechten Bastzellen mit horizontalen des Schwammparenchyms. Letztere bilden ein sehr unregelmässig anastomisirendes Faserwerk, das sich in verschiedenen Höhen des Schwammgewebes ausbreitet.

Wir haben es hier also sichtlich mit einer Vorrichtung zu thun, welche den Schutz des Assimilationsgewebes gegen radial wirkende Druckkräfte bezwekt. Bei hoher Trockenheit kann nämlich leicht ein Zusammenschrumpfen des gesammten Blattgewebes senkrecht zur Fläche beginnen, und es ist dann klar, dass für diesen Fall die Pallisadenzellen sich des Schutzes jenes verstrebenden Systems zu erfreuen haben. Nun aber ist wohl zu beachten, dass diese Einrichtung sich keineswegs auch auf die Epidermis ausdehnt. Die strebepfeilerähnlichen Bildungen endigen an der Epidermisinnenwand. Nach aussen folgen dann die dünnen Radialwände der Epidermiszellen. Also ist das Zusammenfallen in radialer Richtung ein Vorgang, welcher für die Assimilationszellen sorgfältig verhütet werden soll, der aber an derselben Stelle für die Epidermis ermöglicht und sogar durch die Dünnheit der Radialwände erleichtert ist.

Dieses anatomische Verhältniss steht in schöner Harmonie mit der oben einer mit dünnen Radialwänden versehenen Epidermis zugeschriebenen Funktion. In analoger Weise erstreckt sich auch die Strebevorrichtung im Blatt von Kingia australis R. Br. nicht bis zur Epidermisaussenwand; die mechanischen Elemente beginnen erst innerhalb der Epidermis als subepidermaler Bastbeleg [1]).

Im Hinblick auf das oben dargelegte Spiel dünnwandiger epidermaler Wassergewebe, bei Wasserabgabe zu collabiren und wieder anzuschwellen bei Flüssigkeitszufuhr, liegt der Versuch nahe, eine in physiologischer Hinsicht bisher dunkle Strukturerscheinung zu deuten.

Nach Radlkofer's Untersuchungen (Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania, München 1875, p. 100) ist nämlich die schleimartige Metamorphose der Epidermisinnenwand ein sehr verbreitetes Vorkommniss. Insbesondere sind es Holzgewächse, denen diese Eigenthümlichkeit zukommt, welche ich mit wenigen Worten skizziren will.

Bei Beobachtung von in Wasser liegenden Querschnitten durch ein Blatt von Erica caffra oder von Arbutus Unedo etc. erhält man den Eindruck, als ob eine zweischichtige Epidermis vorläge. Pfitzer liess sich bei letzterer Pflanze wirklich irre führen (Pringsheim's Jahrbücher VIII, Taf. VI, Fig. 11). Dem ist jedoch nicht so; durch die Einwirkung des Wassers ist die verschleimte Epidermisinnenwand nämlich sehr stark gequollen (s. meine Fig. 1, Taf. VII); die beiden dünnen Grenzlamellen dieser Innenwand, also die an das Lumen angrenzenden und die mit den Pallisadenzellen in Berührung befindlichen sind nicht verschleimt und durch die zwischen ihnen liegende gequollene Masse nach aussen und innen stark vorgewölbt.

Es liegt nun, wie schon angedeutet, nahe, diesen hygroskopischen Polstern die Funktion zuzuschreiben, Wasser abwechselnd zu speichern und bei Trockenheit unter Volumenverminderung wieder abzugeben. Doch ist es mir nicht gelungen, durch einen Versuch diese Hypothese zu stützen.

Mit der vorstehenden Aufstellung verbinde ich übrigens keines-

---

1) Tschirch, Abhandlungen des Bot. Ver. d. Pr. Brandenburg, XXIII.

wegs die Ansicht, als ob die Verschleimung der Epidermisinnenwand einer Steigerung der Wasserversorgungsfunktion gleichkäme; die in Rede stehende Erscheinung nur als Modifikation, als eine andere Erscheinungsform der normalen einschichtigen wasserführenden Epidermis zu betrachten, veranlasst mich der Umstand, dass die Verschleimungsmetamorphose z. B. auch bei Lythrum Salicaria sich findet, sowie bei vielen Salix-Arten, also bei Pflanzen, die keineswegs wegen Trockenheit ihres Standortes eines verstärkten Wasserversorgungssystems bedürfen. Statt einer dünnwandigen wassererfüllten Zelle wäre eben in den betreffenden Fällen ein mit Wasser imbibirtes Polster vorhanden.

Hier ist der Ort, eine kleine biologisch-anatomische Betrachtung einzuschalten.

Es ist ohne jeden Versuch klar, dass ein Blatt, welches sich ganz in feuchter Atmosphäre befindet und überdies einer directen Besonnung selten ausgesetzt ist, weniger Wasserverlust durch Verdunstung erleidet, als ein anderes, welches einerseits an trockene Luft grenzt und mitunter stundenlang von den direkten Sonnenstrahlen getroffen wird, während die andere Blattseite an Wasser grenzt und gar nicht verdunstet und während Wasserzufuhr von unten aufs ergiebigste erfolgt, wie dies bei den schwimmenden Blättern zahlreicher Wasserpflanzen der Fall ist.

Versuchen wir also, eine biologisch-anatomische Reihe aufzustellen, an deren Endpunkt die mit normaler einschichtiger Epidermis versehenen Pflanzen sich befinden, so stehen auf der untersten Stufe dieser Skala natürlich die ganz untergetauchten Blätter. Sie repräsentiren durch ihre Umgebung das Extrem von Schutz gegen Wassermangel. Bei diesen ergreift nun auch bekanntlich das Assimilationssystem vielfach aufs entschiedenste Besitz von der sonst dem epidermalen Wassergewebe zukommenden oberflächlichen Zelllage.

Nun aber reihen sich zunächst biologisch und anatomisch einige Farnblätter an. Auch bei ihnen lässt sich nicht blos das Fehlen einer oberseitigen farblosen Epidermis konstatiren, sondern das Assimilationssystem entwickelt seine specifischen Elemente, d. h. die am reichlichsten mit Chlorophyll versehenen Zellen in manchen Fällen

unmittelbar an der Oberfläche des Organs (Oberseite des Blattes von Didymochlaena sinuosa und Adiantum trapeziforme[1]).

Ganz entsprechend der hier vertretenen Auffassung ist es, wenn wir an den Blättern eines australischen Farnbaumes, Dicksonia antarctica, der nach F. Müller (Grisebach, Vegetation der Erde II, 215) der Dürre am besten widerstehen soll, eine entschiedene Abweichung von dem eben erwähnten Bauverhältniss finden. Die Blätter dieser Pflanze zeichnen sich nämlich durch den Besitz einer stellenweise sogar doppelten farblosen Zellschicht von der Oberseite aus. Ueberdies geht aus dem anatomischen Bau des Spaltöffnungsapparates nach Tschirch (Linnaea 1881) aufs Bestimmteste hervor, dass die Pflanze eines stärkeren Schutzes gegen Verdunstung bedarf, als andere Farne; denn sie zeigt die hiefür charakteristische Eigenthümlichkeit einer stark entwickelten Cuticularleiste.

An dritter Stelle kommen die schwimmenden und die ganz in der Luft vegetirenden Blätter ächter Wasserpflanzen, welchen im Allgemeinen eine Epidermis von geringer Dicke zukommt, in deren Zellen hier und da geringe Mengen von Chlorophyll sich vorfinden.

Letztere Gruppen und hierzu noch einige wenig besonnte Pflanzen[2]) leiten uns dann zu den mit normaler chlorophyllfreier Epidermis versehenen Gewächsen über. —

Im Ganzen und Grossen dürfte diese Reihe den natürlichen Vorkommnissen wohl entsprechen. (Vgl. hierüber auch Stahl, Zeitschr. für Naturwissensch. XVI., N. F. IX, 1, 2, Jena 1883.)

IV. Kapitel.

Flüssigkeitsverkehr innerhalb des epidermalen Wassergewebes selbst. Continuität dieses Gewebesystems.

Gemäss der im vorigen Kapitel erörterten Aufgabe des epidermalen Wassergewebes, als Wasserreservoir zu dienen, welches den Verdunstungsverlust in letzter Linie vorzugsweise deckt, ist die For-

1) Haberlandt, Vergleichende Anatomie des Assimilationssystems, Taf. VIII, Fig. 11, 12 dieser Jahrb. XIII.

2) de Bary, Vergleichende Anatomie p. 70.

derung naheliegend, dass zwischen den einzelnen Elementen eines solchen Systems in der mit der Organoberfläche parallelen Richtung ein lebhafter Flüssigkeitsverkehr herrsche. Denn es ist klar, dass wasserentziehende Agentien nicht immer an allen Punkten der Organoberfläche mit gleicher Intensität wirken, so dass eine Zuströmung von den weniger in Anspruch genommenen Stellen nach dem Orte des stärksten Verbrauches innerhalb des Wassergewebes nothwendig erscheint. Eine solche Strömung ist keine diosmotische, sondern eine nach einer Richtung fortschreitende Bewegung der Wassertheilchen durch die Membran hindurch.

Die geringe Dicke der Radialwände dient natürlich zugleich nebst ihrer oben erörterten Funktion diesem Wasserverkehr innerhalb unseres Systems.

Ausserdem aber muss hier an die ausserordentlich verbreitete und daher nur eines Hinweises bedürftige Thatsache erinnert werden, dass die Radialwände der Epidermis von zahlreichen Poren durchsetzt sind.

Es liegt uns hiernach in diesem Kapitel nicht mehr ob, die Frage nach der Förderung des Flüssigkeitsverkehrs innerhalb des epidermalen Wassergewebes in ihrer allgemeinsten Form weiter zu behandeln; denn darüber wird kein Zweifel bestehen, dass zahlreiche Poren und dünne Wände anatomische Eigenschaften sind, welche diesen Verkehr begünstigen.

Präzisiren wir vielmehr die in Rede stehende Frage dahin, ob anatomische Verhältnisse vorkommen, welche eine lokale Verkehrsunterbrechung im epidermalen Wassergewebe zu verhindern geeignet sind, anders ausgedrückt, ob gewisse Einrichtungen zu Gunsten der Continuität dieses Gewebesystems existiren.

Die vergleichende Anatomie wird diese Frage im bejahenden Sinn beantworten.

Es handle sich also, das sei vorausgesetzt, um Verhinderung des gänzlichen oder auch zu frühzeitigen Collabirens in radialer Richtung, da solches eine Hemmung des Verkehrs in der zur Oberfläche parallelen Richtung zur Folge hätte. Würde ein gänzliches Zusammensinken epidermale Flächen oder Streifen von einiger Ausdehnung umfassen, so wäre dadurch selbstverständlich die Möglichkeit, Wasser

dahin zu befördern, wo der grösste Verlust stattfindet, wesentlich beeinträchtigt.

Dreierlei Erscheinungen sollen nun zur Besprechung gelangen.

Fürs Erste ziehe ich jene cystolithenähnlichen Bildungen heran, die in Gestalt eines Kegels von der Innenwand einer Epidermiszelle ins Lumen derselben vorspringen. In der Epidermis zahlreicher Cyperaceen-Stengel und -Blätter fand Duval-Jouve (Mém. de l'acad. de Montpellier 1872; de Bary, Vergl. Anat. p. 34) eine bis zwei Längsreihen solcher Epidermiszellen, welche die Bastrippen bedecken, von abweichendem Bau gegenüber den übrigen Oberhautzellen. Die Innenwand der betreffenden Zellen ist wohl meist verdickt und es springt zugleich ein Kegel aus verkieselter Membransubstanz, dessen Basis auf der Innenwand steht, ziemlich nahe an die Aussenwand vor. Bei weiterer Untersuchung (auf radialen Längsschnitten) findet man manchmal zwei Kegel in einer Epidermiszelle longitudinal neben einander[1]).

Die Wirkungsweise dieser Kegel (Fig. 3, 4, Taf. VI) lässt sich folgendermassen denken. Nähert sich bei steigendem Wasserverlust die Epidermisaussenwand der Innenwand, so ist durch die Kegel die gänzliche Unterbrechung des Wasserverkehrs in diesen Zellen verhindert, indem sich die Aussenwand wohl an die Spitze des Kegels anlegen kann, die Region rings um die Basis des Kegels dagegen dem Verkehr offen bleibt.

Bei Eriophorum latifolium sind, wie Fig. 3, Taf. VI zeigt, die betreffenden Zellen mit den kegelförmigen Verdickungen kürzer als die übrigen Epidermiszellen; hier liegen sie isolirt zwischen gewöhnlichen Oberhautzellen.

Im Hochblatt von Cyperus alternifolius sind manche Baststränge von sehr hohen oder mässig hohen Epidermiszellen bedeckt, andere von sehr niedrigen. Wo nun hohe Oberhautzellen dem Skeletstrang aussen anliegen, findet man diese Kegel nicht, dagegen sind ununterbrochene Längsreihen solcher Kegelzellen da zu beobachten, wo der Querschnitt eine niedrige (leicht ganz collabirende) Epidermiszelle ausserhalb des mechanischen Complexes zeigt (Fig. 4, Taf. VI).

1) Auch Mohl hat, wie aus einer Bemerkung in seiner Arbeit „Ueber das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen" (Bot. Zeit. 1861) hervorgeht, diese Gebilde gesehen.

Dem Gesagten ist noch weiter hinzuzufügen, dass man die Kegelzellen in den Blättern von Scirpus natalensis sehr zahlreich über den Bastrippen der unteren Blattepidermis findet, aber nur sporadisch in der Epidermis der Oberseite. Letztere ist hier mit einem 3—4schichtigen Wassergewebe versehen, dessen innere Schichten (2—3) innerhalb der Baststränge verlaufen. An der oberen Blattseite erscheint die Continuität des epidermalen Wassergewebes auch ohne die Kegelzellen hinlänglich gesichert, während dies bei der einschichtigen Epidermis der Unterseite nicht der Fall ist. Das reichliche Auftreten der fraglichen Erscheinung auf der Unterseite kann also wiederum als im Dienste der Continuität stehend betrachtet werden. Nach Haberlandt (Entwickelungsgsch. des mech. Gewebesyst. Taf. I Fig. 14) kommen zwar auch in dem mit mehrschichtiger Epidermis versehenen Hochblatt von Papyrus antiquorum ähnliche Bildungen vor. Doch sind hier die Vorsprünge sehr schwach, auf Querschnitten kaum sichtbar; für unsere Betrachtung scheint der Fall wohl nicht typisch; Erwähnung verdient jedoch, dass auch hier an manchen Stellen der Oberseite das Assimilationsgewebe dicht an einen Baststrang grenzt.

Kämen die erwähnten Gebilde ganz beliebig zerstreut in der Epidermis vor, dann wäre die Annahme, dass es funktionslose Ausscheidungsprodukte seien, naheliegend; allein durch ihr Vorkommen in gewissen Epidermiszellen, sowie durch ihr Auftreten in Längsreihen (unterbrochene oder mehr kontinuirliche) ist zu vorstehender Erwägung nach der physiologischen Seite hin Veranlassung gegeben.

Nicht zu verwechseln mit den hier erörterten Strukturverhältnissen sind die von Mettenius entdeckten, von Rosanoff (Bot. Zeit. 1871) weiter verfolgten kleinen Cystolithenzellen an der Peripherie von Baststrängen, welche Bildungen auch Haberlandt (Entwickl. d. mech. Gewebesyst. p. 16) erwähnt.

In der Schutzscheide mancher Gramineenwurzeln (Andropogoneen; s. Klinge, Mém. de l'ac. imp. des sciences, Petersb. 1879) beobachtet man gleichfalls kegelförmige Erhebungen, die von der dicken Innenwand nach aussen, also ins Lumen der Scheidenzellen vorspringen. Es mag dahingestellt bleiben, ob diesem Vorkommniss analoge Bedeutung zukommt, wie dem oben näher besprochenen. Immerhin ist daran zu denken, dass gerade bei Gramineenwurzeln

die Schutzscheide nach Verlust der Rinde die Epidermis ersetzt. Diese Eigenthümlichkeit scheint allen Schutzscheidezellen ringsum zuzukommen, ein Umstand, welcher bei der Gleichwerthigkeit der Zellen nicht auffällt. —

Ich muss mich darauf beschränken, die vorstehenden und die in diesem Kapitel noch folgenden anatomischen Verhältnisse, welche alle, wie es scheint, die Wegsamkeit des epidermalen Gewebesystems über den Skelettheilen begünstigen, aufzuzählen: nicht möglich aber ist es uns gegenwärtig, anzugeben, warum jene Eigenthümlichkeiten im Bau des epidermalen Systems gerade über den mechanischen Zellen nothwendig sind.

Ich komme zu einer zweiten Reihe von Strukturverhältnissen, welche ich ebenfalls in Beziehung zur Förderung der Continuität bringen möchte.

Die Fortsetzung des bereits oben eingeschlagenen Gedankenganges führt uns nämlich zu folgender Erwägung. Handelt es sich darum, zum Zwecke der Förderung des Wasserverkehrs im epidermalen System insbesondere jene Partieen desselben zu begünstigen, welche nach innen an mechanische Zellkomplexe grenzen, so lässt sich mit Grund behaupten, dieser Zweck wäre auch dadurch zu erreichen, dass das epidermale Wassergewebe an diesen Stellen eine grössere Mächtigkeit erlangte. Eine solche Verstärkung des eben genannten Systems könnte sowohl durch Vermehrung seiner Zelllagen wie durch einfache Vergrösserung der Zellen erzielt werden. Wir begegnen in der That beiden Erscheinungen.

Bei Spartium album (Stamm), dessen assimilirende Zweige durch peripherische Bastrippen ihre Biegungsfestigkeit erlangen, ist das epidermale Wassergewebe über den Bastrippen 2—3schichtig, über dem grünen Gewebe einschichtig. Es hat somit das epidermale Wassergewebe an der Aussenseite der Bastrippen einen grösseren Spielraum als über den grünen Zellen, mit anderen Worten: dem Eintreten des vollständigen Collapsus ist über den Skeletsträngen ein grösseres Hinderniss in den Weg gelegt, als an anderen Stellen; die Continuität scheint somit gesichert. Aehnliche Verhältnisse liegen bei Genista aetnensis (Stamm) vor.

Der andere Weg, Vergrösserung der Zellen an den betreffenden Orten, ist an mehreren Organen zu beobachten.

An Querschnitten durch den Stamm von Ephedra monostachya (Fig. 5, Taf. VII) bemerkt man oft, dass gerade über den (hier kleinen) Bastpfosten je eine grosse Epidermiszelle liegt. Ausserdem tritt da und dort hervor, dass die Radialwände an den über den Skeletsträngen liegenden Epidermiszellen etwas dicker sind, was ja selbstverständlich diesen Zellen das Collabiren erschwert.

Aehnliches beobachtete ich an einem Halm von Juncus glaucus. Ueber den Bastrippen im Blatt von Typha latifolia sind gleichfalls die Epidermiszellen höher.

Eine dritte Kategorie von anatomischen Verhältnissen, deren physiologische Bedeutung ich ebenfalls in der Aufrechthaltung der Continuität des epidermalen Wassergewebes erblicke, ist das Vorkommen von sogenannten sekundären Epidermiszellen in Fällen, wie sie die Blätter von Calamagrostis epigeios und Cyperus vegetus darstellen (vgl. Haberlandt, Entwickl. d. mech. Gewebesyst. Taf. I, Fig. 6, 16). Die Hälfte oder zwei Dritttheile des Querschnittes einer Epidermiszelle und zwar der an das grüne Gewebe angrenzende Theil sind von einem Bastbündel eingenommen, während der peripherische Theil für eine kleine Epidermiszelle reservirt bleibt.

Nimmt man an, dass die Forderung nach der Continuität des epidermalen Wassergewebes in der That eine physiologische sei, so erscheinen diese Vorkommnisse hierdurch einigermassen beleuchtet.

Es sind somit verschiedenartige anatomische Verhältnisse, als deren gemeinsamen physiologischen Hintergrund wir die Continuität des wasserführenden epidermalen Gewebesystems heranzuziehen versuchten.

Den beiden letzteren Kategorien gemeinsam ist der Umstand, dass in beiden Fällen das mechanische Gewebe Concessionen macht zu Gunsten des epidermalen Wassergewebes.

Im Anschluss an das Gesagte erübrigt noch, unser Auge kurz auf die Frage zu richten, ob bei flächenartigen Organen der Flüssigkeitsverkehr zwischen ober- und unterseitigem Wassergewebe in anatomischer Hinsicht irgendwie gefördert erscheint. Die Betrachtung des Baues der Blattränder zeigt uns, dass dies der Fall ist. Wenige Beispiele mögen genügen. Die Struktur des Blattrandes von Podocarpus salicifolia, Typha latifolia lässt erkennen, dass

die Continuität zwischen dem Wassergewebe der oberen und unteren Blattseite gewahrt ist. Denn obwohl aus mechanischen Gründen [1]) eine Anhäufung mechanischer Zellen an dem Blattrand Statt hat, so geht doch die Epidermis über die mechanischen Zellen hinweg. Bei Tradescantia discolor fliessen die Wassergewebe der oberen und unteren Blattseite ganz deutlich am Blattrande zusammen und zwar nicht blos je eine Zellschicht von oben und unten, sondern je zwei.

V. Kapitel.

Epidermales Wassergewebe und Assimilationssystem.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal die Folgen des sich allmälig steigernden Wassermangels in einem Organ, welches mit epidermalem Wassergewebe versehen ist.

Soweit die Cuticula gegen Wasser durchlässig ist — eine absolute Impermeabilität ist ihr ja nicht zuzuschreiben — betrifft natürlich der Wasserverlust in erster Linie die oberflächlich gelegenen Schichten, d. h. das epidermale Wassergewebe.

Die Verdunstung nach den Intercellularräumen aber sucht zunächst die an sie angrenzenden Zellen ihrer Flüssigkeit zu berauben, also in einem normalen Blatt die Zellen des Schwammgewebes und Pallisadenparenchyms. Die Elemente des Wassergewebes aber sind es trotzdem, welche den schliesslichen Wasserverlust des Organs vorzugsweise zu tragen geeignet sind.

Fassen wir nun die Pallisadenzellen ins Auge, so ersetzen dieselben ihren Verlust, indem sie aus den Zellen des Wassergewebes Wasser an sich ziehen. Ausserdem wird zweitens ein bedeutungsvoller Flüssigkeitsverkehr zwischen epidermalem Wassergewebe und Assimilationssystem dann stattfinden, wenn bei reichlicher Wasser-

---

1) Vgl. Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. Handbuch der Botanik von Schenk. Breslau 1882.

versorgung nach Trockenheit eine Füllung des epidermalen Systems von unten her erfolgt.

Diesem Verkehr steht nun nach dem anatomischen Befund im Allgemeinen kein Hinderniss entgegen. Die Innenmembranen eines einschichtigen oder der innersten Schicht eines mehrfachen epidermalen Wassergewebes sind entweder durch ihre Dünnheit oder durch Poren für diese Wasserbewegung geeignet. (Poren findet man z. B. zwischen Epidermis und Assimilationszellen im Stamm von Dianthus Armeria; hier sind die Epidermisinnenwände ziemlich dick.)

Geht man aber etwas strenger zu Werke, so lässt sich der vorliegenden Frage nach der Förderung dieses Wasserverkehrs zwischen den beiden Systemen noch eine andere Seite abgewinnen, indem wir dieselbe nämlich folgendermassen präzisiren:

Ist auch in solchen Fällen, in welchen aus physiologischen Gründen mechanische Zellen, deren Lumen durch die Wandverdickung fast auf Null reducirt ist, zwischen den beiden in Rede stehenden Gewebesystemen Platz ergreifen, für jenen Verkehr die Möglichkeit offen gelassen? Die Behauptung, dass eine solche Communikation zwischen den beiden Geweben nothwendig sei, würde gerade dadurch eine Begründung erfahren, dass auch unter schwierigen Verhältnissen diesem Bedürfniss durch den anatomischen Bau Rechnung getragen ist. Derartige Verhältnisse liegen nun vor im Stamm von Casuarina equisetifolia, wo zur Herstellung der Biegungsfestigkeit, und im Blatt von Podocarpus salicifolia, wo zur Erhöhung der Hautsteifigkeit und Biegungsfestigkeit zugleich mechanische Zellkomplexe sich zwischen die genannten Systeme eindrängen.

Meine Figuren 5 auf Taf. V und 6 auf Taf. VII stellen die beiden Fälle dar. Man sieht sofort, dass das mechanische Gewebe wirklich zu Gunsten unserer Forderung Concessionen macht.

Im Stamm von Casuarina equisetifolia befindet sich das typische Assimilationsgewebe (Pallisadenzellen) nicht blos zu beiden Seiten der im Querschnitt dreieckigen Bastrippen, wie bei Equisetum hiemale, Genista tinctoria, sondern auch radial innerhalb der Bastrippe. Der Wasserverkehr zwischen dem letztgenannten Theil des Assimilationssystems einerseits und dem epidermalen Wassergewebe ausserhalb der Bastrippe andererseits ist dadurch er-

leichtert, dass die Bastrippe durchbrochen ist; in ungefähr radialer Richtung ist dieselbe von dünnwandigen Zellen durchsetzt. Auf diese eigenthümliche anatomische Erscheinung machte schon Schwendener im „Mechan. Prinzip" (p. 147) aufmerksam.

Durchmustert man ferner, um zu dem anderen Fall überzugehen, Blattquerschnitte von Podocarpus salicifolia, so findet sich oberseits, wo die Spaltöffnungen fehlen, hin und wieder eine Lücke in der Reihe der subepidermalen Bastzellen; es ragt dann das Pallisadengewebe bis ganz an die Epidermis hinan. In der Flächenansicht erscheinen längere, an Markstrahlen (auf Tangentialschnitten) erinnernde Streifen, welche diesen Durchlassstellen entsprechen.

Es mag nochmals erwähnt werden, dass wir es bei Casuarina equ. wie bei Podocarpus salicif. mit mechanischen Elementen zu thun haben, die fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. In den Fiedern von Cycas revoluta sind dagegen die subepidermalen Fasern mit einem geräumigen Lumen versehen. Hier finden sich keine derartigen Lücken.

VI. Kapitel.

Epidermales Wassergewebe und Leitbündelsystem.

Ausser den von Sachs (Pringsheim's Jahrb. III, p. 197 u. 241) und de Vries (Landwirthsch. Jahrb., herausgegeben von Nathusius und Thiel, 1878) physiologisch, von Haberlandt (dies. Jahrb. XIII) jüngst auf anatomischem Wege als Ableitungssystem erkannten dünnwandigen farblosen Gefässbündelscheiden werden die Leitbündel nicht selten von Schienen farbloser, oft krystallführender Zellen begleitet. Diese Schienen münden nun oft in das epidermale Wassergewebe; beide Gewebe fliessen zusammen und bilden anscheinend ein System.

Als Beispiele führe ich an die Blätter von Ficus elastica (Fig. 1, Taf. VI), Eucalyptus globulus (Fig. 2, Taf. VI), Myrtus Pimenta, Amygdalus nana, Quercus suber, Arbutus Unedo; insbesondere sind

die kleinen Gefässbündel rücksichtlich dieser Verbindungen ins Auge zu fassen.

Man geht wohl meistens von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass der Primordialschlauch einer Pallisadenzelle an der gegen die Epidermiszelle zu gekehrten Seite eine andere Beschaffenheit habe, als an der gegenüberliegenden Membranfläche der Pallisadenzelle, indem derselbe wohl nach dem Innern des Blattes zu gelöste Assimilationsprodukte durchlässt, nicht aber nach der Epidermisseite hin. Andererseits wäre denkbar, dass auch die Epidermiszellen selbst in Folge der Beschaffenheit ihres Primordialschlauches gegen Eintritt von Zucker u. dgl. sich ablehnend verhielten. Für diese im Wesentlichen gleichbedeutenden Annahmen — denn von einer festgestellten Thatsache ist nicht die Rede — spricht der gewichtige Umstand, dass wandernde Assimilationsprodukte in Form von (feinkörniger) Stärke im Allgemeinen nicht in der Epidermis beobachtet wurden.

Angenommen nun, es stelle sich späterhin heraus, dass dennoch die Auswanderung von Assimilationsprodukten nicht blos nach innen erfolgt, sondern auch durch die Epidermis vermittelt wird, so steht das häufige Zusammenfliessen der ableitenden farblosen Gefässbündelscheiden mit dem epidermalen Wassergewebe hiermit in klarer Beziehung. Diese Fälle würden sich dann als ein weiterer „Typus“ zu den von Haberlandt (l. c.) aufgestellten anreihen.

Liegt nun aber wirklich in der Beschaffenheit des Primordialschlauches, sei es der Pallisadenzellen oder der Epidermiszellen, wie dies als wahrscheinlich bezeichnet werden kann, eine unübersteigliche Schranke gegenüber dem Uebertritt von gelösten Assimilationsprodukten, so ist betreffs der physiologischen Deutung jener Communicationen zwischen Gefässbündelelementen und epidermalem Wassergewebe folgende Erwägung angezeigt.

In den Fällen weit gehender Gewebedifferenzirung, d. h. also grösserer Arbeitstheilung, ist die Forderung berechtigt, dass zur Zeit der Füllung des epidermalen Wassergewebes nicht blos die Zellen des Assimilationssystems als wasserleitende Elemente zwischen Gefässbündeln und epidermalen Schichten in Anspruch genommen werden, sondern eben ein Gewebe, welches eine möglichst directe Verbindung zwischen den wasserleitenden Elementen der Gefässbündel

und der Epidermis herstellt. Ein solches Gewebe ist nun aber gegeben durch das Zusammenfliessen der farblosen Schienen mit der wasserführenden Hautschicht. Die Unterbrechungen der Bastzellkomplexe an den beiden Seiten der Gefässbündel, auf welche Schwendener (Mech. Princ.) aufmerksam machte, kommen hierbei natürlich als wichtig in Betracht. Diese letztere physiologische Bedeutung kann übrigens den in Rede stehenden Communicationen zwischen Wassergewebe und Gefässbündelsystem auch dann zugeschrieben werden, wenn eine Betheiligung der Epidermis an der Ableitung festgestellt sein würde. Diese Deutung hat daher schon jetzt Anspruch darauf, als eine naturgemässe, d. h. zutreffende betrachtet zu werden.

VII. Kapitel.

Mechanisch bedeutsame Structurverhältnisse des Hautgewebesystems grüner Organe im Allgemeinen. Ihre Beziehungen zur Funktion des epidermalen Wassergewebes.

Die Bezeichnung „Hautgewebesystem“ der grünen Pflanzenorgane umfasst, wie schon Eingangs dieser Abhandlung hervorgehoben wurde, mehr als epidermales Wassergewebe sammt Cuticula. Denn abstrahiren wir von dem cuticularisirten Häutchen, ferner von dem Wassergehalt der epidermalen Zellen und ihren dünnen Radialwänden, so bleibt immer noch eine Eigenschaft, nämlich eine gewisse mechanische Widerstandsfähigkeit der Haut zurück, welche anderen anatomischen Verhältnissen entspringt. Von den hierher gehörigen Strukturverhältnissen soll nun im Folgenden die Rede sein.

Es handelt sich also im Allgemeinen um einen durch das Hautsystem bewirkten mechanischen Abschluss gegen die äusseren Medien, speciell um die Steifigkeit der Haut.

In der einfachsten Weise tritt uns genannte Eigenschaft in dem dichten Zusammenschluss der Zellen und ferner in der erheblichen Dicke der Epidermisaussenwand entgegen. Die letztere so allgemeine und bekannte Erscheinung hat mit dem Wassergewebe als solchem

und mit der Funktion der Cuticula nichts zu thun; sie tritt ja auch an untergetauchten Organen (Stamm von Elodea) hervor, obwohl bei ihnen ein epidermales Wassergewebe nicht in Betracht kommt und die Cuticula auf ein Minimum reducirt ist, ferner auch an dem Blatt des Farnkrautes Didymochlaena sinuosa (nach Haberlandt, Taf. VIII Fig. 12 in dessen Vergl. Anat. d. Assimilationssyst.), obgleich hier ebenfalls die oberflächliche Zellschicht dem Assimilationsgewebe angehört, also ein epidermales Wassergewebe oberseits fehlt.

Von Interesse ist es nun, jene Einrichtungen näher zu betrachten, welche wesentlich zur Erhöhung der Steifigkeit der Organhülle beitragen.

Meistens erstrecken sich diese Strukturverhältnisse nur auf die Aussenseite des epidermalen Wassergewebes, in manchen Fällen aber auch auf die Innenseite. Wenden wir uns zuerst der Betrachtung der Aussenseite zu.

Die Steifigkeit der Aussenwand wird, wie schon angedeutet, erstens erhöht durch Steigerung ihrer Dicke. Ich gehe nicht darauf ein, die Abstufungen dieser Erscheinung zu verfolgen; als Extrem aber möchte ich hervorheben die Blätter mancher Coniferen (vgl. Thomas, Pringsh. Jahrb. Bd. IV). Bei Pinus silvestris z. B. ist die oberflächliche Schicht bekanntlich aus bastähnlichen Zellen gebildet; unter denselben liegt das Wassergewebe. Die dickwandigen oberflächlichen Zellen können als eine sehr dicke Aussenwand aufgefasst werden.

Analoge Verhältnisse finden sich auch an solchen Organen, bei welchen ein mehrschichtiges Wassergewebe vorhanden ist. Im epidermalen Wassergewebe mancher Piperaceen zeigen die äussersten Zelllagen (oberseits), welche aus kleinen Zellen bestehen, schwach collenchymatischen Charakter. Ausgeprägt mechanischen Charakter vollends besitzen die peripherischen Schichten des Wassergewebes mancher Bromeliaceen (Nidularium splendens, Aechmea fulgens). Diese eben erwähnten mechanischen Zelllagen wirken dem mehrschichtigen Wassergewebe gegenüber ähnlich, wie eine dicke Aussenwand bei einfacher Epidermis.

Die Steifigkeit der äussersten Membran nimmt zweitens zu durch ein auf dieselbe befestigtes (d. h. an sie angewachsenes) Netzwerk von Leisten. Dieser Forderung entspricht die oft zu

beobachtende Ansatzweise der Radialwände der Epidermiszellen an die Aussenwand; sie setzen nämlich vielfach mit breiterer Basis an.

In gleichem Sinne verstärkend, die Steifigkeit aber noch mehr erhöhend wirkt das Weitervorspringen eines aussteifenden Leistennetzes nach innen; hierher gehören Fälle wie die Epidermis des Blattes von Aloë glabra; die Wandverdickung erstreckt sich hier von der starken Aussenwand an auf einen grossen Theil der Radialwand.

Auch hier lässt sich eine analoge Erscheinung bezüglich des mehrschichtigen epidermalen Wassergewebes konstatiren. In den Blättern von Peperomia pereskiaefolia K. ist die äusserste Zellschicht des mächtigen Wassergewebes nicht blos mit sehr dicken Aussenwänden versehen, sondern es erstreckt sich eine starke Verdickung fast bis nach innen auch über die Radialwände. Aehnlich ist die Epidermis der Blattunterseite gebaut.

Die Steifigkeit der oberflächlichen Zelllage wird drittens erhöht durch einen wellenförmigen Verlauf der Steifungsleisten. Denn die Anzahl der Leisten ist bei wellenlinigem Verlauf (auf eine passende Einheit bezogen und bei gleicher Grösse der Zellen) höher als bei geradlinigem Verlauf. Theils sind es die ganzen Radialwände, theils nur ihre äusseren Partieen, welche wellenlinig an der Aussenwand verlaufen.

An dieser Stelle will ich einer von Haberlandt (Assimilationssystem p. 10 f.) angestellten Betrachtung einige Bemerkungen anschliessen. Durch die in Rede stehende „Verzahnung“ der Epidermiszellen wird wirklich die Zugfestigkeit der Epidermis in der Richtung der Fläche erhöht und zwar wird, wie genannter Autor angiebt, eben durch die Wellung die Festigkeit der Verbindung der Epidermiszellen gesteigert.

Gehen wir etwas näher auf die Sache ein.

Trifft es zu, dass die Verwachsungsflächen zweier Epidermiszellen unter einander bei einem senkrecht zu ihnen wirkenden Zug die schwächsten Stellen repräsentiren, dann wird sicher durch eine Vergrösserung der Verwachsungsfläche die Zugfestigkeit in der betreffenden Richtung erhöht.

Wenn aber ein Reissen eben so leicht mitten durch die Aussen-

wände und Innenwände erfolgt, dann ist die Wellung für die Zugfestigkeit ohne Belang. Denn in letzterem Fall, wenn nämlich der die Zellen sozusagen verbindende Kitt (Intercellularsubstanz) eine ebenso feste Verbindung herstellt, wie die Membransubstanz selbst, ist Folgendes zu beachten.

Ein Zug, der in irgend einer Richtung der Fläche auf eine Epidermis mit lauter gewellten Radialwänden wirkt, wird von den flachen Aussen- und Innenwänden aufgenommen. Eine direkte Inanspruchnahme der Radialwände auf Zug könnte erst erfolgen nach ihrer Geradestreckung; letztere könnte mit kleinem Kraftaufwand geschehen, tritt aber schon wegen der geringeren Dehnbarkeit der theilweise cuticularisirten Aussenwand nicht ein.

Ein einfacher Versuch mit der Blattscheide von Secale cereale zeigt nun aber in der That, dass die Wellung der Wände für die Erhöhung der Zugfestigkeit wohl in Betracht kommen kann.

Die in der Längsrichtung der Scheide verlaufenden Radialwände sind gewellt. Ein Zerren in tangentialer Richtung und die Untersuchung der entstandenen Rissstellen ergiebt, dass die Orte der Trennung in der Rege genau den welligen Verwachsungslinien entsprechen; daraus folgt, dass hier die schwächsten Stellen sind und dass eine Vergrösserung der Verwachsungsflächen für diesen Fall vortheilhaft wirkt.

Neben der gegebenen Falls die Steifigkeit und auch die Zugfestigkeit erhöhenden Wirksamkeit ist noch ein dritter Punkt zu berücksichtigen, nämlich die Erhöhung der Strebefestigkeit der einzelnen Epidermiszelle.

Was diese Strebefestigkeit betrifft, so hat man sich angesichts einer welligen Epidermis, bei welcher die Wellung sich auf die ganzen Radialwände erstreckt, zu vergegenwärtigen, dass sich je zwei gegenüber liegende Buchten (Halbcylinder) zu einem Cylinder combiniren; Cylinder aber (auch nur aus Papier gedacht) stellen entschieden strebfeste Constructionen dar. Erstreckt sich die Wellung aber nur auf den äusseren Theil der Radialwände, so kommen durch ähnliche Combination wie vorhin Kegel zur Wirkung, welche mit ihrer Basis nach aussen gerichtet sind.

Es liegt nach dem Vorausgehenden nahe, in dem Umstand, dass sich bei Grasblättern (de Bary, Vergleich. Anatomie p. 33),

Luzula maxima die Wellung der Radialwände nur auf den äusseren Theil derselben erstreckt, eine Concession zu Gunsten des oben erörterten Spiels (Zusammensinken in radialer Richtung etc.) zu erblicken. Diesen Fällen wäre ausserdem vergleichbar die starke Wandverdickung bei Aloë glabra, die ebenfalls eine innere Partie der Radialwände unberührt lässt. Denn sowohl die erhebliche Wanddicke als die Wellung der Radialwände stehen dem Vorgang ihrer Verbiegung natürlich hinderlich im Wege.

Uebrigens sind versteifende Leisten keineswegs einzig und allein durch die Radialwände gegeben; es können vielmehr von der Aussenwand direkt ins Lumen der Epidermiszellen netzförmig anastomosirende Verdickungsfasern vorspringen, wie ich dies z. B. bei den Blättern einer Mahonia beobachtete.

Der wellige Verlauf der Radialwände in der Epidermis findet sich nun auch bei mehrschichtigem Wassergewebe. Im Blatt von Phrynium cylindricum z. B. ist die sehr niedrige äussere Zelllage des zweischichtigen Wassergewebes mit undulirten Radialwänden versehen.

An dieser Stelle mag noch eine Bemerkung Platz finden mit Rücksicht auf die von Haberlandt (Physiol. Leistungen p. 576 des Handbuchs der Botanik von Schenk) erwähnte Thatsache, dass die Wellung bei den Dicotylen vorwiegend auf der Blattunterseite auftritt. Dies mag auch in einigem Zusammenhang damit stehen, dass das oberseitige Wassergewebe einem grösseren Wasserverlust und dem damit innig zusammenhängenden Collabiren mehr ausgesetzt ist als das untere.

Als vierte Modalität von Aussteifungseinrichtungen an der Aussenseite des epidermalen Wassergewebes soll noch angeführt werden die grosse Zahl von Radialwänden, resultirend aus der Kleinheit der oberflächlichen Zellen. Dieses sehen wir an der äussersten Zelllage des „Hypoderms“ bei den Blättern von Peperomia latifolia verwirklicht. —

Werfen wir noch einen Blick auf diejenigen Fälle, in welchen die mechanischen Ausrüstungen des Hautgewebesystems an der Innenseite des epidermalen Wassergewebes liegen.

Als hierher gehörig betrachte ich die Blätter mancher Coniferen; als Beispiele nenne ich die Nadeln von Picea excelsa, dann die

Blätter von Podocarpus salicifolia; diese Organe besitzen bekanntlich zwischen der einschichtigen Epidermis und dem grünen Gewebe eine Schicht mechanischer Zellen. Je kürzer die betreffenden Organe sind, mit um so grösserer Wahrscheinlichkeit lässt sich wohl behaupten, dass die subepidermalen Stereïden zur Erhöhung der Hautsteifigkeit dienen, nicht aber um der Biegungsfestigkeit des Organs willen vorhanden sind.

Ferner erinnere ich an den anatomischen Bau mancher Orchideenblätter. Als Exempel diene Renanthera eximia, auf deren Blattoberseite sich meine Figuren 5 u. 6, Taf. VI beziehen. Während hier die Steifigkeit offenbar nur in der Längsrichtung des Blattes erhöht ist — denn zwischen den längsverlaufenden dickwandigen Fasern liegen dünnwandige Zellreihen des Wassergewebes — hängen bei Podocarpus salicifolia die aussteifenden Elemente auch in der Querrichtung zusammen.

Es obliegt mir noch, dem Titel dieses Kapitels nach seiner anderen Seite hin gerecht zu werden.

Jene Strukturverhältnisse, welche die Steifigkeit der Aussenfläche eines einschichtigen oder mehrschichtigen Wassergewebes bedingen, erscheinen für das Spiel des epidermalen Wassergewebes bei Wasserverlust und Wiederaufnahme von Flüssigkeit nicht ohne Bedeutung.

Eine Folge der Steifigkeit der Aussenwand (beziehungsweise der peripherischen Schichten) ist, dass die Annäherung der Aussenwände beim Zusammensinken in radialer Richtung für grössere Flächen eine gleichmässige wird. Dem Entstehen kleiner Falten oder Runzeln an dieser Aussenfläche ist durch ihre Steifigkeit vorgebeugt, die entstehenden Verbiegungen der Aussenmembranen sind sanfter. Das Entstehen kleiner und steiler Falten an der Aussenfläche könnte möglicherweise eine Zerrung des grünen Gewebes zur Folge haben, indem die Aussenwand an zwei benachbarten Punkten auf die inneren Zellen hier drückt, dort an ihnen mittelst der Radialwände nach aussen zieht.

Die erörterte mechanische Ausrüstung der Aussenmembran (bezw. Aussenschicht) steht also nicht ausser aller Beziehung zu der oben eingehender behandelten Funktion des epidermalen Wasser-

gewebes, indem diese Strukturverhältnisse modifizirend auf die Gestaltsveränderung des Wassergewebes einwirken.

Am Schlusse dieser Abhandlung ist noch die Frage am Platze, warum die Pflanze so allgemein ein Wasserreservoir für ihre grünen Organe an die Oberfläche verlegt und nicht vielmehr ins Innere.

Die Beantwortung dieser Frage steht mit der sich immer mehr sich klärenden Einsicht in die Funktion der Gefässe im innigen Zusammenhang und fällt zusammen mit dem wesentlichen Resultat meiner Untersuchung, welches ich in folgender Weise zusammenfasse.

Der Wasserbedarf im Pflanzenkörper wird durch zwei Gewebesysteme gedeckt.

Das eine durchzieht strangartig das Innere der Stämme, Blätter und Wurzeln, das andere bedeckt mantelartig insbesondere die grünen Organe, deren Wasserbedürfniss mit Rücksicht auf die beiden Vorgänge der Transpiration und Assimilation von besonderer Bedeutung ist.

In den Gefässen und gefässähnlichen Zellen der Leitbündel erblicken wir das im Innern der Pflanzenorgane befindliche Wassergewebe und zwar in Gestalt eines reichverzweigten und anastomosirenden röhrenartigen Systems. Diesem inneren Wassergewebe gegenüber ist die Configuration als Mantel für ein zweites wasserführendes System die rationellste; denn auf diese Weise sind die übrigen Gewebe und Gewebepartien am besten mit Wasser versorgt; dieses zweite System ist das epidermale Wassergewebe.

Die Elemente des epidermalen Wassergewebes sind dünnwandige, lebende Zellen (mit Primordialschlauch); bei Wasserverlust collabiren sie und können dann wieder turgescent werden.

Die Elemente des „trachealen“ Wassergewebes (um es kurz zu bezeichnen) sind todt (ohne Primordialschlauch), immer ohne Turgor; sie sind entweder dickwandig oder mit Aussteifungsvorrichtungen (Ringen, Spiralen etc.) versehen; sie collabiren daher bei Wasserabgabe nicht, sondern lassen verdünnte Luft eintreten.

Im Einklang hiermit steht auch die bekannte Thatsache, dass

untergetauchte Pflanzentheile einerseits durch eine schwache Ausbildung des trachealen, andererseits durch völligen Verzicht auf das epidermale Wassergewebe sich auszeichnen.

Einrichtungen verschiedener Art — Dicke der Aussenwand, Auftreten von Leisten an derselben, Theilnahme der mechanischen Zellen an der Zusammensetzung des Hautgewebes — dienen der Steifigkeit des Hautsystems.

Figuren-Erklärung.

Tafel V.

Fig. 1. Kleines Stück eines Blattquerschnittes einer Bromeliacee (Tillandsia) skizzirt, den schroffen Gegensatz zwischen dem collabirten Wassergewebe und dem nicht collabirten Assimilationsgewebe zeigend. (Länge der Wassergewebezellen nicht genau.)

Fig. 2 und Fig. 3. Skizzen. Fig. 3 giebt die Querschnittsansicht durch ein vertrocknetes Sedum-Blatt; das im Innern befindliche Wassergewebe ist collabirt. Fig. 2 zeigt denselben Querschnitt nach längerer Einwirkung von Wasser; die vorher collabirten Zellen im Innern sind wieder in den turgescenten Zustand zurückgekehrt.

Fig. 4. Peperomia latifolia. Skizze einer Blattquerschnittspartie, welche uns den Habitus des epidermalen Wassergewebes zeigt, wenn dasselbe in Folge von Trockenheit, welcher das Blatt ausgesetzt war, collabirt war und nun bei Wasserzusatz zum Querschnitt sich allmälig wieder ausdehnt. Die dem grünen Gewebe zunächst anliegenden Zellen sind schon wieder ganz gestreckt. Die (schwach collenchymatisch verdickten) äussersten Zellen, welche in der Figur nach links folgen würden, sind nicht collabirt.

Fig. 5. Casuarina equisetifolia. Partie eines Stammquerschnitts mit einer Bastrippe. Letztere ist von dünnwandigen Zellen durchsetzt, welche dem Wasserverkehr zwischen epidermalem Wassergewebe und Assimilationssystem förderlich sind (Kap. V). Vergr. 600.

Tafel VI.

Fig. 1. Ficus elastica. Gefässbündel im Blattquerschnitt. Das epidermale Wassergewebe fliesst mit dem farblosen Gewebe, welches die Gefässbündel begleitet, zusammen. L—L = Leptom; bei m eine schmale Zelle mit milchsaftartigem Inhalt. Vergr. 120. (s. Kap. VI.)

Fig. 2. Eucalyptus globulus. Querschnitt durch einen Blattstrang.

Vom Gefässbündel zur Epidermis führen gleichfalls farblose, hier mit Krystallen oder Krystalldrusen erfüllte Zellen. Vergr. 250.

Fig. 3. Eriophorum latifolium, Halm. Radialer Längsschnitt durch die äusserste Partie einer Bastrippe (b Bastzelle) und durch die Epidermis e. a = Epidermisaussenwand. Zwei Epidermiszellen sind mit kegelförmigen Membranverdickungen versehen. Vergr. 600. (s. Kap. IV.)

Fig. 4. Cyperus alternifolius, Hochblatt. Flächenansicht der oberen Epidermis; die Kegelzellen k zeigend. Vergr. 250.

Fig 5. Renanthera eximia, Blattoberseite in der Flächenansicht von aussen (Vergr. 250) und

Fig. 6, dieselbe im Querschnitt darstellend; p Porus. Vergr. 250. (s. Kap. VII.)

Tafel VII.

Fig. 1. Arbutus Unedo, Theil eines Blattquerschnittes in Wasser; g = gequollene Innenwand der Epidermiszelle; i. l. = innerste Lamelle der Innenwand Das Lumen ist weiss gelassen. Vergr. 600. (s. Ende des III. Kap.)

Fig. 2. Spartium album. Querschnitt durch eine Bastrippe und Umgebung. Ueber der Bastrippe ist das epidermale Wassergewebe verstärkt. Vergr. 250. (s. Kap. IV.)

Fig. 3. Cyperus alternifolius, Hochblattoberseite. Querschnittspartie mit Epidermis sammt Kegelzelle. G.B. = Gefässbündel. Vergr. 600. (Vgl. Taf. VI, Fig. 4.)

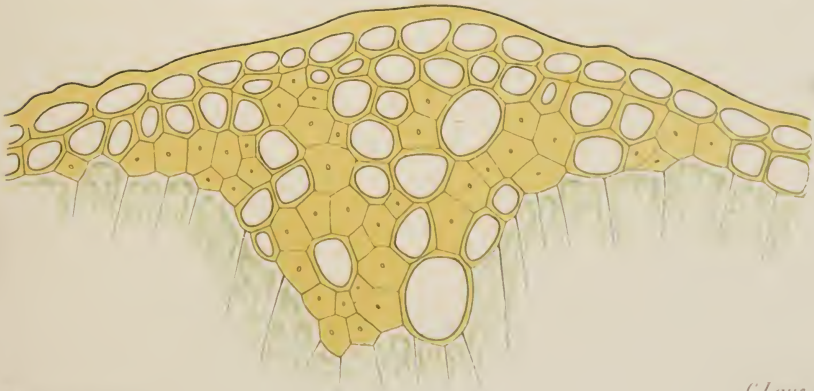
Fig. 4. Carex arenaria, Halm. Bastrippe mit Kegelzelle im Querschnitt darstellend. Vergr. 600.

Fig. 5. Ephedra monostachya, Theil eines Stammquerschnittes, über den Baststrängen grössere Epidermiszellen zeigend. Vergr. c. 120. (s. Kap. IV.)

Fig. 6. Podocarpus salicifolia, Blattoberseite im Querschnitt. Das mechanische Gewebe ist unterbrochen zu Gunsten des Wasserverkehrs zwischen Assimilationssystem und epidermalem Wassergewebe. Vergr. 250. (s. Kap. V.)

Fig. 4.

Fig. 5.



M. Westermaier del. C. Laue lith.

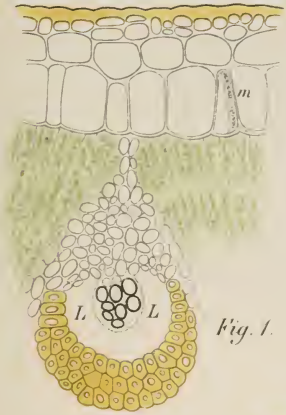


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

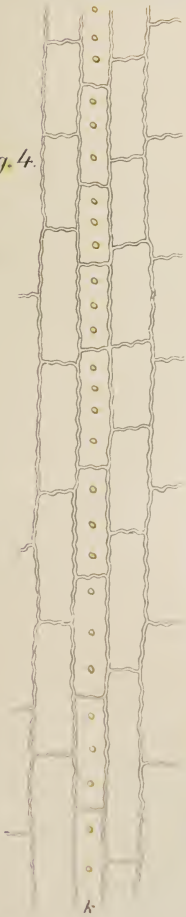
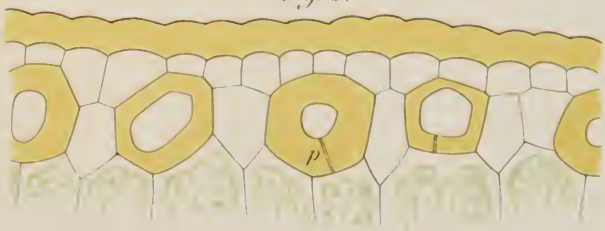


Fig. 4.

Fig. 6.



M. Westermaier del. C. Laue lith.

Fig. 1.

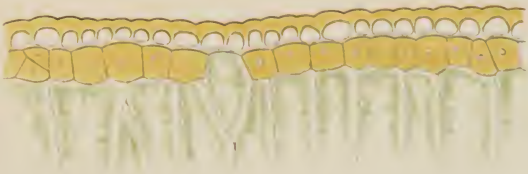
Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.



M. Westermaier del. C. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Westermaier Max

Artikel/Article: Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. 43-81