österreichische BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXV. Jahrgang, Nr. 3/4.

Wien, März-April 1915.

Die Blattanatomie der südafrikanischen Crassula pyramidalis Thunberg¹).

Ein Beitrag zur Anatomie der Xerophyten.

Von Helene Sporer (Wien).

(Mit Tafeln I und II.)

Innerhalb der artenreichen Gattung Crassula ist Crassula pyramidalis Thunberg²) durch auffallende Ähnlichkeit mit einem Seulenkaktus ökologisch interessant. Betrachtet man nämlich die Pflanze im nichtblühenden Zustande, so glaubt man auf den ersten Blick einen vierkantigen Kakteenstamm vor sich zu haben. Bei näherer Betrachtung ergibt sich jedoch, daß der Kakteenhabitus hier auf einem ganz anderen Wege erreicht ist als beim Normaltypus des Kakteenstammes. Während dieser in Anpassung an Trockenheit die Blattspreiten als die gefährlichsten Transpirationsherde reduziert und sich im Stamm ein mehr oder minder reich differenziertes Assimilatiousorgan schafft, ist hier eher das Umgekehrte der Fall. Die grüne Oberfläche der vierkantigen Säule löst sich nämlich in eine große Zahl von Querlamellen auf; es sind die Ränder der Blätter, die den Stamm so dicht umgeben, daß er für die Außenwelt gar nicht in Betracht kommt.

Die vierkantige, längsgefurchte Säulen-, respektive Keulenform entsteht also im Gegensatz zu, den Kakteenstämmen einzig durch entsprechende Anordnung der Blätter. (Vgl. Fig. 2 in Abb. 450, p. 644 in Wettsteins Handb.)

Die in der Regel kaum 10 cm hohe Pflanze zählt nach den Berichten Brunnthalers und der übrigen angeführten Autoren zu den Bewohnern der südafrikanischen Karroo, und zwar der nördlich der Zwarteberge gelegenen großen Karroo. Die von Marloth unter den

Österr. botan. Zeitschrift, 1915, Heft 3/4.

¹) Als Crassula pyramidalis Thunberg zitiert sie Linné f. im Supplem. plant. 1781, p. 189.

²) Abbildungen finden sich bei Brunnthaler (4) Tafel 25, in Curtis Botanical Mag. (6) in Gardeners Chronicle (11) Fig. 101, bei Thunberg (33) Fig. 3 und in Wettsteins Handbuch (38) p. 644, Abb. 450, Fig. 1-3.

charakteristischen Blattsukkulenten der Gouph, des mittleren Teiles der großen Karroo, angeführte Pflanze gleichen Namens scheint mit unserer Pflanze zwar nahe verwandt, aber keineswegs identisch zu sein. (Vergl. Marloth Kapland, Fig. 188, mit den eingangs zitierten Abbildungen!¹)

Die im vorliegenden untersuchte Pflanze brachte J. Brunnthaler aus Matjesfonteine, einem südwestlich von der eigentlichen Gouph gelegenen Gebiet, das nach den Mitteilungen Marloths zeitweilig die geringsten Niederschlagsmengen aufweist. Über ihr Aussehen am natürlichen Standort berichtet Brunnthaler, daß sie in Form und Färbung eine weitgehende Ähnlichkeit mit dem umgebenden Gestein erkennen lasse und nur zur Zeit der Blüte als Pflanze überhaupt auffalle. (Brunnth., Vegtbild., T. 25.)

Abgesehen von der von Marloth beschriebenen Form besitzt die Art keine näheren Verwandten; ihre isolierte Stellung erklärt Brunnthaler daraus, daß die weniger angepaßten verwandten Arten dem Kampf ums Dasein incht gewachsen waren und infolgedessen ausgestorben sind. Daß diese extremen Anpassungen, wie sie unsere Pflanze zeigt, überhaupt möglich waren, sucht Brunnthaler aus den langen Zeiträumen ungestörter Entwicklung, die den Karroopflanzen zur Verfügung standen, verständlich zu machen.

Diese Tatsachen ließen eine Untersuchung der physiologischen Anatomie des Blattes besonders dankenswert erscheinen, zumal ja, wie schon erwähnt, das Blatt gerade das am meisten in Mitleidenschaft gezogene Organ unserer Planze darstellt.

Dies war auch der Grund, der Herrn Hofr. Prof. v. Wettstein veranlaßte, mir die Untersuchung des Objektes zu übertragen.

Die Untersuchung stützt sich sowohl auf Alkoholmaterial, das Herr Brunnthaler am natürlichen Standorte (bei Matjesfonteine) fixierte, als auch auf von ihm lebend mitgebrachtes, im Glashaus des botanischen Gartens kultiviertes Material, das ich lebend und fixiert an Freihaudschnitten studierte.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. v. Wettstein, sowie seinem ehemaligen Assistenten, Herrn Prof. Porsch, für die von ihnen während dieser Arbeit empfangene wertvolle Anregung und Unterstützung wärmstens zu danken.

¹) Gegen die Identität der von Marloth beschriebenen *C. p.* mit *C. p.* Th. sprechen die Verschiedenheit im Gesamthabitus sowie die von M. erwähnten wasserabsorbierenden Haare der Blattbasis, deren Fehlen aus der gedrängten Blattstellung unserer Pflanze vollkommen verständlich erscheint.

I. Allgemein Morphologisches.

(Fig. 1.)

Wie erwähnt, resultiert die Säulenform der Pflanze aus der vierreihigen Anordnung der Blätter. Um den Sproßbau zu verstehen, müssen wir zunächst das einzelne Blatt betrachten, dessen Form mit ersterem in innigem Zusammenhange steht. Wie sehen die Blätter aus, die sich zu diesem einheitlichen Bau fügen?

Die sukkulenten, am Rande ca. 1 mm dicken, gegen die Basis hin an Dicke abnehmenden Blätter sind rautenförmig und sitzen mit breiter Basis dem Stamm direkt auf, wodurch die basalen Seiten stark verkürzt sind. (Fig. 1.) Die Blattfläche ist nicht eben, sondern mehr oder weniger gewölbt, da die Oberseite in der Mediane schwach gekielt ist und die Blattdicke, wie bereits erwähnt, vom Rande gegen das Innere zu abnimmt. Quer- und Längsschnitte werden das später deutlich machen. Ober- und Unterseite gehen in scharfen Kanten in die 1 mm breite Randfläche über. Um diese von den ersteren scharf zu trennen, wollen wir sie als die Außenseite des Blattes bezeichnen. Die Außenseite oder Außenfläche steht nicht normal auf der Blattfläche, sondern sie ist mehr oder weniger gegen die Unterseite geneigt. Der Neigungswinkel hängt von der Stellung, die das Blatt zum Stamm einnimmt, ab und ist begreiflicherweise umso größer, je mehr das Blatt aus der Horizontalen heraus nach aufwärts gerichtet ist. Bilden doch die Außenseiten der Blätter die einheitlich erscheinende Oberfläche der Säule. Wie entsteht nun diese Säule mit ihren Kanten und Furchen?

Die rautenförmigen, scharfkantigen, dickrandigen, oberseits mediangekielten Blätter sitzen mit breiter Basis dem durch Stauung der Internodien stark verkürzten Stamm in dekussierter Stellung so dicht auf. daß sich die übereinanderliegenden Blattpaare Bug auf Bug mit den Flächen, die sich kreuzenden Blattpaare mit den kürzeren Seitenrändern decken. Vollständig frei bleiben dabei nur die Außenseiten der längeren Seitenränder und ihre nächste Umgebung, während der größte Teil des Blattes überdacht wird. Diese Form und Anordnung der Blätter erklärt vollständig die Bildung der Säule, deren Kanten durch die aufeinanderliegenden Blattscheitel und deren Furchen durch die zueinander geneigten, aus den Außenflächen der längeren Blattseiten gebildeten Oberflächen der benachbarten Blattreihen entstehen. Der durch den Gesamthabitus der Pflanze bedingte Unterschied zwischen der freiabstehenden Randzone und der gedeckten Innenzone spricht sich schon im grobmorphologischen Bau des Blattes aus. Der Rand des Blattes ist dicker und intensiver grün als die Innenzone. Besonders deutlich wird dieser Unterschied an infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen

6*

schlecht entwickelten und an welkenden Blättern. An fixiertem Material fällt die tiefbraune Färbung der Randzone gegenüber der bleichen Innenzone auf. In Eisenchlorid verfärbt sich der Blattrand tiefschwarz, was auf Gerbstoffreichtum schließen läßt. (Fig. 1, linke Blatthälfte.)

Auch im Bündelverlauf zeigen sich schon dem freien Auge Unterschiede. Die Randzone ist reich geadert, die Innenzone hingegen nur von wenigen Leitungsbahnen durchzogen. (Fig. 1, rechte Blatthälfte.)

II. Anatomie.

A. Die Randzone.

Die anatomisch-physiologische Erklärung für die intensive Grünfärbung und die bedeutendere Dicke des Randes soll die Betrachtung der einzelnen Gewebe des Blattes geben.

Hautsystem.

(Fig. 2.)

Schon bei starker Lupenvergrößerung erscheint die Randepidermis von der Innenepidermis verschieden. Die mikroskopische Untersuchung ergibt überdies noch Verschiedenheiten innerhalb der Randepidermis der Ober- und Unterseite und der Außenseite oder kurz zwischen der oberen, unteren und Außenepidermis des Randes. (Fig. 2, o, u, a.)

> Die Epidermis der Ober- und Unterseite. (Fig. 2-11, 13, 14.)

Die Randepidermiszellen der Ober- und Unterseite sind nur wenig voneinander verschieden. Von der mehr minder flachen Innenepidermis heben sie sich deutlich ab durch stark papillös vorgewölbte Außenwände (Fig. 13 zeigt diese in der Aufsicht); daß die Wölbung der Papillen auf Quer- und Längsschnitten nicht immer gleich deutlich zu sehen ist, hängt mit nicht medianer Schnittführung zusammen. Die Papillenkegel sind meist exzentrisch gelagert und schräg geneigt, namentlich die der Unterseite. Ihre Basis stimmt in Form und Größe, an Flächenschnitten betrachtet, mit jener der benachbarten Innenepidermis überein. An Querschnitten lassen sich die seitlichen Zellgrenzen meist schwer feststellen, da das Lumen durch die reiche Wellung der Radialwände bei entsprechender Schnittführung oft mehrfach gekammert erscheint, wie aus Fig. 14 ersichtlich. Die stark verdickten Außenwände sind von einer dünnen Kutikula überzogen, die an den Papillenkegeln schraubig verdickt oder gefaltet erscheint.

Das Zentrum der Papillenkegel weist zwei sehr interessante Differenzierungen auf:

Die stark verdickte Außenwand verjüngt sich gegen den Papillenscheitel hin in auffallender Weise. Am besten sieht man dies an median getroffenen Papillenkegeln. Hand in Hand mit dieser Differenzierung geht eine zweite, die man auf Querschnitten schwerer beobachten kann, die sich aber auf Flächenbildern umso deutlicher zeigt. Betrachtet man die Papillen auf Oberflächenschnitten bei ganz hoher Einstellung, so hat man den Eindruck, als sei die Außenwand im Papillenscheitel kreisförmig durchbrochen; häufig beobachtet man auch einen deutlich aufgeworfenen kreisrunden Rand an dieser Stelle. Bei etwas tieferer Einstellung verengt sich der Kreis und man erhält Bilder, wie sie Fig. 3 wiedergibt. Versucht man dieses Bild mit der eben erwähnten Tatsache, daß sich die Membran im Zentrum der Papille verjüngt, in Einklang zu bringen, so kommt man zur Annahme, daß die kreisförmige Durchbrechung (P in Fig. 3) sich auf die Kutikula bezieht und daß der darunterliegende kleinere Kreis (l in Fig. 3) dem in die dünnwandige Scheitelregion vordringenden Lumen entspricht. Daß dem wirklich so ist, zeigte mir ein Oberflächenschnitt der Randzone, der zufällig nur die Kutikula traf, was aus dem Fehlen der radialen Zellgrenzen unzweideutig hervorging. Die isolierte Kutikulazeigte hier in Abständen, welche den Entfernungen der Papillenkegel entsprechen, kreisrunde Löcher mit bröckeligen, aufgeworfenen Rändern bisweilen. Zum einwandfreien Nachweis, daß tatsächlich eine Durchbrechung der Kutikula vorhanden ist, legte ich einen ziemlich dicken Querschnitt in H, SO, und erhitzte wenige Minuten. Bald war vom Blattgewebe nichts mehr übrig als die Kutikula, die sich infolge der Dicke des Schnittes auf die Fläche gelegt hatte und so die kreisförmigen Durchbrechungen deutlich erkennen ließ, und zwar nur in der Randzone, während sie in der Region der Innenzone ein vollständig intaktes Häutchen darstellte. (Fig. 4 zeigt die Perforationen der Randkutikula.)

Weiters war zu entscheiden, ob die Durchbrechungen auf der ganzen Randzone auftreten und wie sie entstehen. Die erste Frage war leicht beantwortet:

Die zentrale Perforation der Kutikula tritt auf der ganzen Randzone auf, und zwar mit größerer Regelmäßigkeit auf der Außen- und Unterseite, unregelmäßig und in geringerer Zahl auf der Oberseite, hier meist nur in nächster Nähe der Außenseite.

Die zweite Frage ist schwieriger zu beantworten. Die von mir beobachteten Entwicklungsstadien legen die Vermutung nahe, daß es sich um eine Sprengung der unregelmäßig verdickten Kutikula handelt. Ähnliche Bildungsstadien wie Fig. 5 konnte ich öfter beobachten. Wie schon hervorgehoben, zeigen Querschnitte nur selten die kutikularen Perforationen, was sich aus der Zartheit der Kutikula und aus der Lokalisierung der Perforation leicht erklärt. Nur selten gelang es mir, diese so deutlich im Längsschnitt der Zelle zu sehen wie sie Fig. 6 und 14 zeigen.

Hier wären noch die mannigfachen, oft recht merkwürdigen Bilder zu erwähnen, die man beim Anschnitt der Papillen erhält. (Fig. 7—11.) Bei bestimmter Schnittführung macht der stark lichtbrechende Protoplast bisweilen den Eindruck, als sei er linsenförmig der Membran eingelagert (Fig. 7 u. 9) und erinnert so lebhaft an die Kiesellinsen von Campanula persicifolia u. a. — namentlich an frischem Material. Bei Eintritt der Plasmolyse verschwinden diese Bilder.

Die Wand der Papillen ist deutlich mehrfach geschichtet und speichert begierig Farbstoffe wie Methylen- und Thioninblau Auch das Plasma nimmt intensive Färbung an, namentlich der gegen den Papillenscheitel vordringende stark lichtbrechende Teil.

Der Zellkern ist auffallend groß und der Außenwand genähert. Bei Zusatz einer wässerigen Methylenblaulösung tritt er besonders deutlich hervor.

Im Zellsaft tritt häufig Gerbstoff auf, besonders in der Epidermis des Originalmaterials. Man findet ihn entweder im ganzen Lumen gleichmäßig verteilt oder in mehreren Vakuolen. Häufig dringt er bis in die Membran vor. In Begleitung des Gerbstoffes läßt sich immer Zucker nachweisen. Auffallend ist die in Fehlingscher Lösung erfolgende reichliche Abscheidung der bekaunten rotbraunen Körnchen von Kupferoxydul in der Membran der Papillen. Offenbar besteht zwischen der Bildung des Zuckers und des in der Membran gespeicherten Gerbstoffes irgendeine physiologische Wechselbeziehung.

Die Epidermis der Außenseite. (Fig. 12, 13, 15, 24.)

Als derjenige Teil des Blattes, der den Außenfaktoren am meisten ausgesetzt ist, zeigt die Außenseite die weitestgehenden Xerophytenanpassungen. Die Papillen sind viel näher aneinandergerückt, ihre Wände sehr stark verdickt, vor allem die Außenwand, die gewöhnlich die Hälfte der ganzen Zelle einnimmt und ihr Lumen sehr verengt. Ein Vergleich eines Flächenbildes der Unterseite (Fig. 13) mit Fig. 12, einem durch die Papillenbasis geführten Tangentialschnitt der Außenseite macht die Größenunterschiede der Papillenbasen deutlich; dieselben werden auch auf Querschnitten deutlich (Fig. 24). Radial- und Innenwände der Außenpapillen sind unregelmäßig verdickt und von unregelmäßigen Tüpfelkanälen durchzogen (Fig. 24).

Wie bereits an früherer Stelle hervorgehoben, ist die zarte Kutikula im Zentrum des Papillenkegels kreisförmig perforiert. Von der Fläche gesehen, liefert die Außenwand mit den kutikularen Perforationen ähnliche Bilder, wie wir sie bereits kennen gelernt haben (Fig. 3). Es fragt sich nur, was bedeutet der kleinere der konzentrischen Kreise hier? Von einer zentralen Membranverjüngung ist gewöhnlich nichts zu sehen, im Gegenteil, der Papillenkegel scheint oft ganz aus Membran zu bestehen; auch ein Vordringen des Protoplasten gegen den Papillenscheitel, wie dies bei den Randpapillen der Ober- und Unterseite so deutlich war, läßt sich gewöhnlich nicht beobachten. Dagegen findet man häufig aut Flächen- und Querschnitten der Außenmembran rundliche oder längliche Einschlüsse eingelagert und durch starke Lichtbrechung vom Zelllumen deutlich verschieden. Die Prüfung zahlreicher Schnitte auf diese merkwürdigen Einschlüsse hin ergab folgende Lösung, die zugleich zur Beantwortung der früher aufgeworfenen Frage führte. Das durch die mächtige Außenwand verengte Lumen dringt in unregelmäßiger Verzweigung nach allen Richtungen hin zwischen die unregelmäßigen Verdickungen der Membran ein, so daß es im Querschnitt die verschiedenartigsten Bilder liefert (Fig. 17 und 24). Bisweilen erscheint es sternförmig verästelt, an anderen Stellen wieder kann man neben einem größeren Hauptlumen mehrere abgetrennte kleinere Lumina beobachten, kurz es entstehen die mannigfachsten durch die Schnittführung bedingten Bilder des räumlich reichverzweigten Zellumens. An medianen Schnitten durch den Papillenscheitel läßt sich immer folgendes beobachten. Im Zentrum des Kegels findet sich regelmäßig einer jener früher erwähnten länglichrunden Einschlüsse von starker Lichtbrechung. Und nicht selten ist sein Zusammenhang mit dem Hauptlumen deutlich zu sehen; in der Regel ist dieser fadenförmig oder oft auch nur angedeutet durch die Ausstrahlungsrichtung des verzweigten Protoplasten und die Lage des Membraneinschlusses (Fig. 15). Ob der Zusammenhaug in den Fällen, in denen er nicht sichtbar ist, tatsächlich nicht mehr vorhanden ist, oder bloß infolge der Schnittführung nicht deutlich wird, läßt sich nicht entscheiden. Jedenfalls aber bildet den Ausgang dieser Bildung das Zellplasma und es ist wahrscheinlicher anzunehmen, daß ihre Kommunikation mit dem Hauptlumen dauernd erhalten bleibt. In ähnlicher Weise wie nach dem Zentrum zweigen auch nach anderen Richtungen diese ruudlichen Plasmakörper ab, die sich durch starke Lichtbrechung und intensive Farbstoffspeicherung als schleimartige Substanzen zu erkennen geben; sie zeigen auch nicht die körnige Struktur des Hauptprotoplasten. Im Zusammenhang mit dem früher Gesagten können wir annehmen, daß die letzten Auszweigungen des Protoplasten in diese schleimartig modifizierten Protoplasten übergehen, deren physiologische Bedeutung offenbar

in der Auflockerung der stark xerophytischen Außen- und Radialwände liegt. In den zentralen Plasmafortsätzen, die hier meist in Form von länglichrunden Membraneinschlüssen auftreten, erblicken wir ein Gegenstück zu den gegen den Papillenscheitel vordringenden Protoplasten der oberen und unteren Randepidermis. Jetzt erkärt sich auch das früher erwähnte Flächenbild; der kleinere Kreis entspricht hier wie dort dem im Zentrum nach außen vordringenden Lumen.

Im Hauptlumen findet sich wie in der gesamten Randepidermis häufig Gerbstoff und Zucker.

Das weniger xerophytisch gebaute Glashausmaterial zeigt in der Randepidermis der Außenseite auffallende Unterschiede gegenüber dem Originalmaterial. Die Wände sind weniger stark verdickt, das Lumen der Außenpapillen größer, der Gerbstoffgehalt weit geringer.

Durchlüftungssystem.

(Fig. 13, 16.)

Von den großen, stark gewellten Epidermiszellen heben sich die kleinen Spaltöffnungen mit ihren drei geradwandigen Nebenzellen scharf ab (Fig. 13). Gewöhnlich sind sie zwischen die Randpapillen versenkt. In der flachen Innenepidermis findet man sie meist nur auf der Unterseite und auch da nur in geringer Zahl, während sie in der Randzone auch oberseits sehr zahlreich sind.

Charakteristisch sind für die Schließzellen: ihre Kleinheit, die stark verdickten Außenwände, wohlentwickelte äußere Vorhofleisten und das vollständige Fehlen innerer Vorhofleisten. Die dünnen Rückenwände grenzen an plasmareiche, bisweilen gerbstofführende, dünnwandige Nebenzellen. Diese sind größer und überragen die Schließzellen, mit denen sie in einer Ebene liegen, nach innen zu um ein Drittel an Höhe (Fig. 16). Dadurch wird die geräumige Atemhöhle vor ihrer Mündung nach außen eingeengt.

Assimilationssystem.

(Fig. 17, 18.)

Der ökologisch bedingte Unterschied der beiden Blattregionen spricht sich besonders klar in der Ausbildung des Assimilationsgewebes aus. Für die schon grobmorphologisch auffallende intensive Grünfärbung des Randes geben Quer- und Längsschnitte die anatomisch-physiologische Erklärung. Das Mesophyll der Randzone ist im Gegensatz zu dem der Innenzone vollständig isolateral gebaut (vergl. Fig. 17 und 18). Es besteht aus kleinen, dünnwandigen, isodiametrischen, chlorophyllreichen Zellen, welche kleine Interzellularräume zwischen einander freilassen. Ihre Membran ist wie das ganze Blattgewebe stark quellbar und erscheint häufig von kleinen runden Tüpfeln durchsetzt. Mit Chlorzinkjod gibt sie nach längerem Einwirken des Reagens Violettfärbung, mit Jodtinktur Gelbfärbung. Form und Aneinanderreihung der Randmesophyllzellen begünstigen ihre Funktion als Assimilationszellen, wozu sie auch durch ihre Lage prädestiniert erscheinen. Für gesteigerte Assimilationsenergie spricht ferner die Kleinheit und die große Zahl der Chloroplasten. Auffallend ist der hohe Zuckergehalt der Randzone und der fast vollständige Stärkemangel im Gegensatz zur Innenzone. In Chlorzinkjod gelegte Querschnitte verfärben sich in der Innenzone tiefblau bis schwarz, während das Randmesophyll kaum Spuren von Stärke zeigt. Die zum Nachweis von Zucker wiederholt vorgenommene Fehlingsche und Senftsche Probe bestätigte immer den weit größeren Zuckerreichtum der Randzone. In kalter Fehlingscher Lösung tritt in der Raudzone schon nach kurzer Zeit die Kupferoxydulausscheidung auf, während sie in der Innenzone erst nach längerem Liegen der Schnitte im Reagenz, oft sogar erst nach dem Erhitzen sichtbar wurde. Im Senftschen Reagens blieb die Osazonbildung lange aus, auch in der Randzone. Erst nach vierzehn Tagen, als das Blattgewebe schon stark zersetzt war, zeigten die in der Flüssigkeit erhitzten Schnitte die gelbbraunen, dichtstrahligen Sphärite, und zwar gewöhnlich an der Außenwand der Randepidermis oder noch häufiger außerhalb des Blattgewebes in der umgebenden Flüssigkeit. Die immer rasch wirksame Fehlingsche Probe ergab die meisten Niederschlagsmengen in der Regel in der Region des Assimilationsgewebes, die an ein weitmaschiges, am lebenden Objekt meist farbloses, am fixierten gelbbraun gefärbtes Gewebe grenzt, das sich in der Mediane des Randes ausbreitet, der Innenzone hingegen vollständig fehlt (vergl. wie oben Fig. 17 und 18). Von diesem Gewebe soll im Kapitel Gerbstoffhehälter ausführlicher die Rede sein.

Sekretions- und Exkretionssystem.

Die Hydathoden. (Fig. 12, 20-24.)

Scheinbar im Widerspruch zu dem strengen Xerophytencharakter des Randes stehen die an der Außenseite desselben auftretenden Hydathoden. Sie finden sich nur hier, und zwar liegen sie in einer medianen Furche, unregelmäßig orientiert, eine geschlossene Reihe bildend, geschützt durch die die Nebenzellen überragenden, stark xerophytischen Außenwände der benachbarten Epidermiszellen (Fig. 19 und 23).

Von der Fläche gesehen erhält man von den zu Wasserspalten modifizierten Spaltöffnungen folgende Bilder: Bei ganz hoher Einstellung auf die Oberfläche erscheint nur eine enge Spalte, die von den vorgewölbten Papillenkegeln der die Nebenzellen verdrängenden Nachbarepidermiszellen gebildet wird. Erst bei tieferer Einstellung zeigen sich zunächst die von einer zur Hydathodenspalte quergerunzelten Kutikula überzogenen Außenwände der Schließzellen, dann diese selber, umgeben von den drei dünnwandigen Nebenzellen (Fig. 21). An die Schließzellen grenzt dann unmittelbar ein farbloses, kleinzelliges Epithemgewebe, das ringsum eingeschlossen ist von einem Kranze größerer, an fixierten Blättern gelbbraun gefärbter Zellen, die den Eindruck einer Bündelscheide machen, und die bei noch tieferer Schnittführung wirklich Tracheidenbündel umschließen. Fig. 22 zeigt den innigen Anschluß des Epithems an die Wasserspalte mit dem umgebenden Kranz gerbstoffhältiger Zellen. Die etwas höher gelegenen Nebenzellen sind im Schnitt nicht mehr getroffen.

Vollständige Klarheit über den Bau der Hydathoden geben Längsschnitte durch den Hydathodenkomplex, wie sie auf Quer- und Längsschnitten durch das Blatt zu sehen sind (Fig. 19 und 24). An den großen, bis auf die stark verdickten, stark kutinisierten Außenwände dünnwandigen Wasserspaltenzellen fällt vor allem das Fehlen der bei den Spaltöffnungen wohlentwickelten äußerenVorhofleisten auf (Fig. 20 und 23).

Von phylogenetischem Interesse dürfte das an Glashausmaterial gelegentlich beobachtete Vorhandensein der äußeren Vorhofleisten sein. Es bildet dieser Fall ein interessantes Seitenstück zu den adäquaten Fällen gelegentlicher atavistischer Ausprägung der Hinterhofleiste bei Gymnospermen etc., welche Porsch beschrieben hat (26, p. 162, 169). Die oben stark zusammengedrückten, mit den Schließzellen ziemlich gleichhohen Nebenzellen der Hydathoden sind wie jene plasmareich und führen deutliche Kerne. Chlorophyll und Stärke fehlt den Nebenzellen, ihr Lumen speichert häufig Gerbstoff. Unmittelbar anschließend an die Wasserspalte erscheint das von De Bary als Epithem bezeichnete kleinzellige, großkernige, farblose, plasmareiche Parenchym, das sich vom Assimilationsgewebe, von dem es durch große, meist langgestreckte, häufig gelbbraun gefärbte Zellen getrennt ist, scharf abhebt. Das hier auftretende Epithem unterscheidet sich von den typischen, interzellularreichen Epithemen dadurch, daß die meist isodiametrischen Zellen fast lückenlos aneinanderschließen. Auch die sonst gewöhnlich entwickelte Atemhöhle fehlt vollständig. In das Epithem münden, und zwar zentralverlaufend, die letzten Endigungen der Leitbündel (Fig. 24). Der Übergang der spiralig verdickten Tracheiden in netzförmig ausgesteifte polygonale Zellen und schließlich in die plasmareichen, dünnwandigen Epithemzellen läßt sich oft deutlich verfolgen (Fig. 24). Bisweilen umgeben die dem Epithem deltaförmig zustrebenden Tracheiden dasselbe von allen Seiten bis hinauf zur Epidermis.

Epithem und Tracheiden sind ringsum eingehüllt von einem großzelligen dichten Gewebemantel, von dessen häufig gelbbraun gefärbten, langgestreckten Zellen bereits die Rede war. Er reicht, wie Fig. 19 und 24 zeigen, bis unter die Epidermis. Im folgenden soll er näher betrachtet werden.

Die Gerbstoffbehälter. (Fig. 24-28)

Schon öfter war von dem auf die Randzone beschränkten Gerbstoff kurz die Rede. Wir haben ihn in der Epidermis angetroffen, wo er sich in sonst durch nichts von den übrigen abweichenden Papillen häufig findet, und zwar sowohl im Lumen wie in der Membran. Wir sind ihm aber auch im Mesophyll begegnet und hier in eigens modifizierten Zellen und in bestimmter Lagerung. Schneidet man ein fixiertes Blatt in der Spitzenregion normal zur Achse, so bekommt man ein Bild, wie es Fig. 25 in großen Zügen wiedergibt. Die Mittellinie des Querschnittes von einem Schnittende bis zum anderen ist von großen, gelb- bis braungefärbten Zellen erfüllt. Ein medianer Längsschnitt durch das Blatt (Fig. 26) zeigt diese Zellen in ihrem Längsverlaufe. Ungefähr im ersten Viertel von der Blattspitze an hören sie auf. In tiefer geführten Querschnitten trifft man sie nur in den beiden Flanken, niemals in der Mitte des Schnittes an.

Die Zellen dieses für die Randzone so charakteristischen Gewebes sind von dem benachbarten Assimilationsgewebe durch Größe, Form und Inhalt wesentlich verschieden (Fig. 24). Sie sind im Durchschnitt 2- bis 3 mal so breit und 3- bis 8 mal so lang wie die angrenzenden Assimilationszellen, erreichen aber oft das 5-6 fache des Durchmessers und das 8-10 fache der Länge dieser und darüber. Bei kreisrundem oder elliptischem Querschnitt und länglichrundem bis mehr minder rechteckigem Längsschnitt haben sie die Form von Schläuchen. Mit Eisenchlorid färbt sich ihr in der lebenden Zelle meist farbloser, in der fixierten Zelle dagegen gelbbrauner Inhalt intensiv schwarzbraun bis tiefschwarz, mit Kaliumbichromat rotgelb. Legt man einen frischen Schnitt in Methylenblau, so verfärben sich die Schläuche intensiv blau. Wir haben es also mit Gerbstoffschläuchen zu tun.

Ihre Membran ist wie die der Assimilationszellen dünn, stark quellbar und häufig deutlich getüpfelt. Kutinisierung ist nicht vorhanden, wie ihre vollständige Auflösung in H_2 SO₄ bewies.

Der Zellinhalt besteht meist nur aus einer großen Flüssigkeitsvakuole und einem, der Wand anliegenden Protoplasten, der an einer Stelle stark aufgequollen und stärker lichtbrechend ist, so daß man den Eindruck eines Zellkernes hat (Fig. 27 und 28). Der einwandfreie Nachweis der Kernsubstanz ist mir leider nicht gelungen. Von den der Kernfärbung sich entgegenstellenden Schwierigkeiten an frischen Schnitten sei hier bloß auf den häufig öligen und stark lichtbrechenden Zellinhalt verwiesen. An fixiertem Material sieht man oft größere oder kleinere ölige Tropfen in der gelbbraunen Flüssigkeit suspendiert oder noch häufiger dem plasmatischen Wandbelag dicht anlagernd (Fig. 27 und 28). Der Inhalt der in Alkohol fixierten Gerbstoffzelle erscheint sehr häufig fest und brüchig.

Der chemische Nachweis des aus der Lichtbrechung zu erschließenden fetten Öles gelang mir leider nicht, da Osmiumsäure schon infolge des vorhandenen Gerbstoffes intensive Schwarzfärbung herbeiführt, und mit Alkannatinktur auch in der farblosen lebenden Zelle keine Rotfärbung auftrat.

Der Gerbstoff findet sich übereinstimmend mit den an zahlreichen Crassulaceen gemachten Beobachtungen Wagners (35, p. 43) im Zellsaft gelöst, und zwar in solchen Mengen, daß die Eisenchloridreaktion meist Schwarzfärbung ergibt. Nur an dem gerbstoffärmeren Glashausmaterial kann man bei Eintritt der Reaktion oft deutliche Blautärbung erkennen. Erwähnt sei noch das vollständige Fehlen von Stärke und Chlorophyll und der große Zuckerreichtum der Gerbstoffzellen, der die bekannte Korrelation zwischen Gerbstoff und Zucker vollauf bestätigt.

Über das Wesen des Gerbstoffes, der nach Czapek einen Sammelbegriff bezeichnet, und seine Bedeutung für die Pflanze verweise ich auf die ausführliche Darstellung Czapeks (6, II. p. 587—591) und die kurze übersichtliche Zusammenfassung der Gerbstoffrage von Porsch (26, p. 13, 14).

Ich möchte nur diejenige Funktion herausgreifen, der mir die Form und Lagerung der hier auftretenden Gerbstoffzellen besonders angepaßt erscheint. Die Lokalisierung der Gerbstoffschläuche zwischen Assimilationsgewebe und Wassergewebe sowie ihre Beschränkung auf die Randzone legen den Gedanken nahe, daß sie an der Stoff- und Wasserleitung stark beteiligt sind. Ihre hohe Konzentration wie die Durchlässigkeit der Wände lassen es nicht unmöglich erscheinen, daß sie Wasser reichlich an sich ziehen, um es an das benachbarte Assimilationsgewebe abzugeben gegen Eintausch der Assimilate, für deren rasche Ableitung sie verantwortlich erscheinen. Dafür spricht auch die auffallend starke Kupferoxydulabscheidung an der Grenze von Gerbstoffschläuchen und Assimilationszellen im Fehlingschen Reagens. Es hat oft den Anschein, als seien die rotbraunen Körnchen der Gerbstoffzellenmembran auf- und eingelagert. Wie bereits hervorgehoben, ist der Bündelverlauf in der Randzone ungleich reicher als in der Innenzone (Fig. 1). Es sind meist Tracheidenstränge, die in reicher Verästelung in die Epitheme der Hydathoden einmünden oder sich zwischen den Gerbstoffschläuchen verlieren. Gewöhnlich endigen sie in Speichertracheiden.

Auffallend ist ihre geringe Verholzung. Trotz oft und oft vorgenommener Reaktionen an frischen und fixierten Blattquerschnitten aus den verschiedensten Blattregionen gelang es nur selten einen deutlichen Verholzungsnachweis zu erbringen. Deutliche Holzreaktion ergaben überhaupt nur die Hauptbündel und auch diese nur nach sehr langem Einwirken des Reagens oder nach dem Erhitzen. Als Holzreagentien verwendete ich vornehmlich Phloroglucin + H Cl und Thallinsulfat.

Die geringe Verholzung der Tracheiden, deren Endigungen häufig ganz deutliche Zellulosereaktion zeigen, dürfte einiges Licht auf die Verholzungsfrage überhaupt werfen. Sie erscheint bei unserem Objekt verständlich in Anbetracht der allgemeinen Reduktion der Leitungsbahnen und der Tatsache, daß das ganze Blattgewebe eigentlich ein Wasserspeicher ist, was eine lokale Einschränkung der Wasserbahnen entbehrlich macht.

B. Die Innenzone.

(Fig. 1, 18, 29-33)

Ihrer geschützten Lage und eingeschränkten Funktion entsprechend zeigt die Innenzone wenig von den extremen Anpassungen und reichen Differenzierungen der frei assimilierenden und transpirierenden Randzone. Am meisten ist der Xerophytencharakter noch in der Epidermis gewahrt, wenngleich in weit geringerem Maße ausgeprägt als dort. Der Innenepidermis fehlen vor allem die Papillen mit ihren reichen Differenzierungen, sie besteht aus mehr oder minder flachen, tafelförmigen Zellen mit ± vorgewölbten, stark verdickten Außen- und Innenwänden und dünneren, stark gefalteten Radialwänden. Die Epidermiszellen der Oberseite unterscheiden sich von jenen der Unterseite durch bedeutendere Größe und stärker verdickte Wände (Fig. 18, 29, 30). Die Radialwände der der Randzone benachbarten oberen Epidermiszellen sind unregelmäßig verdickt und von zahlreichen unregelmäßigen Tüpfelkanälen durchsetzt, so daß die Zellen, von der Fläche gesehen, perlschnurartig konturiert erscheinen (Fig. 29). Die schon in der Raudzone besprochene, durch die reiche Faltung der Radialwände hervorgerufene Kammerung des Lumens tritt namentlich an der Unterseite deutlich auf. Vgl. Fig. 32

und Fig. 31, welche die getüpfelte Radialwand einer oberen Epidermiszelle tangential getroffen zeigt.

Gegen die Blattbasis zu nehmen obere und untere Epidermiszellen annähernd gleiche Größe und Gestalt an, ihre Wände sind stark verdickt und mehr gestreckt; von einer radialen Faltung ist gewöhnlich hier nicht zu sprechen.

Spaltöffnungen führt die Innenepidermis fast nur unterseits und auch da nur wenige, die sich aber in ihrem Bau von denen der Randzone in nichts unterscheiden.

Das Assimilationsgewebe fehlt begreiflicherweise der Innenzone in typischer Ausbildung. Das 5-7 Zellschichten starke Innenmesophyll zeigt eine Differenzierung, die an Palissadengewebe und Schwammparenchym erinnert: 1-2 subepidermale Zellenreihen der Oberseite heben sich deutlich ab von den darunterliegenden Zellen, die den Randmesophyllzellen ähnlich sehen, nur daß sie größer, chlorophyllärmer und lockerer gefügt sind und größere, stärkereiche Chloroplasten führen (Fig. 18). Die subepidermalen Zellen hingegen sind polygonal, normal zur Oberfläche des Blattes gestreckt, stark sklerenchymatisch, dementsprechend reich getüpfelt und schließen lückenlos aneinander (Fig. 18). Ihre unregelmäßig verdickten Wände geben nach längerem Einwirken von Chlorzinkjod Zellulosereaktion. Wie die übrigen Zellen des Innenmesophylls führen auch sie wenige große stärkereiche Chloroplasten. Charakteristisch ist für sie die Häufung von oxalsauerem Kalk, der sich in Form von großen Einzelkristallen oder Ansätzen zu Drusenbildungen in ihrem Lumen reichlich findet. Bekanntlich ist das Auftreten oxalsauren Kalkes bei Xerophyten eine häufige Erscheinung und findet seine Erklärung in der Abhängigkeit des Kohlensäureumsatzes von der Transpirationsgröße.

Haberlandt (12, p. ...) bringt die Abscheidung von großen Einzelkristallen — abgesehen von der spezifischen Plasmakonstitution mit verringerter Stoffwechselenergie in Zusammenhang. Möller (22, p. 433) erklärt sie als eine Folge verlangsamter osmotischer Vorgänge in sklerenchymatischen Zellen. Beides mag hier zutreffen. Jedenfalls ist es verständlich, daß sich die Pflanze ein Depot ausgeschiedener Stoffe an einer Stelle anlegt, wo sie dem Stoffwechselverkehr am wenigsten im Wege stehen. Dies macht auch das vollständige Fehlen der oxalsauren Kalkkristalle in der Raudzone ökologisch begreiflich.

Bezüglich der Funktion des Palissadengewebes führen alle seine Merkmale zu dem Schluß, daß wir hier ein ehemaliges Assimilationsgewebe vor uns haben, das in Anpassung an veränderte Außenbedingungen zum Wassergewebe geworden ist. Das ganze Mesophyll der Innenzone trägt, obgleich es auch selbständig assimiliert, mehr den Charakter eines Speichergewebes. Im Einklang mit dieser Auffassung steht sein Stärkereichtum und der geringe Zuckergehalt. Die große Quellbarkeit und die reiche Tüpfelung der Wände begünstigen die Leitung der flüssigen Assimilate nach den Zellen, wo sie in Reservesubstanzen, vornehmlich Stärke, verwandelt und deponiert werden.

Durch die Basalregion geführte Querschnitte lassen keinen Unterschied zwischen Rand- und Innenzone erkennen. Das wenige Zellreihen umfassende Mesophyll besteht hier durchwegs aus großen dickwandigen, polygonalen, stärkereichen Zellen.

Der Gerbstoff fehlt der Innenzone.

Das Leitungssystem der Innenzone ist stark reduziert. Außer einem schwachentwickelten zentralen Bündel treten noch 2 kleinere in der Außenhälfte der Basis in das Blatt ein (Fig. 1, rechte Blatthälfte). Parallel zum Hauptnerv verlaufend, geben sie wie dieser nur wenige Seitenbahnen im Innern des Blattes ab. Der Leptomanteil der Bündel tritt zurück gegenüber dem Hadromteil, der vornehmlich aus spiralig verdickten Tracheiden besteht, die in der Randzone meist in netzförmig ausgesteifte Speichertracheiden endigen und durch geringe Verholzung ausgezeichnet sind.

III. Zusammenhang zwischen Bau und Funktion.

Der im vorliegenden geschilderte anatomische Bau des Blattes läßt in den meisten Abweichungen vom Normaltypus sofort den Xerophytencharakter extremster Art erkennen. Aber einige und gerade die interessantesten Differenzierungen der ökologisch am besten angepaßten Randzone und vornehmlich der Außenseite scheinen auf den ersten Blick der strengen Xerophytenanpassung geradezu zu widersprechen, es sind vor allem die Hydathoden und die schleimige Auflockerung der xerophytischen Außenwand der Randpapillen sowie die kutikulare Perforation der Papillenscheitel. Wie sind diese Differenzierungen im Einklang mit den Standortsverhältnissen zu deuten? Um daraufzukommen, wollen wir zunächst den ökologisch bedingten Gesamtbau des Blattes physiologischanatomisch betrachten.

Was zunächst die merkwürdige Verteilung des Assimilationsgewebes betrifft, so erscheint sie als die notwendige Folge der Art, wie die Pflanze xerophytisch angepaßt ist. Durch die dichte reihenweise Anordnung der Blätter wird nur einem schmalen Streifen der Blattfläche ungehinderter Lichtzutritt ermöglicht, es kann also nur in der freiabstehenden Randzone die Assimilation mit voller Kraft einsetzen. Im Einklang hiemit steht auch die große Zahl der Spaltöffnungen in der

Randzone, deren Aufgabe es ist, den für die Assimilation so notwendigen Gasaustausch zu besorgen und zu regulieren. Im Zusammenhang mit assimilatorischen Vorgängen dürfte ferner die Häufung der Gerbstoffschläuche und ihre Beschränkung auf die Randzone zu erklären sein. Schwieriger zu verstehen sind die Modifikationen der Randepidermis. Zunächst die Papillenform der Zellen. Daß sie als Lichtperzeptoren im Sinne Haberlandts dem darunterliegenden Assimilationsgewebe dienlich sein könnten oder in der der Innenzone genäherten, beschatteten Region auch als Stahlsche Strahlenfänger in Betracht kommen könnten, erscheint nach ihrem Bau und der Lichtfülle des natürlichen Standortes unwahrscheinlich. Ihre spezifischen Differenzierungen sprechen jedenfalls für eine andere Hauptfunktion; sie erscheinen in erster Linie als Wasserspeicher. Daraufhin deuten die schleimigen Protoplasten und der Gerbstoffreichtum der Papillen sowie ihre deutlich geschichteten, stark quellbaren Wände. Die dünne Kutikula und ihre zentrale Perforation spricht in Berücksichtigung des Gesamtbaues und der extremen Standortsverhältnisse für Wasserabsorption aus der Atmosphäre. Die kurz andauernden reichlichen Niederschläge erfordern eine rasche und reichliche Wasserversorgung der Pflanze für die darauffolgende Zeit der Dürre. Das jeder Xerophytenpflanze eigene Bedürfnis, sich auf jede nur mögliche Art ausgiebige Wasserzufuhr zu verschaffen, wird bei unserer Pflanze noch gesteigert durch die wasserabgebenden Hydathoden. Wie sind nun diese selber zu erklären bei einer so extremen Xerophytenpflanze? Gerade der Xerophytenbau, der sich vornehmlich auch in der Reduktion des Leitungssystems zeigt, nötigt die Pflanze zur Ausbildung dieser Organe. Denn die hiedurch verringerte Transpirationsgröße bedeutet eine Gefährdung des Nahrungsstromes. Dieser vorzubeugen, erscheint die Aufgabe der Epithemhydathoden, deren Bau anderseits einer zuweit gehenden Hebung des Bodenwassers entgegenarbeitet. somit ernährungsphysiologisch bedingt. Sie sind Aber so nützlich sie der Pflanze auch sind, schließen sie doch zugleich die oben angedeutete Gefahr allzu großer Wasserverluste in sich. Und von diesem Gesichtspunkte aus sind die wasserabsorbierenden Differenzierungen der Randpapillen um so verständlicher. Für die Wasserabsorption aus der Atmosphäre käme außer dem Regenwasser vor allem Morgen- und Abendtau in Betracht. Für die Notwendigkeit einer raschen und reichlichen Wasserzufuhr spricht weiters auch die kurze Zeit der reichen Blüten- und Fruchtbildung. Das Ergebnis der Betrachtung läßt sich also kurz dahin zusammenfassen: Der gesamte grobmorphologische und anatomische Bau des Blattes zeigt weitestgehende Xerophytenanpassung. Diese fordert als notwendiges Gegengewicht für den verringerten Transpirationsstrom die Ausbildung der wasserhebenden Hydathoden, die

ihrerseits wieder im Dienste der Wasserversorgung Organe zur Wasseraufnahme bedingen, wie sie in den Differenzierungen der Randepidermis gegeben sind.

Für den Gerbstoff der Randepidermis könnte außer der Beziehung zur Wasserspeicherung und Wasserabsorption als Nebenfunktion vielleicht noch der Schutz gegen Tierfraß in Betracht kommen, zumal zur Zeit des Austreibens, in der die Steinähnlichkeit der wegen ihrer Sukkulenz von der Tierwelt jedenfalls begehrten Pflanze verloren geht.

Die endgiltige Lösung der hier aufgeworfenen Fragen muß experimenteller Prüfung vorbehalten bleiben. Für die Experimentalphysiologie bietet das Blatt von *Crassula pyramidalis* ein dankbares Objekt.

Zusammenfassung.

Crassula pyramidalis Thunberg erreicht in extremer Xerophytenanpassung durch dichte Anordnung der stengellosen Blätter den Habitus eines vierkantigen Säulenkaktus. Der durch die Blattstellung bedingte Unterschied zwischen der — bleicheren — Innenzone und der — intensiver grünen — Randzone findet sich auch deutlich im physiologisch anatomischen Bau des Blattes:

1. Die freie assimilierende Randzone vereinigt mit strenger Xerophytenanpassung alle für den Lebensunterhalt der Pflanze notwendigen Differenzierungen. Im Gegensatz zur funktionsärmeren Innenzone besitzt sie:

a) Papillen an der ganzen Oberfläche;

b) Spaltöffnungen in großer Zahl auf Ober- und Unterseite;

c) Epithemhydathoden an der Außenseite;

d) große Gerbstoffmengen in der Epidermis und in den Gerbstoffschläuchen des Mesophylls;

e) ein typisches Assimilationsgewebe;

f) zahlreiche, reichverzweigte Leitungsbahnen.

2. Die gedeckte Innenzone zeigt flache Epidermiszellen, wenige Spaltöffnungen an der Unterseite, fast gar keine auf der Oberseite. Das Mesophyll trägt mehr den Charakter eines Speichergewebes. Die wenigen Leitbündel sind nur spärlich verzweigt.

3. Vollständig auf die Randzone beschränkt erscheinen also: die Papillen, der Gerbstoff, die Hydathoden und das typische Assimilationsgewebe.

4. Die gesamte Blattepidermis ist charakterisiert durch stark verdickte Außen- und Innenwände, reichgefaltete Radialwände und eine verhältnismäßig dünne Kutikula.

Österr. botan. Zeitschrift, 1915, Heft 3/4.

97

5. Die Epidermiszellen der Oberseite sind größer und zeigen stärkere Wandverdickungen bei geringerer Radialfaltung.

6. Die Randpapillen der Ober- und Unterseite sind ausgezeichnet durch:

a) eine zentrale Perforation der Kutikula, und zwar regelmäßig auf der Unterseite, häufig auch auf der Oberseite, zumal in der der Außenseite genäherten Region;

b) zentrale Verjüngung der Außenwand und gegen den Scheitel vordringende schleimige Protoplasten.

7. Die stark xerophytisch gebauten Epidermiszellen der Außenseite besitzen:

a) eine dünne, im Zentrum kreisförmig perforierte Kutikula;

b) ein sehr verengtes, reichverzweigtes Lumen;

c) schleimige Plasmaeinlagerungen in der stark xerophytischen Außenwand, namentlich im Zentrum des Papillenkegels.

8. Die Differenzierungen der Randpapillen sprechen für Wasserabsorption und erscheinen auch in diesem Sinne begründet in Anbetracht der Standortsverhältnisse und des gesamten Blattbaues, insbesondere der Hydathoden.

9. Der Xerophytenbau, der sich auch in der Reduktion des Leitungssystems ausspricht, bedingt eine Herabsetzung des Transpirationsund Nahrungsstromes. Letzterem vorzubeugen erscheint Aufgabe der Epithemhydathoden, die sich durch das Fehlen von Epitheminterzellularen vom Normaltypus unterscheiden.

10. Das durch die Dichte und Kleinheit der chlorophyll- und zuckerreichen, hingegen stärkearmen Zellen charakterisierte Randmesophyll ist vollständig isolateral gebaut.

11. Das größerzellige, chlorophyllärmere, stärkereiche, locker gefügte Innenmesophyll, als dessen Hauptfunktion die Speicherung der Assimilate erscheint, zeigt eine gewisse Dorsiventralität, die an Palissadengewebe und Schwammparenchym erinnert.

12. Die palissadenartig gestreckten, durch Häufung von oxalsaurem Kalk ausgezeichneten subepidermalen Zellen der Oberseite tragen den Charakter eines durch ökologische Veränderungen in ein Wassergewebe umgewandelten ehemaligen Assimilationsgewebes.

13. Das vollständige Fehlen des oxalsauren Kalkes in der assimilierenden Randzone läßt sich aus Gründen des Stoffwechsels erklären.

14. Ebenso scheint die Beschränkung des Gerbstoffes auf die Randzone mit der Assimilation in Zusammenhang zu stehen. Die Lokalisierung der Gerbstoffschläuche zwischen Hydathodenkomplex und Assimilationsgewebe legen die Vermutung nahe, daß sie an der Stoffund Wasserleitung stark beteiligt sind.

15. Dafür spricht auch ihre hohe Konzentration und die Tüpfelung der dünnen, stark quellbaren Zellulosemembran.

16. Eine Nebenfunktion des Gerbstoffes dürfte der Schutz gegen Tierfraß sein, zumal im Blütestadium, wo die Pflanze ihrer Steinähnlichkeit verlustig wird.

17. Das stark reduzierte, vornehmlich aus Tracheiden bestehende Leitungssystem zeigt kaum Spuren einer Verholzung, was hier um so verständlicher erscheint, als das ganze Blattgewebe ein Wasserspeicher ist.

Figurenerklärung (Tafel I und II).

Fig. 1. Blattfläche: linke Hälfte zeigt die Verteilung des Gerbstoffes,

rechte " " " der Gefäßbündel.

Fig. 2. Querschnitt durch die Spitzenregion (Randzone)

a = Epidermis der Außenseite,

o = , Oberseite, u = , Unterseite.

u = , Unterseite. Fig. 3. Papillenkegel der Ober- und Unterseite des Blattes bei hoher Einstel-

lung von oben gesehen.

P = Perforation der Kutikula,

l = Lumen.

Fig. 4. Kutikula eines in H₂ SO₄ aufgelösten Schnittes.

P = Perforationen in der Randzone.

Fig. 5. Zentrale und periphere Sprünge in der ungleichmäßig verdickten Kutikula des Papillenscheitels,

Fig. 6. Kutikulare Perforation im Längsschnitt der Papille sichtbar.

Fig. 7-11. Anschnitte von Randpapillen der Ober- und Unterseite.

Fig. 12. Tangentialschnitt von der Mediane der Außenseite der Randzone: Wasserspalte, angrenzend die Basen der Außenpapillen.

Fig. 13. Oberflächenschnitt von der Unterseite der Randzone: Spaltöffnung mit umgebenden Papillen.

P =Kutikulare Perforation,

K = Papillenkegel,

1, 2, 3 = Nebenzellen.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Papille der Oberseite.

c = die im Zentrum perforierte Kutikula,

Kammerung des Lumens!

Fig. 15. Längsschnitt durch die Randpapillen der Außenseite.

l = das reichverzweigte Lumen,

P = kutikulare Perforation,

E = schleimige Membraneinlagerungen von Protoplasten ausgehend.

Fig. 16. Spaltöffnung im Querschnitt.

Fig. 17. Randzone auf einem Querschnitt durch den mittleren Teil des Blattes.

Fig. 18. Innenzone desselben Querschnittes wie Fig. 17.

Fig. 19. Querschnitt durch die Randzone mit Wasserspalte, angrenzendem Epithem und umgebenden Gerbstoffbehältern.

Fig. 20. Hydathode im Querschnitt:

Ep =Epithem, G =Gerbstoffbehälter.

Fig. 21. Wasserspalte in der Aufsicht — Kutikula der Außenwände zeigt starke Querrunzeln.

Fig. 22. Wasserspalte im Querschnitt, stark vergrößert:

c =Kutikula,

N = Nebenzellen, |

- l = Lumen der benachbarten Epidermispapillen,
- S =Scheitel " " "

Fig. 23. Wasserspalte mit Epithem und Gerbstoffbehältern von der Fläche gesehen. (Die etwas höher liegenden Nebenzellen sind auf dem Schnitte nicht mehr getroffen. Vgl. Fig. 19 und 20!)

Fig. 24. Querschnitt durch die Randzone == Längsschnitt durch den Hydathodenkomplex: Epithem mit angrenzenden Tracheiden.

Fig. 25. Übersichtsbild der Gerbstoffverteilung — Querschnitt durch die Spitzenregion.

Fig. 26. Übersichtsbild der Gerbstoffverteilung — Längsschnitt durch die Spitzenregion.

Fig. 27. Gerbstoffschlauch im Längsschnitt, Anschluß des Assimilationsgewebes und der Tracheiden.

Fig. 28. Gerbstoffschlauch im Querschnitt.

Fig. 29. Flächenansicht der Innenepidermis der Oberseite.

Fig. 30. " " " Unterseite.

Fig. 31. Querschnitt durch die Innenepidermis der Oberseite.

r =Radialwand,

t = Tüpfel.

Fig. 32. Querschnitt durch die Innenepidermis der Unterseite.

Literaturverzeichnis.

1. Benecke W., Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Zeitg. 1892, p. 527.

2. Bokorny Th., Zur Kenntnis des Cytoplasmas. Berichte d. deutsch. bot. G., Bd. VIII, p. 101.

3. Brenner W., Fettpflanzen, Flora 1900.

4. Brunnthaler J., Vegetationsbilder aus Südafrika. Karsten & Schenk 1911, Heft 4 und 5, 9. Reihe, T. 25.

5. Curtis, Botanical Magazine. Vol. LV, T. 7665.

6. Czapek F., Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.

7. De Bary A., Vergleichende Anatomie.

8. De Candolle, Prodromus Systematis nat. 1828, p. 388, 58, p. III.

9. Engler A., Epidermoidale Schlauchzellen. Botan. Centralbl. 1871, p. 886.

10. Freundlich H. F., Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Pringsh. Jahrb. f. w. B., Bd. XLVI, 1909, p. 137.

11. Gardeners Chronicle. Vol. XXIII, New. Ser. 1885, p. 545, Fig. 101.



Sporer H ssill pyramidalis.



Durr Leta Dalachr 1915



and the second s





Österr botan Zeitschr. 1915.

Autor deL

medr. Sperl

DE LANDAN DE THE MENTEND OF DE LENNE Haberlandt G., a) Physiologische Pflanzenanatomie.
Aufl., Leipzig
1909. — b) Über wassersezernierende und absorbierende Organe. Sitzgsber. d. k. Akad.
Wissenschft. Wien, mathem.-natw. Kl., Bd. CIII, Abt. I, 1894.

13. Heinricher E., Über einige im Laube der Pflanzen trockener Standorte auftretende Erscheinungen. Botan. Centralbl. 1885, Bd. XXII.

14. Karsten & Schenk 1911, Heft 4 und 5, 9. Reihe, T. 25: Brunnthaler, Vegetationsbilder aus Südafrika.

15. Klemm P., Über die Aggregationsvorgänge in Crassulaceenzellen. Ber. d. deutsch. bot. G. 1892, X, p. 237.

16. Kny L., Über Krystallbildung beim Kalkoxalat. Ber. d. deutsch. bot. G. 1887, V, p. 8.

17. Koch Ludw, Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen. Heidelberg 1879.

18. Kohl F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

19. Lange Th., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden. Flora 1891, Bd. 74, p. 393.

20. Linné f., Supplem. plant. 1781, p. 189.

21. Marloth R., Kapland. Jena 1908, p. 226, 27.

22. Möller J., Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882, p. 433.

23. Nathanson A., Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Pringsh. Jahrb. f. w. B., XXXII, 1898, p. 671.

24. Nestler A., Untersuchung über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Sitzgsber. d. Wr. Akad., Bd. CV, Abt. I, Juli 1896.

25. Pfeffer W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig 1897-1904.

26. Porsch O., a) Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzel von *Philodendron* Selloum. Ergebnisse der bot. Expedit. d. k. Akad. nach Sūdbrasilien 1901, I. Bd.: Anthophyta, herausgegeb. v. Wettstein. Denkschriften d. Wr. Akad. d. W., mathem.natw. Kl., Bd. LXXIX, 1911. — b) Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

27. Schellenberg H., Beiträge zur Kenntnis der verholzten Membranen. Pringsh. Jahrb. f. w. B., XXIX, 1896, p. 237 ff.

28. Sonntag B., Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände. Ber. d. deutsch. bot. G., XIX, 1901, p. 138.

29. Stahl E., Regenfall und Blattgestalt. Leyden 1893. — Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

30. Sorauer P., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit. Bot. Zeitg. 78, 1. u. 2. H.

31. Straßburger E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

32. Thouvenin M., Recherches sur la structure des Saxifragacées. Ann. sc. nat., 7e sér., Botanique, T. XII, p. 1-174. — Ref. Beiheft V, Bot. C. 1891, p. 350-352.

33. Thunberg, Nova acta nat. cur., vol. VI, p. 336, T. Vb, Fig. 3.

34. Volkens G., Über die Wasserausscheidung in liquider Form an Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. d. königl. bot. Ges. zu Berlin 1883, II, p. 166.

35. Wagner E., Vorkommen und Verbreitung des Gerbstoffes bei Crassulaceen. Göttingen 1887.

36. Warburg O., Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes. Ber. d. deutsch. bot. G. 1893, XI, p. 425.

37. Westermaier M., Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebsystems. Pringsh. Jahrb. f. w. B., XIV, p. 43.

38. Wettstein R. v., Handbuch für systematische Botanik. II. Aufl., 1910.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant</u> Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 065

Autor(en)/Author(s): Sporer Helene

Artikel/Article: <u>Die Blattanatomie der südafrikanischen Crassula</u> pyramidalis Thunberg. 81-101