

Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Agave-Blattes

von

J. v. Wiesner, w. M. k. Akad., und H. Baar.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien.
Nr. 67 der zweiten Folge.

(Mit 10 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 18. Juni 1914.)

Allgemeines.

Die Gattung *Agave* hat in neuester Zeit, insbesondere dank den umfassenden, von W. Trelease¹ ausgeführten Untersuchungen nach systematischer Richtung eine große Förderung erfahren. Vor beiläufig zwei Dezennien zählte man zu dieser Gattung etwa 50 Species. Nunmehr ist die Artenzahl sehr angewachsen und der Index Kewensis zählt bereits 190 Species auf.

Je größer die Zahl der zu vergleichenden Formen ist, desto mehr muß sich das Bestreben kundgeben, den Vergleich immer mehr und mehr zu spezialisieren. Es darf deshalb wohl als ein Fortschritt angesehen werden, daß man bei der systematischen Charakteristik von Arten, Gattungen, Familien etc. auch in die anatomischen Verhältnisse der Vegetationsorgane eingeht. Dieses erfreuliche Bestreben kam aber bei der Gattung *Agave* bisher kaum noch zur Geltung.

¹ W. Trelease, *Agave macrocarpa* and allied *Euagaves*. Annual Report of the Missouri Botanical Garden, 1907. Derselbe, *Agave rigida* — *Furcraea rigida* — *Agave angustifolia*. Annual Report of the Missouri Botanical Garden, 1908. Derselbe, *Variation in the Agaveae*. Mit 7 Tafeln und 11 Textfiguren, Wiesner-Festschrift, 1908. Derselbe, *The Mexican fibre known as Zapupe*, in *Transact. of the Acad. of Sciences of St. Louis*, 1909.

Wenn aber nach dieser Richtung ein kleiner Anfang gemacht wurde, so ging die betreffende Arbeit nicht von den Systematikern aus. Der Impuls kam von einer anderen Seite, nämlich von der Rohstofflehre des Pflanzenreiches. Indem man nämlich im Gebiete dieser Disziplin die technisch verwendeten *Agave*-Fasern histologisch charakterisierte, wurde der erste Grund zu einer Anatomie des *Agave*-Blattes gelegt. Es geschah dies durch einen von uns beiden,¹ welcher zuerst den Versuch machte, das Blatt einer *Agave* genauer anatomisch zu beschreiben. Er wählte hierzu die bekannteste Art aller Agaven, die *Agave americana*, welche bei uns so häufig als Topfpflanze unter dem Namen der hundertjährigen Aloë kultiviert wird und die im Süden Europas so häufig im kultivierten und verwilderten Zustande zu sehen ist. Später hat E. Drabble² in einer kleinen Arbeit die anatomischen Verhältnisse des technisch ausgenützten Blattes der *A. rigida* geschildert. Auch einige gelegentliche Bemerkungen über den Bau der *Agave*-Fasern wurden geäußert.

Auf diese spärliche Ausbeute an anatomischen Tatsachen wird weiter unten noch einzugehen sein. Bei dem Studium der technischen *Agave*-Fasern unterlief ein grober Irrtum, der erst in jüngster Zeit beseitigt wurde. Man hat nämlich die aus dem wärmeren Amerika, insbesondere aus Mexiko nach Europa gebrachten *Agave*-Fasern von *A. americana* abgeleitet, wozu schon der Name der Pflanze verführte, und der Umstand, daß gerade diese *Agave* mehr als jede andere Species dieser Gattung uns fortwährend vor Augen war.

Auch zahlreiche Literaturangaben verleiteten zu dieser irrigen Annahme. So lange man nicht tiefer in die Anatomie der Gefäßbündel des *Agave*-Blattes eingedrungen war, konnte sich die falsche Ableitung erhalten, denn ein genauer Vergleich eines Gefäßbündels aus dem Blatte von *A. americana* mit einer technisch verwendeten Faser hätte bald sehr beträchtliche Unterschiede zutage gefördert. Wie wir heute

¹ Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig, Engelmann, 2. Aufl., Bd. II, p. 376 ff., Fig. 93, 94, 95, 96.

² E. Drabble, Anatomie of leaf of *Agave rigida*. Quart. Journ. Liverpool Univers., II (1907), p. 141 bis 143.

wissen, stammt keine der im Welthandel unter dem Namen Pite, Henequen, Sisal etc. vorkommenden Fasern von *A. americana* ab und wenn auch aus den Blättern dieser Pflanze z. B. in Spanien oder in Sizilien¹ eine Faser dargestellt wird, welche für Fischernetze etc. verwendet wird, so hat eine solche Faser keine Bedeutung als Handelsartikel. Auch alle anderen Angaben über die Verwendung der Fasern dieser Pflanze haben sich als unrichtig herausgestellt, so z. B. über die Faser, welche den Beschreibstoff der durch Alex. v. Humboldt so bekannt gewordenen Maya-Codices (altmexikanische Bilderhandschriften) bildeten, bezüglich welcher durch mikroskopische Untersuchung sichergestellt wurde, daß diese Faser, von welcher man zunächst annahm, daß sie von Agaven herrührt und welche nach späteren Angaben von *A. americana* hergeleitet wurde, aus der Rinde einer *Ficus*-Art bereitet wurde.²

Die irrige Meinung, daß so ziemlich alle *Agave*-Fasern des Handels von *A. americana* herrühren, war Veranlassung, daß man die Stranggewebe des Blattes gerade dieser Pflanze genau untersuchte und die so gewonnenen mikroskopischen Kennzeichen den käuflichen *Agave*-Fasern zuschrieb. Diese fehlerhafte Auslegung, welche in der technischen Rohstofflehre unterlief, hatte aber für die wissenschaftliche Bearbeitung der anatomischen Verhältnisse des *Agave*-Blattes keinen Nachteil: man lernte eben den anatomischen Bau des Blattes jener *Agave* kennen, welche, wenn wir so sagen dürfen, die populärste und jedenfalls die bekannteste ist, und damit war doch ein Anfang in einer wissenschaftlich gewiß berechtigten Sache gemacht.

Die eingehenden Untersuchungen, welche Prof. Lyster Dewey (Washington) über die systematische Stellung jener Agaven machte, welche anfänglich in Mexiko, später in anderen tropischen und subtropischen Vegetationsgebieten (Java, Philippinen, Indien, Deutsch-Ostafrika etc.) in großem

¹ Die in Spanien für lokalen Bedarf aus *A. americana* dargestellte Faser führt dort den Namen Pite. Die in Sizilien dargestellte Faser heißt daselbst Zambara.

² R. Schwede, Über die Papiere der Maya-Codices, Dresden, Bertling, 1912.

Maßstabe gebaut und zur Fasergewinnung verwendet werden, haben die Frage über die botanische Provenienz der faserliefernden Agaven geklärt. Es wurde von ihm nicht nur nachgewiesen, daß die amerikanischen *Agave*-Fasern des Handels nicht von *A. americana* herzuleiten sind, sondern er hat auch gezeigt, welche *Agave*-Species heute in den warmen Ländern am häufigsten als Faserpflanze gebaut werden. Es sind dies *A. fourcroydes* Lémaire in Mexiko, *A. sisalana* Perrine (Bahamas, Deutsch-Ostafrika) und *A. cantala* Roxb. (Indien, Java¹). Die Unterscheidung dieser Arten erfolgte aber durch Dewey auf dem gewöhnlichen Wege der systematischen Bestimmung. Eine mikroskopische Charakterisierung der von den genannten Species herrührenden Fasern und noch weniger eine anatomische Charakteristik der Blätter dieser Agaven ist von Dewey nicht unternommen worden.

Nach Feststellung der *Agave*-Arten, welche die so wichtig gewordenen *Agave*-Fasern des Handels liefern, trat neuerlich

¹ In einem an Wiesner gerichteten Briefe (Washington, 14. Jänner 1914) hat Herr Prof. Lyster Dewey nicht nur die drei eben genannten *Agave*-Species als die wichtigsten Faseragaven bezeichnet, sondern teilte auch eine Liste anderer *Agave*-Arten mit, deren Fasern nach seiner Bestimmung ebenfalls, wenn auch nicht in dem Maße wie *A. fourcroydes*, *sisalana* und *cantala*, sogenannte Hartfasern insbesondere für den amerikanischen Markt liefern.

Mit Erlauben des Herrn Prof. Lyster Dewey darf ich diese Liste bekanntgeben.

| Name der <i>Agave</i> -Species: | Name der Faser: | Produktionsgebiet: |
|-------------------------------------|-----------------|-----------------------|
| <i>Agave tequilana</i> Weber | Tequila | Jalisco (Mexiko) |
| » <i>Zapupe</i> Trelease | Zapupe Fina | Vera Cruz, Tamanlipas |
| » <i>Lespinassei</i> Trelease | Zapupe Fuerta | Vera Cruz |
| » <i>Funkeana</i> Koch et Bouché | Jaumave Ixtle | Tamanlipas |
| » <i>Lecheguilla</i> Torr. | Tula ixtle | Mexiko |
| » <i>falcata</i> Engelm. | Guapilla | Coahuila |
| » <i>striata</i> Zucc. | Espadin | San Louis Potosi |
| » <i>cocui</i> Trelease | Dispopo | Venezuela |
| » <i>deweyana</i> Trelease | Zapupe larga | Vera Cruz. |

Herr Prof. Dewey hatte die Güte, mir auch die Fasern der genannten *Agave*-Arten zu senden, wodurch wir in die Lage kamen, einige nicht unwichtige Daten unserer Abhandlung beifügen zu können. (Wiesner.)

die Aufgabe an die Rohstofflehre des Pflanzenreiches heran, die histologischen Kennzeichen der Fasern der drei genannten Species festzustellen und damit war von dieser Seite wieder ein Impuls gegeben, die Anatomie des Blattes der Agaven zu fördern.

Wiesner hat es in der soeben im Erscheinen begriffenen dritten Auflage seiner »Rohstoffe des Pflanzenreiches« unternommen, die technisch verwendeten *Agave*-Fasern einer erneuten Bearbeitung zu unterziehen.

Die Verfasser gingen aber in der vorliegenden Arbeit über die durch die Rohstofflehre gezogenen Grenzen hinaus, indem sie den Bau der Stranggewebe (einfache Bastbündel und Gefäßbündel) nicht nur, insoweit als es für die Unterscheidung der Fasern erforderlich ist, studierten, sondern auch die topographischen Verhältnisse der Stranggewebe, also deren Anordnung im ganzen Blatte der Untersuchung unterwarfen. Aber auch der Bau des Mesophylls wurde festgestellt, desgleichen der Bau des Hautgewebes, obgleich die Kenntnis dieses letzteren Gewebes für die Faserunterscheidung ganz bedeutungslos ist.¹

Wenn wir auch versuchten, die *Agave*-Blätter in toto zu studieren, so bleibt unsere Arbeit doch insofern ein Bruchstück, als wir nur auf wenige *Agave*-Arten Rücksicht nahmen, nämlich auf jene, welche für die Fasergewinnung am wichtigsten sind.

¹ Es wurde dies durch besondere Beobachtungen festgestellt. Die Oberhaut faserliefernder Organe spielt bei der mikroskopischen Unterscheidung der Fasern als sogenanntes »Leitelement« oft eine hervorragende Rolle, wie Wiesner (Technische Mikroskopie, 1867) zuerst nachwies. Diese »Leitelemente« gehören nicht der Faser an, aber sie sind so konstante Begleiter der Fasern, daß man ihre stets charakteristische Gestalt heranziehen kann, um nahe verwandte Fasern voneinander zu unterscheiden. So kann man an den die Strohfasern begleitenden Oberhautelementen erkennen, ob z. B. die im Papier auftretende Strohfasern vom Weizen-, Gerste-, Roggen-, Maisstroh herrührt oder auf Espartostroh oder Reisstroh zurückzuführen ist. Bei der Untersuchung einer großen Zahl von *Agave*-Fasern stellte es sich heraus, daß diese Fasern nicht von Oberhautelementen begleitet werden, so daß von diesen bei den *Agave*-Fasern als »Leitelementen« nicht die Rede sein kann.

Wir beschreiben im Nachfolgenden die anatomischen Verhältnisse der Blätter von *A. sisalana*, *A. cantala*¹ und *fourcroydes*; aber auch *A. americana* wurde aus mehrfachen Gründen einer neuerlichen Untersuchung unterzogen, nicht nur weil diese *Agave* so leicht zugänglich ist, sondern weil so oft die Frage auftaucht, ob eine vorliegende Faser von dieser Species abstammt. Daß solche Fragen tatsächlich auftauchen, möge der schon angeführten Tatsache entnommen werden, daß man es in neuester Zeit für notwendig erachtete, die alten Maya-Codices neuerlich mikroskopisch zu untersuchen, um die Frage zu entscheiden, ob das Papier dieser Schriftstücke wirklich aus der Faser von *A. americana* erzeugt wurde.

Ob wir es in den vier genannten Formen, deren Blattanatomie hier vorgeführt werden soll, mit sogenannten guten Species oder mit Kulturformen dieser Agaven zu tun haben, soll hier nicht näher untersucht werden. Es würde zur Entscheidung dieser Frage zu beachten sein, ob wir es in diesen angeblichen Species nicht mit erst in der Kultur entstandenen Formen zu tun haben, welche sich nicht mehr auf eine wildwachsende Stammform zurückführen lassen, eine Erwägung, die wohl für die meisten alten Kulturpflanzen zu Recht besteht. Daß wir es in zweien der vier zu behandelnden sogenannten Species tatsächlich mit Kulturpflanzen zu tun haben, welche ihren spezifischen Charakter erst unter dem Einflusse neuer klimatischer und vielleicht auch edaphischer Verhältnisse ausgebildet haben, soll gleich auseinandergesetzt werden. Es handelt sich dabei um die beiden Species *A. americana* und *A. cantala*.

Es ist bekannt, daß die jetzt im Süden Europas so häufig kultivierte und verwildert vorkommende *A. americana* im Jahre 1561 aus Amerika nach Europa gebracht und nicht lange darauf von Clusius beschrieben wurde. Später hat sie Linné genauer beschrieben, und zwar selbstverständlich an

¹ So hat Roxburgh diese Species mit Bezug auf das Sanskritwort Kantala, mit welchem die Eingeborenen diese Pflanze bezeichnen, genannt. Durch einen Druckfehler in Roxburgh's Flora indica entstand der heute so häufig anzutreffende Speciesname *cantula*. Im Index Kewensis ist richtig *A. cantala* angegeben.

der Hand kultivierter Exemplare. Die oft aufgeworfene Frage nach der wildwachsenden Stammpflanze dieser Species ist nicht gelöst worden. Tatsache ist, daß es nicht gelungen ist, eine wildwachsende südamerikanische *Agave* aufzufinden, welche als Stammpflanze der *A. americana* gelten könnte. Die herrschende Ansicht geht wohl dahin, daß *A. americana* das Schicksal zahlloser anderer Kulturpflanzen teile, unter den Bedingungen der Kultur sich soweit verändert zu haben, daß sich die wildwachsende Stammpflanze nicht mehr feststellen läßt.¹

Ein Ähnliches gilt auch für die seit langer Zeit in Indien kultivierte *A. cantala*. Roxburgh hielt wenigstens anfänglich diese Species für eine der Flora Ostindiens ursprünglich angehörige Species, und zwar ließ er sich durch ihren Sanskritnamen irreleiten. Es ist aber nachgewiesen, daß in Indien mehrere durch Stacheln oder Dornen ausgezeichnete Pflanzen mit dem Namen Kantala bezeichnet werden.² Und die *A. cantala* ist eine von jenen Agaven, deren Blätter nicht nur mit einem langen Enddorn versehen sind, sondern auch an den Rändern zahlreiche Stacheln tragen. Aber es ist heute völlig sichergestellt, daß alle Agaven amerikanischen Ur-

¹ Da sich in der Literatur über die derzeitige Verbreitung und über die mutmaßliche Heimat der *A. americana* mancherlei widersprechende Angaben finden, habe ich mich um Auskunft hierüber an Prof. Trelease gewendet, welcher mir (Urbana, Illin., 21. Mai 1914) folgendes mitteilte, was ich nachfolgend in deutscher Übersetzung wiedergebe: »Meine Meinung über *A. americana* ist die, daß sie jene Form ist, die rund um das Mittelmeer naturalisiert ist, die in den Glashäusern der gemäßigten Zone vielleicht häufigste *Agave* ist, die am Kap der guten Hoffnung in Hecken gezogen wird und in einem großen Teile des tropischen Amerika als Hecken- oder Hauspflanze vorkommt. Wo sie aber zu Hause ist, weiß ich nicht. Mir will es scheinen, daß die ersten Spanier, welche das wärmere Amerika betraten, eine Species nach Europa gebracht haben, die sie in Hecken kultiviert gefunden haben, nicht aber eine der spontanen Species.« (Wiesner.)

Daß *A. americana* nunmehr auch in Ostindien kultiviert und verwildert vorkommt, ist der Note 1 auf p. 686 zu entnehmen.

² Nach gefälliger Mitteilung des Herrn Prof. L. v. Schroeder, der mich auch dahin belehrte, daß das Wort Kantala mit dem Sanskritwort Kanta, welches Dorn bezeichnet, zusammenhängt. (Wiesner.)

sprungs sind, was auch für *A. cantala* später festgestellt wurde. Diese Pflanze kam ebenso wie *A. americana*, welche als Gartenpflanze und verwildert auch in Ostindien nicht selten zu finden ist, aus dem wärmeren Amerika nach Ostindien.¹

Es ist mehrfach versucht worden, die wildwachsende Stammpflanze der *A. cantala* ausfindig zu machen. Es ist nicht geglückt. Unter anderem wollte man sie von *A. americana* ableiten.² Abgesehen davon, daß man die Stammpflanze dieser Species vergebens gesucht hat, bietet ein Vergleich der anatomischen Verhältnisse der Blätter von *A. americana* und *A. cantala* so große Differenzen, daß diese Aufstellung unannehmbar erscheint.

Das Material zu den beabsichtigten anatomischen Studien war nicht leicht zu beschaffen. *A. americana* stand allerdings leicht und reichlich zur Verfügung. *A. sisalana* und *A. cantala* erhielten wir aus dem Wiener und Hamburger botanischen Garten. Durch gütige Vermittlung des Herrn Hofrates v. Wettstein kamen wir in Besitz von großen, kräftigen, in den Dimensionen mit normalen Pflanzen vollkommen übereinstimmenden Exemplaren von *A. cantala* und *A. sisalana* aus den Gärten von La Mortola (Italien).

Außerdem bekamen wir aus dem Botanischen Garten in Hamburg von Herrn Prof. Dr. Voigt Blätter von einer Reihe anderer *Agave*-Arten. Leider gelang es nicht, verlässliches Material von *A. fourcroydes* zu erhalten. Wir mußten uns begnügen, die von Prof. Lyster Dewey einem von uns gesandten Fasern dieser Pflanze zu unserem Studium zu benutzen.

I. Übersicht über den anatomischen Bau des Agave-Blattes.

Wiesner³ gab in der zweiten Auflage seiner »Rohstoffe« bereits eine Übersicht über den anatomischen Bau des Blattes von *A. americana*. Die späteren, mit anderen Agaven an-

¹ G. Watt, *Commerc. Products of India*, London 1908, p. 33.

² *Botan. Jahresber.*, 1907, III, p. 656.

³ *Rohstoffe*, 2. Aufl., Bd. II, p. 376.

gestellten Studien bestätigten die früheren, auf *A. americana* bezugnehmenden Angaben.

Das Blatt von *Agave* wird von einer spaltöffnungsführenden Epidermis umschlossen. Das parenchymatische Grundgewebe des Blattes gliedert sich in zwei Partien: in ein an die Epidermis sich anschließendes, dicht gefügtes, aller Stranggewebe baren Gewebes (Blattrinde) und in ein viel reichlicher entwickeltes, von luftführenden Intercellularen, ferner von Baststrängen und Gefäßbündeln durchsetztes Gewebe (Mesophyll).

Vom Stranggewebe hat man im Blatte der Agaven einfache Baststränge und Gefäßbündel zu unterscheiden. Die ersteren bestehen nur aus Bastzellen. Die Gefäßbündel sind in der Regel der Hauptmasse nach collateral gebaut; sie wenden dann gewöhnlich¹ ihre Phloëme der zunächstliegenden Oberhaut zu und kehren die Xyleme nach der entgegengesetzten Richtung. Beispielsweise sind im oberen Blatteile die Phloëme nach der oberen, die Xyleme nach der unteren Oberhaut des Blattes gewendet. Je nach der Lage im Blatte ist das Gefäßbündel mehr oder minder reichlich mit mechanischen Zellen versehen, welche entweder sowohl dem Phloëm als dem Xylem angehören oder bloß dem Phloëm zuzuzählen sind. Im ersteren Falle ist ein gewöhnlich — im Querschnitt gesehen — sichelförmig ausgebildeter Bast der näheren Oberhaut und ein häufig ebenso gestalteter Bast der ferneren Oberhaut zugekehrt; oder mit anderen Worten ausgedrückt: eine Bastsichel liegt an der Außenseite des Phloëms, die andere an der Außenseite des Xylems. In einzelnen Partien des Blattes kann der Bast im Gefäßbündel ganz unterdrückt sein; es erscheint dann das ganze Bündel in Form eines reinen Mestomstranges, also eines Stranges, der bloß aus ernährungsphysiologischen Elementen besteht und der somit frei von allen mechanischen Elementen ist. Als Gegensatz hierzu können die einfachen Baststränge angesehen werden, in welchen alle ernährungsphysiologischen Elemente unterdrückt sind und bloß mechanische Elemente vorkommen. Diese Auffassung erscheint wohl

¹ Auf Ausnahmefälle wird später hingewiesen werden.

erlaubt, wenn man einen ganzen Querschnitt durch das untere Drittel eines Blattes von *A. americana* betrachtet: man sieht, wie gegen die untere Epidermis die ernährungsphysiologischen Elemente der Gefäßbündel immer mehr und mehr abnehmen und schließlich bloß ein reiner Baststrang gebildet wird.¹

Das collaterale Gefäßbündel zeigt eine gewisse Tendenz zur hemikonzentrischen Ausbildung, welche oft so weit gehen kann, daß das Gefäßbündel vollständig den hemikonzentrischen Charakter annimmt, d. i. eines im Innern collateral gebauten Gefäßbündels, welches rundum von einer geschlossenen Bastfaserhülle umkleidet ist.² In einzelnen *Agave*-Species wird das hemikonzentrische Gefäßbündel zum herrschenden. Bei zahlreichen Species tritt es als solches oder im Übergang vom collateralen nur in bestimmten Partien des Blattes auf. Auch in Blättern mit vorherrschend collateralen Bündeln kommen hemikonzentrische vor oder doch Gefäßbündel, welche den Übergang vom collateralen zum hemikonzentrischen Bau aufweisen.

II. Das Hautgewebe des Agave-Blattes.

Das Blatt der Agaven ist von einer spaltöffnungsführenden Epidermis bedeckt. Die Spaltöffnungen sind bei allen von uns untersuchten *Agave*-Arten tief versenkt und sind stets auf beiden Seiten des Blattes zu finden. Sehr bemerkenswert schien es uns, daß, während gewöhnlich die Spaltöffnungen der unteren Blattepidermis angehören oder auf dieser reichlicher als auf der oberen zu finden sind, hier gerade das umgekehrte Verhältnis ausgebildet ist. So fanden wir beispielsweise pro Quadratmillimeter bei *A. americana* (Blattmitte) auf der oberen Epidermis 29, auf der unteren 19, bei *A. cantala* (Blattspitze) auf der oberen 72, auf der unteren 47 Spaltöffnungen.

¹ Siehe Wiesner, l. c., Fig. 93, 4, 5; 3 und 4 sind reduzierte Gefäßbündel, 5 bereits sogenannte einfache Baststränge.

² Über das hemikonzentrische Gefäßbündel und über die Deutung der Basthülle derselben siehe Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 5. Aufl. (1906), p. 128, Fig. 96.

Die geringe Zahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit und die tiefe Versenkung dieser Organe stehen im Zusammenhang mit dem xerophilen Charakter der Agaven. Daß an der Oberseite des Blattes mehr Spaltöffnungen als an der Unterseite angetroffen werden, ist auch schon bei anderen xerophilen Pflanzen beobachtet worden, so von Tschirch¹ bei *Sedum acre*. Doch hat derselbe Beobachter an *Sempervivum tectorum* auch den umgekehrten Fall beobachtet. *Sedum acre* und *Sempervivum tectorum* sind ebenso Xerophyten wie die Agaven und sie stimmen untereinander in bezug auf das Auftreten von Spaltöffnungen insofern überein, als die Zahl derselben auf der Flächeneinheit eine geringe ist. Nach den Beobachtungen von Tschirch treten bei

| | auf der Blattoberseite | auf der Blattunterseite |
|-----------------------------|------------------------|-------------------------|
| <i>Sedum acre</i> | 21 | 14 |
| <i>Sempervivum tectorum</i> | 11 | 14 |

Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter auf.

Das Auftreten der größeren Spaltöffnungszahl auf der Oberseite des *Agave*-Blattes konnte mit dem anatomischen Bau des Mesophylls, wie später gezeigt werden soll, in Zusammenhang gebracht werden.

Es war uns interessant zu erfahren, ob die Spaltöffnungen über die ganze Oberfläche eines *Agave*-Blattes gleichmäßig verbreitet sind und ob das Verhältnis der Spaltöffnungszahl an Ober- und Unterseite des ganzen Blattes ein konstantes sei. Wir haben zunächst die Literatur befragt, ob derartige Studien bereits unternommen wurden, sind aber zu einem negativen Resultat gelangt.

Unsere Studien bezogen sich auf *A. americana*, *A. cantala* und *A. sisalana*. Es wurde die Zählung der Spaltöffnungen an Ober- und Unterseite des Blattes in der Weise durchgeführt, daß drei bestimmte Regionen des Blattes für die Zählung ausgewählt wurden: 1. an der Spitze des Blattes (etwa 1 cm unterhalb des Endstachels), 2. in der Mitte, endlich

¹ Zitiert nach G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., Leipzig (1909), p. 429.

3. an der Basis des Blattes. Es wurden je zehn Zählungen vorgenommen und hieraus das Mittel abgeleitet. Es wurden folgende Zahlenwerte gefunden:

| | | Zahl der Spalt- öffnungen auf dem Quadratmillimeter | |
|----------------------------|-----------|---|----|
| <i>Agave americana</i> | 1. Spitze | { obere Oberhaut | 33 |
| | | { untere » | 31 |
| | 2. Mitte | { obere Oberhaut | 29 |
| | | { untere » | 19 |
| | 3. Basis | { obere Oberhaut | 8 |
| | | { untere » | 8 |
| <i>Agave cantala</i> | 1. Spitze | { obere Oberhaut | 72 |
| | | { untere » | 47 |
| | 2. Mitte | { obere Oberhaut | 52 |
| | | { untere » | 43 |
| | 3. Basis | { obere Oberhaut | 21 |
| | | { untere » | 13 |
| <i>Agave sisalana</i> | 1. Spitze | { obere Oberhaut | 30 |
| | | { untere » | 30 |
| | 2. Mitte | { obere Oberhaut | 24 |
| | | { untere » | 24 |
| | 3. Basis | { obere Oberhaut | 17 |
| | | { untere » | 9 |

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Zahl der Spaltöffnungen am Blatte der drei genannten *Agave*-Arten sowohl an der Unter- als auch an der Oberseite von der Spitze zur Basis abnimmt, ferner daß an bestimmten Stellen die Zahl der Spaltöffnungen an der Unterseite der auf der Oberseite gleichkommt, gewöhnlich kleiner, niemals aber größer ist. Aus diesen Beobachtungen kann abgeleitet werden, daß der Gasaustausch im obersten Teile des Blattes am größten, im untersten Teile des Blattes am geringsten ist.

Die angeführten Zahlenverhältnisse stehen in einem bestimmten Zusammenhange mit dem Bau des Gefäßbündels. Wie wir sehen werden, überwiegen im obersten Teile des Blattes die ernährungsphysiologischen Elemente des Gefäßbündels, im untersten Teile die mechanischen Elemente, so

daß alle diese Tatsachen zusammengenommen darauf hinweisen, daß die Kohlensäureassimilation in der oberen Region des *Agave*-Blattes besonders begünstigt ist, die Basis dieses Blattes hingegen vorwiegend die Aufgabe hat, der Festigung des Blattes zu dienen.

III. Das Grundgewebe des *Agave*-Blattes.

Die Ausbildung des Grundgewebes in den Blättern verschiedener *Agave*-Arten bietet wenig Mannigfaltigkeit dar. Wie bereits bei der allgemeinen Besprechung des *Agave*-Blattes erwähnt wurde, ist zwischen dem an die Epidermis angrenzenden Gewebe, der Blattrinde, und dem das Innere des Blattes ausfüllenden eigentlichen Mesophyll zu unterscheiden. Letzteres besteht aus isodiametrischen, zartwandigen, wasserreichen Zellen und bildet ein inneres Wassergewebe.¹ Die an die Gefäßbündel anstoßenden Zellen unterscheiden sich durch Gestalt und regelmäßige Anordnung von dem übrigen Mesophyll. Sie erscheinen als unvollkommen ausgebildete Gefäßbündelscheide. Die Unvollkommenheit besteht darin, daß die Grenze zwischen der Scheide und dem restlichen Mesophyll nicht immer eine gleich scharfe ist. Im Gegensatz zum Mesophyll ist die Blattrinde, welche keinerlei Stranggewebe beherbergt, als typisches Assimilationsgewebe ausgebildet. Ihre Zellen führen stets zahlreiche Chlorophyllkörner. Doch sind es nicht nur die Zellen der Blattrinde, welche im Dienste der Assimilation stehen. Auch in den äußeren Schichten des Mesophylls und in den Scheiden der peripher gelegenen Gefäßbündel finden sich, wenn auch in geringerer Zahl, Chloroplasten vor. Der Übergang vom Assimilations- zum Wassergewebe ist ein allmählicher.

Da die Gefäßbündel sich hauptsächlich im farblosen, d. i. chlorophyllosen Anteil des Mesophylls befinden, so wird dieser Anteil auch als Zuleitungsgewebe funktionieren.

Die Mächtigkeit der Blattrinde variiert mit der Dicke des ganzen Blattes und des betreffenden Blatteiles. Die Dicke

¹ Vgl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., Leipzig, 1909, p. 367.

des Blattes wird hauptsächlich durch eine mächtige Ausbildung des Mesophylls und weniger durch Vermehrung der Zahl der Blattrindenzellen erreicht. Da die Dicke des *Agave*-Blattes von der Basis zur Spitze abnimmt, so tritt auch in der Blattmitte und in der Spitzenregion die im Dienste der Assimilation stehende Blattrinde in den Vordergrund. Auch betreffs der Form der Blattrindenzellen lassen sich bemerkenswerte Unterschiede zwischen Basis und Mitte, respektive Spitze konstatieren. In der basalen Region besteht die Blattrinde aus isodiametrischen oder nur ganz wenig gestreckten Zellen, welche nur durch den Chlorophyllgehalt ihre Funktion als Assimilationsgewebe verraten. Im Gegensatz dazu sind die Blattrindenzellen der mittleren Region langgestreckt, palisadenförmig ausgebildet und stellen uns so einen höheren Typus des Assimilationsgewebes dar. Auch zwischen Ober- und Unterseite lassen sich in bezug auf die Ausbildung des assimilierenden Gewebes Unterschiede bemerken. Dies lehrt schon das makroskopische Bild eines quer durchschnittenen *Agave*-Blattes. Der grün gefärbte Saum ist auf der Oberseite breiter als auf der Unterseite.¹ Wir begegnen hier also denselben Regelmäßigkeiten wie bei der Betrachtung des Hautgewebes.

Das häufige Vorkommen von Kalkoxalatkrystallen in den *Agave*-Blättern sei hier auch erwähnt. Diese Krystalle treten nur selten in gewöhnlichen Grundgewebszellen auf. Meist findet man sie in besonderen kleinen Krystallzellen. Auch Raphidenbündel gehören nicht zu den Seltenheiten. Während das Calciumoxalat als Ausscheidungsprodukt in speziellen Sekretbehältern auftritt, findet sich das Calciumphosphat in gewöhnlichen Mesophyll- und Blattrindenzellen vor. Das Ausfallen von Kalkphosphatsphäriten im Blatte von *A. americana* nach Behandlung mit Alkohol wurde von Re konstatiert.² Doch fanden wir in Schnitten durch das Blatt von *A. americana* nur spärliche Sphärite; dagegen fallen im Blatte von *A. cantala* bei Behandlung mit Alkohol so zahlreiche Sphärokrystalle aus, daß die Zellen damit vollgepfropft erscheinen.

¹ Vgl. Trelease (Wiesner-Festschrift), p. 22 des Separatums.

² Re, Annuar. Real. Institut. bot. Roma, 1894, vol. V, p. 38. Zitiert nach Molisch, Mikrochemie der Pflanze, Jena 1913, p. 51.

Beim Hinzufügen von Schwefelsäure verwandeln sich die Sphärite in Gipsnadeln. Die Verteilung der erwähnten Verbindung im Blatte ist keine gleichmäßige. Nur in den Zellen der Blattmitte und Spitze entstehen die Sphärite in so großer Menge. In der Basis sind sie nur in geringer Zahl zu finden.

IV. Bau der Gefäßbündel.

Es ist schon in der allgemeinen Übersicht über den anatomischen Bau des Blattes der Agaven gesagt worden, daß die Gefäßbündel entweder rein collateral gebaut sind oder den hemikonzentrischen Charakter an sich tragen und daß ein Wechsel im Baue der Gefäßbündel sich einstellen kann, indem in den beiden möglichen extremen Fällen das ganze Bündel nur aus Bastzellen besteht (einfache Bastbündel) oder als reiner Mestomstrang ausgebildet ist, also bloß aus ernährungsphysiologischen Elementen sich zusammensetzt. Die mechanischen Elemente (Bastzellen) sind an jenen Gefäßbündeln am stärksten entwickelt, welche der Epidermis am meisten genähert sind. Gegen die Mitte des Blattes zu findet man immer weniger festigende und mehr leitende Elemente, auch sind hier die Bastzellen weiltumiger als in der Randpartie des Querschnittes. Die mechanische Ausrüstung der Gefäßbündel spricht sich somit in zweierlei Weise aus: durch Vermehrung der mechanischen Elemente und durch deren stärkere Membranverdickung.

Während bei *A. americana* längs des ganzen Blattes in der Nähe der Blattunterseite einfache Bastbündel zur Ausbildung gelangen, kommen bei *A. cantala* und *A. sisalana* in der oberen und mittleren Partie des Blattes solche einfache Bastbündel nur sehr selten vor, hingegen treten bei all diesen Agaven die einfachen Bastbündel an der Basis des Blattes auf (Fig. 1). Es ist die mechanische Ausrüstung des Blattes ausnahmslos an der Basis des Blattes am stärksten ausgebildet.

Eine gewisse Variation im Grade der mechanischen Ausrüstung ist selbst bei einer und derselben Art zu finden. So

beobachteten wir an einem Exemplar von *A. americana* aus dem Wiener Botanischen Garten, daß die reinen Bastbündel, wie es sonst bei *A. cantala* und *A. sisalana* vorkommt, nur an der Basis des Blattes ausgebildet waren.

Im Bau der Gefäßbündel zeigt sich ein großer Unterschied, je nachdem es der Basis oder der Spitze des Blattes

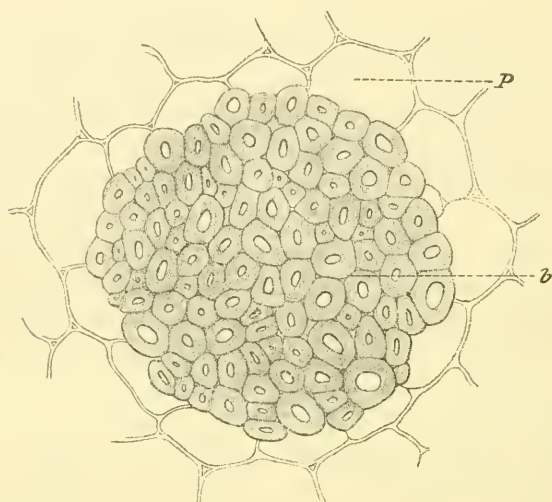


Fig. 1.

Vergr. 400. Querschnitt durch einen einfachen Baststrang im basalen Teile des Blattes von *A. cantala*. *b* Bastzellen des Baststranges, *P* parenchymatisches Gewebe (Mesophyll) des Blattes.

angehört. Während, wie wir gesehen haben, gerade an der Basis des Blattes die mechanischen Elemente dominieren, finden wir gegen die Spitze des Blattes zu dieselben immer mehr abnehmen, so daß häufig an diesen Stellen das ganze Gefäßbündel als Mestomstrang ausgebildet ist (Fig. 2).

Es zeigt sich also ein gewisser Gegensatz zwischen Basis und Spitze des Blattes im anatomischen Charakter, dem aber der gleiche Gegensatz in physiologischer Beziehung entspricht. Die Basis des Blattes enthält, entsprechend ihrer physiologischen Aufgabe, die größte mechanische Leistung des Blattes durchzuführen, die meisten

mechanischen Zellen; die Spitze des Blattes benötigt diese mechanische Ausrüstung nicht oder in viel geringerem Grade und ist deshalb oft mit Gefäßbündeln versehen, welche bloß ernährungsphysiologischen Zwecken dienen. Der obere Teil des Blattes hat also vorwiegend eine ernährungsphysiologische Aufgabe zu erfüllen. Unsere oben angeführte Beobachtung, daß gerade im obersten Teile des

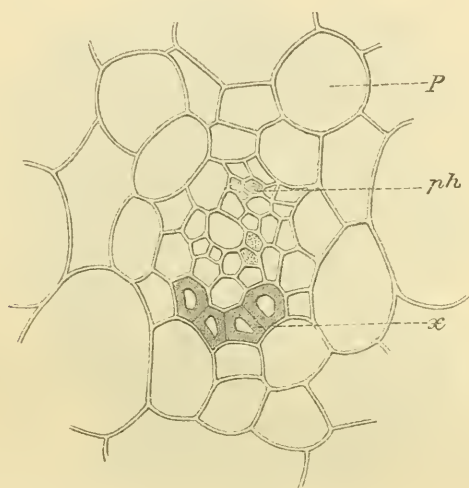


Fig. 2.

Vergr. 400. Querschnitt, nahe dem oberen Ende des Blattes von *A. sisalana* geführt. Das Gefäßbündel ist an dieser Stelle frei von mechanischen Elementen. *ph* Phloëm, *x* Xylem mit Schraubengefäßen, *P* parenchymatisches Gewebe (Mesophyll) des Blattes.

Blattes die größte Zahl von Spaltöffnungen sich vorfindet, scheint, wie schon angedeutet, ebenso wie der Gegensatz in der Ausbildung der Blattrinde eine weitere Stütze der ausgesprochenen Ansicht zu bilden.

Der Frage, in welchen Fällen das Gefäßbündel des *Agave*-Blattes collateral und in welchen es hemikonzentrisch gebaut ist, haben wir große Aufmerksamkeit zugewendet und gerade in dieser Beziehung scheinen die Arten (oder Formen) der Agaven sich voneinander zu unterscheiden.

Bei den diesbezüglichen vergleichenden Untersuchungen wurde zunächst Rücksicht genommen auf *A. americana*, *A. sisalana* und *A. cantala*.

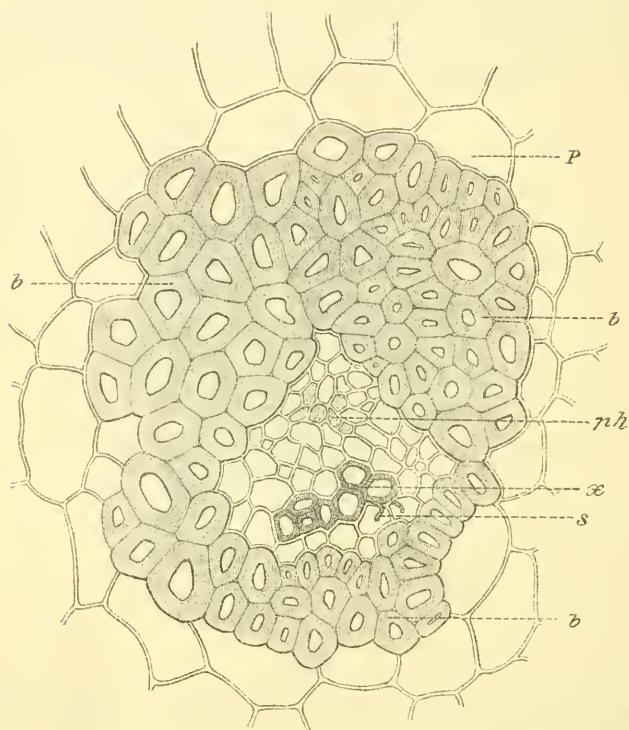


Fig. 3.

Vergr. 400. Querschnitt durch ein hemikonzentrisches Gefäßbündel aus dem Blatte von *A. cantala*. *b* Bastzellen, *b + ph* (Siebteil) Phloëm, *x* Xylem mit Schraubengefäßen *s*, *P* parenchymatisches Grundgewebe (Mesophyll) des Blattes.

Es wurde gefunden, daß sich die *A. cantala* von den beiden anderen Species in bezug auf den Bau der Gefäßbündel auffallend unterscheidet. Bei der ersteren herrschen hemikonzentrisch gebaute Gefäßbündel entschieden vor (Fig. 3) und wenn auch ein Teil der Gefäßbündel collateral ausgebildet ist, so ist doch die Tendenz zur hemikonzentrischen

Ausbildung vorhanden. Es ist nämlich häufig der das Mestom umgebende Bastring nicht vollkommen geschlossen (Fig. 4), so daß man von einem vollständig ausgebildeten hemikonzentrischen Gefäßbündel nicht sprechen kann, vielmehr ein Übergang des collateralen zum hemikonzentrischen vorliegt.

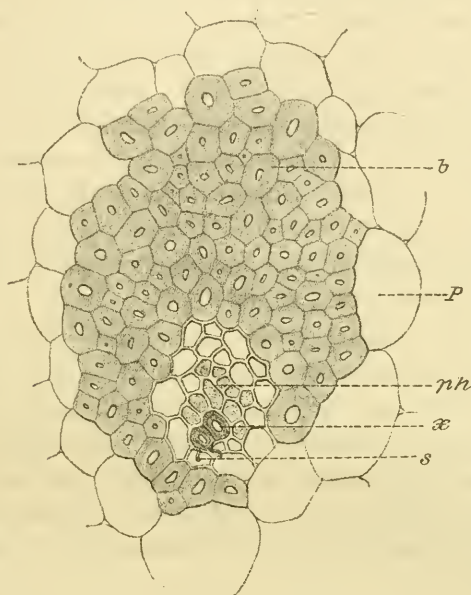


Fig. 4.

Vergr. 400. Querschnitt durch ein Blattgefäßbündel von *A. cantala*.
Übergang eines collateralen Bündels in ein hemikonzentrisches.
Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Anders als die Gefäßbündel von *A. cantala* verhalten sich die Gefäßbündel von *A. americana* und *A. sisalana*. Die Gefäßbündel dieser beiden Arten sind vorwiegend collateral gebaut, während die von *A. cantala*, wie wir gesehen haben, vorwiegend den hemikonzentrischen Bau aufweisen. Sowohl das Blatt von *A. americana* als das von *A. sisalana* besitzen auch rein hemikonzentrische Gefäßbündel oder solche, die einen Übergang vom collateralen zum hemikonzentrischen Bündel darstellen. Aber diese nicht collateralen Bündel

treten nur sparsam auf und finden sich nur am Blattrande und namentlich in der Spitzenregion vor.

Diese Befunde geben Anhaltspunkte zur Lösung einer wichtigen technischen Frage. Es läßt sich nämlich die Faser von *A. cantala* (jetzt im Handel mit dem Namen »Kantala« bezeichnet) mit voller Sicherheit von der Faser der *A. sisalana* (im Handel unter dem Namen »Sisal« auftretend) unterscheiden. Besteht die Faser vorwiegend aus collateralen Bündeln, so hat man auf »Sisal«, besteht die Faser vorwiegend aus hemikonzentrischen Gefäßbündeln, so hat man auf »Kantala« zu schließen. Es ist zu beachten, daß das Entscheidende bei dieser Unterscheidung der beiden Fasern nicht in der Gegenwart oder Abwesenheit von hemikonzentrischen Gefäßbündeln, sondern in deren häufigem oder seltenem Vorkommen gelegen ist.¹

Bei dieser Gelegenheit sei darauf aufmerksam gemacht, daß das hemikonzentrische Gefäßbündel in Form der technischen Faser eine merkwürdige Eigentümlichkeit besitzt, nämlich von einem luftgefüllten Hohlraum durchzogen ist. Diese merkwürdige Eigentümlichkeit ist zuerst bei der bekannten Cocosnußfaser (Koïr) von F. v. Höhnel² aufgefunden worden und wurde rücksichtlich der »Kantala« schon von Bruck³ angegeben.

Einer von uns hat im Anschluß an die Entdeckung der hohlen Faser bei Koïr gezeigt, worauf das Hohlwerden beruht.⁴ Dieses Hohlwerden kommt nämlich nur bei hemikonzentrisch ausgebildeten Gefäßbündeln vor. Wenn die aus

¹ Die Wahrscheinlichkeit, daß von den spärlichen hemikonzentrischen Bündeln des *A. sisalana*-Blattes etwas in der technischen Faser zu finden wäre, ist sehr gering, indem man oft bei der Untersuchung von 100 Faserquerschnitten nur dem collateralen Typus begegnet.

² F. v. Höhnel, Mikroskopie der technisch verwendeten Pflanzenstoffe, 1887, p. 53.

³ W. F. Bruck, Der Faserbau in Holländisch-Indien und auf den Philippinen. Beihefte zum Tropenpflanzer, XII (1912), p. 590. Bruck's Angaben stützen sich auf die Beobachtungen von Saleby, Philippine Mag., The Philippine Agric. Rev., 1910.

⁴ Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2. Aufl., Bd. II, p. 423.

solchen Gefäßbündeln bestehenden Fasern eintrocknen, so trocknet der saftige Siebteil des Gefäßbündels ein, und infolgedessen entsteht im Innern der Faser ein schmaler mit Luft erfüllter Kanal.

Bei der Feststellung der mikroskopischen Charakteristik der technisch wichtigsten *Agave*-Fasern mußte der Wunsch entstehen, die Faser »Henequen« (von *A. fourcroydes*) von Sisal und Kantala zu unterscheiden. Leider gelang es uns nicht, die Blätter von *A. fourcroydes* zu erhalten. Da Prof. Dewey aber einem von uns die Faser dieser Pflanze zur Verfügung stellte, so konnte wenigstens der Versuch gemacht werden, die Gefäßbündel von *A. fourcroydes* mit denen von *A. sisalana* und *cantala* zu vergleichen. Dabei stellte es sich heraus, daß auf den Bau der Gefäßbündel keine Unterscheidung dieser Fasern gegründet werden kann, da sich *A. fourcroydes* in dieser Beziehung so wie *sisalana* verhält, nämlich vorwiegend collaterale Bündel führt, neben solchen, die im Übergang zum hemikonzentrischen sich befinden.¹ Die Faser von *A. cantala* läßt sich auf Grund des Baues der Gefäßbündel wohl von *A. sisalana* und *A. fourcroydes* unterscheiden. Diese beiden sind aber auf Grund der angeführten Argumente voneinander nicht zu unterscheiden. Ob nicht andere Unterscheidungsmittel zwischen den beiden letztgenannten Fasern zu finden sind, soll hier nicht weiter erörtert werden, da diese Frage doch schon außerhalb des Rahmens der vorliegenden Abhandlung gelegen wäre.

¹ Bei der Untersuchung einer technischen Faserprobe, die mit dem Namen *A. fourcroydes* bezeichnet war, wurden zahlreiche Bündel mit luftführenden Kanälen, also ursprünglich hemikonzentrische, vorgefunden. Der Unterschied zwischen der Probe von Prof. Dewey und dieser dürfte darauf beruhen, daß die letztere falsch bestimmt war. Die Übereinstimmung im Bau der Blattgefäßbündel von *A. sisalana* und *A. fourcroydes* hat wohl ihren Grund in der nahen Verwandtschaft dieser beiden Pflanzen. Nach der Auffassung der älteren Botaniker sind diese beiden als Species hingestellten Pflanzen Varietäten einer und derselben Art, der *A. rigida*. Es ist dieser Auffassung zufolge *A. fourcroydes* Lemaire = *A. rigida longifolia* Engelm. = *A. rigida elongata* Baker; hingegen *A. sisalana* Perrine = *A. rigida sisalana* Engelm.

V. Orientierung der Gefäßbündel im Blatte.

Wie das collaterale Bündel in der Regel im Blatte der Agaven orientiert ist, wurde bereits oben erörtert. Es wurde dort bereits auf Ausnahmefälle hingewiesen, welche hier kurz besprochen werden sollen.

Nach Drabble (l. c.) sollen die in der Nähe der Blattunterseite von *A. rigida* gelegenen Gefäßbündel normal, die in der Nähe der Oberseite gelegenen hingegen invers orientiert sein. Es ist uns leider nicht gelungen, in Drabble's Originalabhandlung Einsicht zu nehmen und wir kennen nur die Referate über seine Arbeit im Botanischen Jahresbericht (1907, I, p. 79) und im Botanischen Zentralblatt (Bd. 107 [1908], p. 451). Letzteres Referat wurde von Gwynne-Vaughan erstattet. Diesem Referat entnehmen wir die obige Angabe. Es ist uns zweifelhaft, was Drabble unter inverser Orientierung versteht. Logischerweise sollte man darunter eine Orientierung verstehen, die der normalen entgegengesetzt ist. Da das collaterale Bündel im *Agave*-Blatte normal so orientiert ist, daß alle Phloëme nach außen, alle Xyleme nach innen gewendet erscheinen, so müßten Drabble's Angabe zufolge die in der Nähe der oberen Epidermis gelegenen Gefäßbündel ihre Phloëme nach innen, ihre Xyleme nach außen kehren. Trotz aufmerksamer Beobachtung ist es uns niemals gelungen, eine solche Orientierung wahrzunehmen, obwohl wir nicht nur *A. americana*, sondern auch *A. cantala* und *A. sisalana* nach dieser Richtung untersuchten. Es ist nicht überflüssig zu bemerken, daß Drabble *A. rigida* untersuchte; aber *A. sisalana* ist, wie wir gesehen haben, eine Form der *rigida*.

Wir sind zu der Ansicht gekommen, daß Drabble unter inverser Lage der Gefäßbündel wahrscheinlich die von uns als normale Lage bezeichnete verstanden haben mußte und den Ausdruck »invers« nur deshalb gebrauchte, weil bei normaler Lage die Teile des collateralen Gefäßbündels, Phloëm und Xylem, an der Blattoberseite umgekehrt als an der Blattunterseite angeordnet erscheinen: an der Blattoberseite liegt unter normalen Verhältnissen das Phloëm oben, das Xylem unten, an der Blattunterseite das Phloëm unten, das Xylem oben. Unter

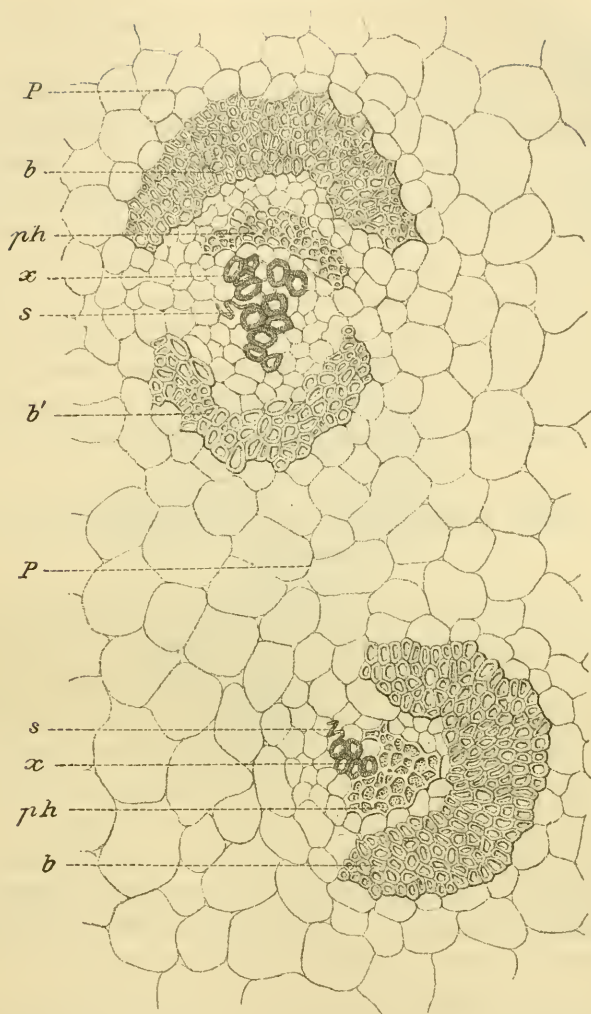


Fig. 5.

Vergr. 100. Querschnitt durch einen Teil des Blattes von *A. Ixtli* mit zwei Gefäßbündeln, von welchen das obere normal orientiert, das untere senkrecht zur normalen Lage gerichtet ist. *P* parenchymatisches Grundgewebe des Blattes (Mesophyll), *b* Bastichel des Phloëms *ph*, *b'* Bastichel des Xylems *x* mit Schraubengefäßen *s*.

diesen normalen Verhältnissen liegt, ganz abgesehen davon, ob das Gefäßbündel der Oberseite oder der Unterseite des

Blattes genähert ist, stets das Phloëm nach außen, das Xylem nach innen.

Unsere Untersuchungen über eine etwaige abnorme Lage der Gefäßbündelteile haben gelehrt, daß solche abnorme Orientierungen von Xylem und Phloëm tatsächlich vorkommen. Wir haben dieselben bei *A. americana*, *sisalana* und *Ixtli* beobachtet. In der Regel liegt das Xylem in dem Sinne neben dem Phloëm, daß beide in einer Verbindungslinie zu liegen kommen, welche zur Blattoberfläche senkrecht steht. Die Abweichung besteht darin, daß diese Verbindungslinie schief zur Blattoberfläche zu liegen kommt oder im extremen Falle zu dieser parallel liegt. Es ist dies jener Fall, in welchem die Abweichung von der normalen Orientierung 90° beträgt (Fig. 5).

VI. Form, Dimensionen und Verdickungsgrad der Bastzellen.

Im großen ganzen unterscheiden sich die Bastzellen der verschiedenen *Agave*-Arten nach Form, Größe und Verdickungsweise. So sind die Bastzellen von *A. americana* im Querschnitt unregelmäßig, fast wellenförmig hin- und hergebogen, während die Bastzellen von *A. cantala* und *sisalana* im Querschnitt regelmäßig abgerundet oder polygonal erscheinen. Die Bastzellen von *A. americana* sind im Vergleich zu den beiden anderen *Agave*-Arten dünnwandig. In der Regel sind die Bastzellen der *Agave*-Blätter dickwandig.¹ Doch bildet *A. americana* nicht die einzige Ausnahme. Ein gleiches fanden wir bei den Bastzellen von *A. Funkeana* Koch et Bouché, ferner bei *A. aurea* und *A. atrovirens*.²

Vergleicht man die Verdickung der Wand der Bastzellen an Querschnitten durch entsprechende Blatteile von *A. americana*, *A. sisalana* und *A. cantala*, so wäre man geneigt anzunehmen, daß die Bastzellen der *A. sisalana* in bezug auf die Verdickungsweise etwa die Mitte halten zwischen

¹ Die Angabe Höhnel's (l. c.) über die Dünnwandigkeit der technischen *Agave*-Bastzellen rührt daher, daß dieser Forscher *A. americana* als Stammpflanze der technischen Faser betrachtete.

² *A. aurea* Jolyclere wird auch als *A. americana aurea* aufgefaßt.

A. americana und *A. cantala* und könnte sich gedrängt fühlen, den Dimensionen des Querschnittes einen diagnostischen Wert zuzusprechen (vgl. Fig. 4, 6 und 7).

Allein bei sorgfältiger Untersuchung findet man, daß selbst bei ein und derselben *Agave*-Art der Grad der Wandverdickung von der Lage der Bastzellen im

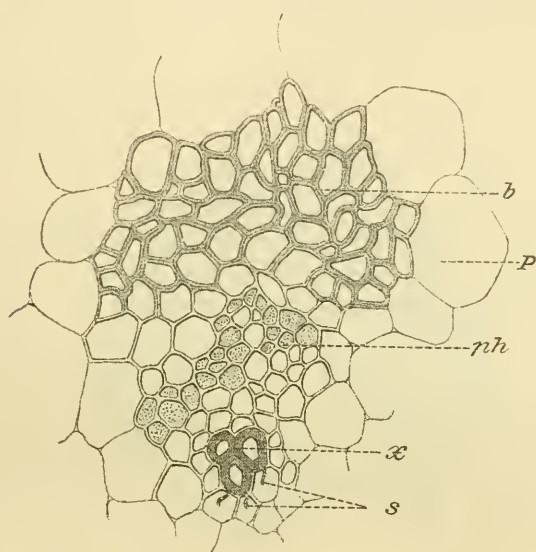


Fig. 6.

Vergr. 400. Querschnitt durch das collaterale Blattgefäßbündel von *A. americana*. *b* Bastzellen, *ph* Weichbast des Phloëms, *x* Xylem mit Schraubengefäßen *s*, *P* parenchymatisches Grundgewebe (Mesophyll) des Blattes.

Blatte abhängig ist. So besitzen die Bastzellen aus der basalen Partie des Blattes ein etwas weiteres Lumen als die aus der Blattmitte. Ja, auch auf einem Querschnitt erscheinen die Bastzellen der der Blattoberfläche genäherten Bündel englumiger als die aus der Mitte des Querschnittes, wenn auch die Unterschiede nur gering sind. So müßte man die Bastzellen verschiedener *Agave*-Arten in bestimmten Abschnitten des Blattes vergleichen, wenn man die charakteristischen Abmessungen des Querschnittes dieser Zellen finden wollte; ein höchst mühevolleres Verfahren, welches aber bei der Unter-

suchung der technischen Faser nicht anwendbar wäre, da derselben in der Regel nicht zu entnehmen ist, welche Lage sie im Blatte eingenommen hatte. Nur wenn man die längste Faser einer Sorte vor sich hätte, welche beiläufig mit der Länge des Blattes, von welchem die Faser herrührt, übereinstimmt, könnte man annehmen, daß diese Faser der Mitte des Blattes entstammt, nämlich in der Nähe des Medianus

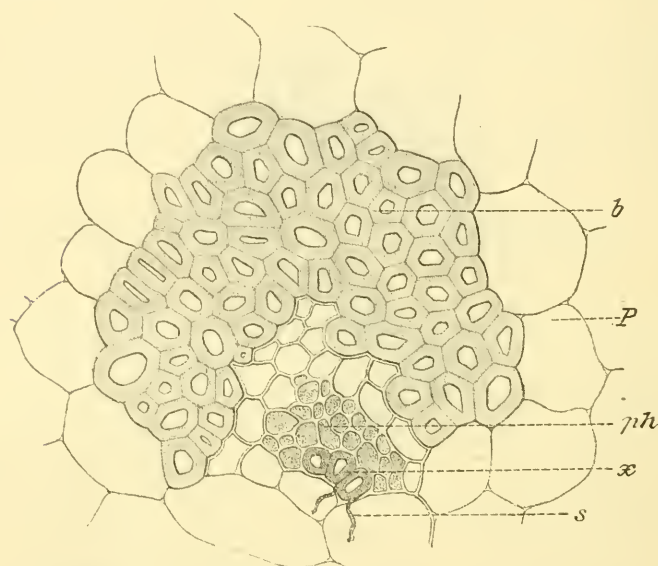


Fig. 7.

Vergr. 400. Querschnitt durch das collaterale Blattgefäßbündel von *A. sisalana*. Bezeichnungen wie in Fig. 6.

gelegen sein mußte. An solchen längsten Fasern könnte man in bestimmten Abständen von der leicht erkennbaren Basis eine vergleichende Messung des Querschnittes, respektive der Wandverdickung vornehmen. Es ist aber leicht einzusehen, daß eine solche Bestimmung sehr umständlich und mühevoll wäre. Auch darf man hier nicht auf leicht greifbare Unterschiede rechnen. Das Gesagte bezieht sich nicht auf *A. americana*, deren Bastzellen durch ihr weites Lumen und die Gestalt des Querschnittes von *A. cantala* und *sisalana* leicht zu unterscheiden sind.

Vorteilhafter erscheint es, die Längen der Bastzellen zu vergleichenden Bestimmungen heranzuziehen. Hierzu ist es erforderlich, die Bastzellen aus dem Verbande zu bringen. Es geschieht dies am besten durch Vorbehandlung mit verdünnter schwefelsäurehaltiger Chromsäure und späterem Erwärmen in Natronlauge. Eingehende Untersuchungen über die Länge der Bastzellen lehren, daß auch diese Dimension je nach der Lage der Bastzellen im Blatte verschieden ist, aber bei konstanter Lage wenigstens innerhalb bestimmter Grenzen konstant erscheint. So wird es möglich, die Längen der Bastzellen unter bestimmten Vorsichtsmaßregeln diagnostisch zu verwerten.

Um bei der Untersuchung der technischen Faser die Längendimensionen der Bastzellen benutzen zu können, erscheint es am einfachsten, die Bastzellen der längsten Fasern zur Messung zu verwenden und die Messung an jener Partie des Gefäßbündels vorzunehmen, welche der Mitte dieses Gefäßbündels entspricht. Man hat dann wenigstens sehr angenähert jene Bastzellen vor sich, welche in der Mitte zwischen Spitze und Basis des Blattes, aber auch in der Mitte der Breite des Blattes gelegen waren, mit anderen Worten, welche wenigstens angenähert in der Mitte des Medianus zu liegen kamen.

Die zahlreichen von uns vorgenommenen Messungen der Längen der in der Mitte¹ des Blattes an dem Aufbau des Gefäßbündels teilnehmenden Bastzellen ergaben folgende Resultate:

| | Länge der Bastzellen | |
|-------------------------------|----------------------|------------|
| <i>A. americana</i> | 1 | bis 2·3 mm |
| <i>A. cantala</i> | 1·5 | » 2·6 |
| <i>A. sisalana</i> | 2·4 | » 4·4 |

VII. Ausbildung der Gefäße.

Es wurden zunächst die den Blättern von *A. americana*, *A. sisalana* und *A. cantala* angehörigen Gefäße untersucht.

¹ In der basalen Partie kommen kürzere Bastzellen vor.

Besonders reich an Schraubengefäßen sind die Gefäßbündel von *A. americana*. Wenn man ein Blatt dieser *Agave* von der Haut befreit und das mit Gefäßen reichlich versehene Mesophyll bricht, so hängen an den Bruchstellen zahlreiche feine, spinnwebenartige, dünne Fäden. Bei mikroskopischer Betrachtung erkennt man, daß diese feinen Fäden nichts anderes sind als die schraubenförmigen Verdickungen der Schraubengefäße. Auf diese Weise kann man sich leicht überzeugen, daß die Gefäßbündel des Blattes von *A. americana* überaus reich an Schraubengefäßen sind. Bei weiterer mikroskopischer Untersuchung findet man, daß in den Gefäßbündeln dieser *Agave* wohl noch Ringgefäße, aber keine Netzgefäße vorkommen.

Auch in den Gefäßbündeln der Blätter von *A. sisalana* und *A. cantala* sind Schraubengefäße leicht nachweisbar, aber sie treten nicht in der Menge wie bei *americana* auf. Daneben finden sich aber auch Ring- und Netzgefäße. Auch in der technischen Faser von *A. sisalana* und *A. cantala* lassen sich sowohl Schrauben- und Ringgefäße als auch Netzgefäße nachweisen. Es hängt mit dem histologischen Bau der Gefäßbündel des Blattes dieser beiden *Agave*-Arten zusammen, daß die Gefäße in der »Kantala« stets reichlicher als im »Sisal« auftreten. Die Kantala besitzt, wie wir gesehen haben, hemikonzentrisch gebaute Gefäßbündel, in welchen die Gefäße durch den Bastmantel zusammengehalten werden. Nicht so beim Sisal, welcher vorwiegend aus collateral gebauten Gefäßbündeln besteht. Hier liegen die Gefäße offen zwischen den Bastbelegen des Phloëms und Xylems und es hängt ganz von der Gewinnungsweise der Faser ab, ob die Gefäße mehr oder minder reichlich an der Faser erhalten geblieben sind.

Es schien uns aus Gründen der Faserunterscheidung wünschenswert zu wissen, wie sich die Faser »Henequen«, welche aus den Gefäßbündeln des Blattes von *A. fourcroydes* besteht, in bezug auf das Auftreten von Gefäßen verhält. Wir fanden hier sowohl Schrauben- und Ring- als auch Netzgefäße. Eine Unterscheidung zwischen Sisal und Henequen ergab sich in bezug auf das Auftreten der Gefäße nicht. Es zeigte sich auch hier wieder die nahe Verwandtschaft von

A. sisalana und *A. fourcroydes*, welche bereits oben (p. 699) betont wurde.

VIII. Anatomischer Bau der Stacheln.

Die Blattspitze aller *Euagaven* ist mit einem gewöhnlich dunkelbraun gefärbten Endstachel versehen. Außerdem ist bei mehreren Arten der Blattrand mit einer Reihe von Seitenstacheln besetzt. Diese sind bei verschiedenen *Species* und oft auch bei ein und derselben Art verschieden krallen- oder widerhakenförmig gestaltet. Ihre Farbe ist gewöhnlich die des Endstachels, doch kommen bei gefleckten Formen auch gelblichweiße Seitenstacheln vor. Bei anderen Arten ist der Blattrand aller Emergenzen bar und es tritt ein braun gefärbter, histologisch differenzierter Randstreifen auf (*A. univittata*) oder aber es fehlt auch dieser (*A. sisalana*).

Bei mikroskopischer Betrachtung des Endstachels sieht man, daß die Epidermis des Blattes auch den Stachel umgibt, hier aber aus dickwandigeren verfärbten Zellen gebildet wird. Sowohl die Epidermiszellen als auch alle anderen am Aufbau des Stachels teilnehmenden Elemente weisen eine starke Membranverdickung auf. Die Hauptmasse des Stachels wird durch isodiametrische oder mehr oder weniger gestreckte, stark verdickte, sklerenchymatische Zellen gebildet, deren Membran von zahlreichen Poren durchsetzt ist. Zwischen diesen Zellen findet man auch langgestreckte, welche den Bastzellen des Blattgefäßbündels entsprechen. Hie und da sind auch Reste von Gefäßen zu konstatieren. Es nehmen also Elemente aller drei Gewebsarten des Blattes an der Ausbildung des Endstachels Anteil. Die Zellen des Stachels gehen allmählich in die des eigentlichen Blattes über.

Dieselben Elemente wie beim Endstachel finden wir auch beim Aufbau der Seitenstacheln beteiligt. Die die Stachelspitze aufbauenden Zellen sind viel mehr langgestreckt als die dem Blatte genäherten (Fig. 8 und 9).

Die Gefäßbündel beteiligen sich am Aufbau der Stacheln, indem ihre Elemente teilweise desorganisiert, teilweise verdickt und gebräunt werden. Im jugendlichen Stadium ist

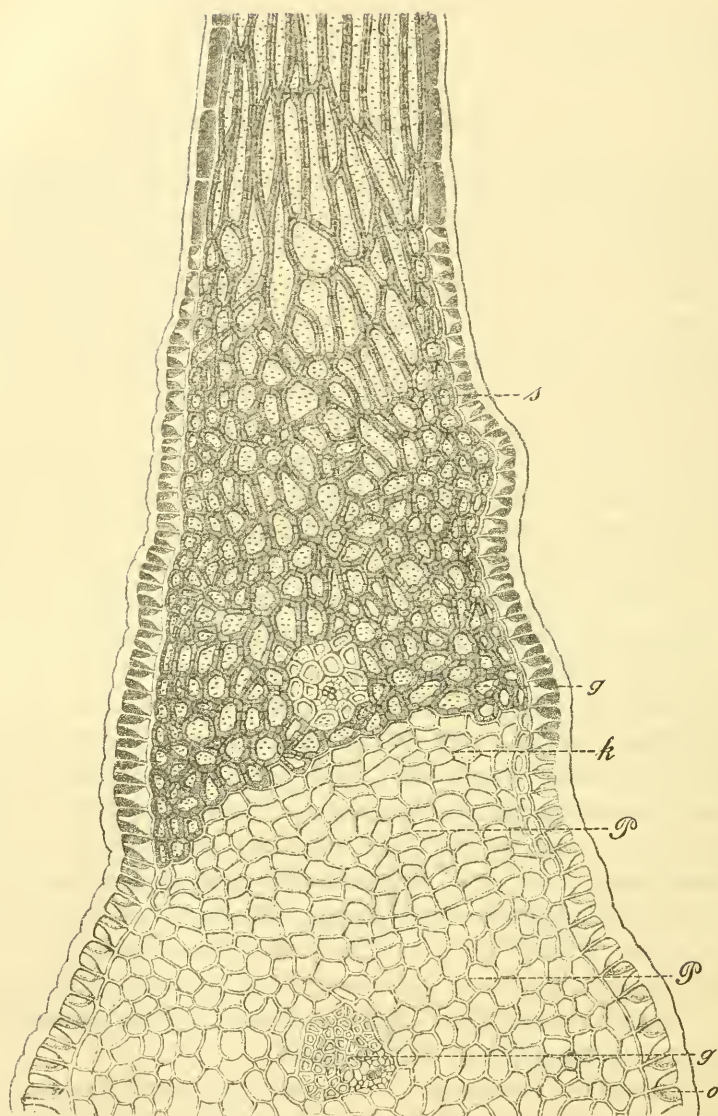


Fig. 8.

Vergr. 75. Randpartie eines Querschnittes durch das Blatt von *A. cantala*, den Bau eines Seitenstachels zeigend. *s* sklerenchymatische Elemente, *g* Gefäßbündel, *P* parenchymatisches Grundgewebe des Blattes, *k* Korkschrift an der Grenze zwischen Stachel und Blatt, *o* Epidermis.

zwischen dem Gewebe des Stachels und dem des Blattes keine scharfe Grenze vorhanden. Bei einigen Arten bleibt

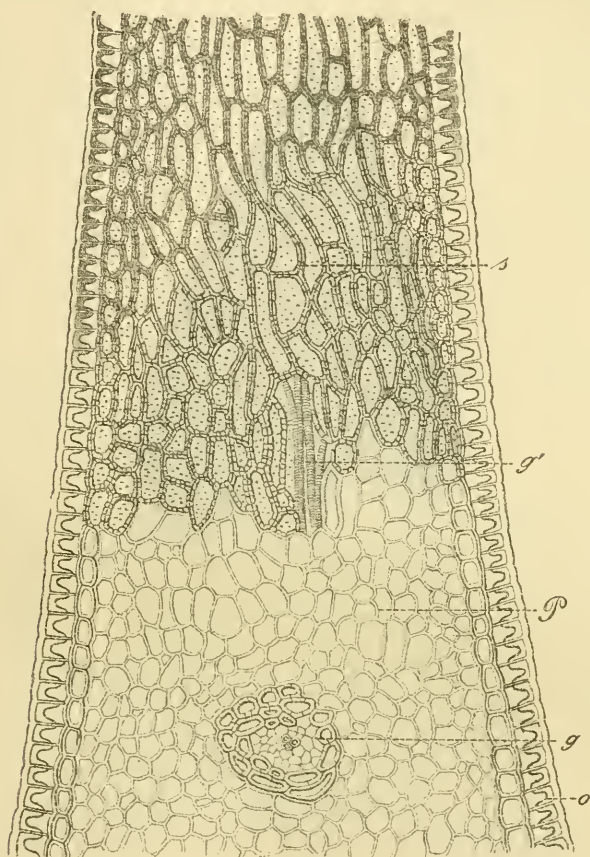


Fig. 9.

Vergr. 75. Randpartie eines Querschnittes durch das Blatt von *A. americana*, den Bau eines Seitenstachels zeigend. *s* sklerenchymatische Elemente, *g* Gefäßbündel des Blattes, *g'* Reste eines am Aufbau des Stachels Anteil nehmenden Gefäßbündels, *P* parenchymatisches Grundgewebe des Blattes, *o* Epidermis.

dies auch in späteren Stadien erhalten, bei anderen tritt aber oft in älteren Stacheln eine mehr oder weniger stark ausgebildete Korkschicht auf (Fig. 8 und 9).

Wie oben erwähnt wurde, ist auch der Randstreifen des Blattes einiger *Agave*-Arten histologisch differenziert (Fig. 10). Die Zellen sind hier im Vergleiche mit den Mesophyllzellen

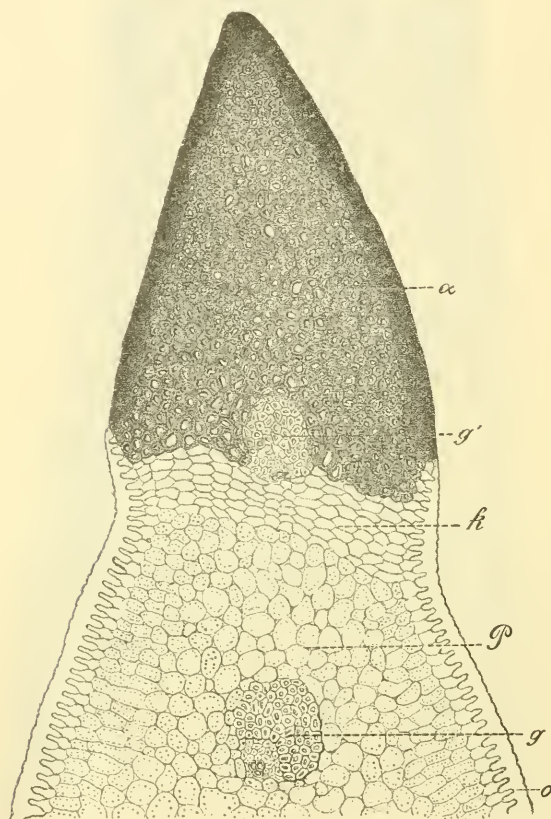


Fig. 10.

Vergr. 75. Querschnitt durch den Randstreifen eines Blattes von *A. univittata*. *g* Gefäßbündel des Blattes, *g'* im Randstreifen eingeschlossenes Gefäßbündel, *P* parenchymatisches Grundgewebe des Blattes, *k* Korkschicht.

verdickt, ähnlich wie wir es bei den die Seitenstacheln aufbauenden Zellen gesehen haben. Auch im Randstreifen sind Gefäßbündel eingeschlossen. Gegen das Blatt zu ist aber stets eine wohl ausgebildete Korkschicht vorhanden,

so daß zwischen Blatt und Randstreifen stets eine scharfe Grenze zu konstatieren ist.

IX. Verholzung der *Agave*-Fasern.

Wenn man die Gewebe des *Agave*-Blattes mit Phloroglucin + Salzsäure auf Verholzung prüft, so ergibt sich, daß nur die Zellwände der Stranggewebe, und zwar sowohl die einfachen Baststränge als die Gefäßbündel, verholzt sind. Das Gefäßbündel besteht der Hauptmasse nach aus Bastgewebe. Dieses ist verholzt, desgleichen das ganze Xylem, während der Weichbast unverholzt ist. Dementsprechend muß sich auch die Verholzung in der *Agave*-Faser aussprechen. Es wurden alle oben genannten *Agave*-Fasern mit Phloroglucin + Salzsäure auf Verholzung geprüft. Sie gaben alle die bekannte Phloroglucinreaktion auf Verholzung. Man kann also sagen, daß die Stranggewebe aller *Agaven* verholzt sein dürften.

Aber schon die Intensität der Farbenreaktion deutet darauf hin, daß der Grad der Verholzung bei den verschiedenen *Agave*-Arten ein verschiedener sein müsse. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Fasern der meisten *Agaven* stark verholzt sein dürften. Mit Ausnahme einer einzigen, unten anzuführenden Art färbten sich die *Agave*-Fasern mit Phloroglucin + Salzsäure intensiv rotviolett. Nur die Faser *Dispopo* (von *A. cocui*) nahm eine ganz schwach rotviolette Farbe an.

Wir haben die von V. Grafe¹ beschriebene Methode, den Verholzungsgrad vergleichend und zahlenmäßig zu bestimmen, auf die Fasern von drei verschiedenen *Agaven* (*A. sisalana*, *cantala* und *cocui*) angewendet und sind zu den unten angegebenen Resultaten gekommen.

Die erwähnte Methode besteht darin, daß das auf den Verholzungsgrad zu prüfende Objekt mit einer bestimmt konzentrierten Phloroglucinlösung (unter Zufügen von Salzsäure) im Überschuß behandelt wird, worauf das überschüssig

¹ V. Grafe, Ernährungsphysiologisches Praktikum. Berlin, P. Parey, 1914, p. 172.

angewendete (nämlich das vom Lignin nicht gebundene) Phloroglucin durch Zurücktitrieren mittels Formaldehyd bestimmt wird. Selbstverständlich werden nach dieser Methode vergleichsweise nur jene Substanzen bestimmt, welche durch Phloroglucin+Salzsäure gefärbt werden. Wenn nach diesem Verfahren der Verholungsgrad ermittelt wird und der Verholungsgrad für Jute (Bastfaser von *Corchorus capsularis*) gleich 1 gesetzt wird, so ergeben sich für die Fasern der drei genannten *Agave*-Arten folgende Werte:

| | Verholungsgrad |
|---------------------------------------|----------------|
| Faser von <i>A. cantala</i> | 0·90 |
| » » <i>A. sisalana</i> | 0·80 |
| » » <i>A. cocui</i> | 0·15 |

X. Über die Höhe der Doppelbrechung bei den Bastfasern der Agaven.

Wiesner hat schon vor längerer Zeit bei der Charakteristik der Pflanzenfasern darauf hingewiesen, daß man den Versuch machen müsse, dieselben nicht nur nach chemischer, sondern auch nach physikalischer, insbesondere optischer Richtung zu charakterisieren. In letzterer Richtung sind auf Wiesner's Anregung zwei Arbeiten entstanden, welche im Wiener Pflanzenphysiologischen Institut von Remec¹ und Schiller² durchgeführt wurden. Es wurde bei diesen Arbeiten hauptsächlich auf spezifische Doppelbrechung und auf die Höhe der Doppelbrechung Rücksicht genommen. Bei diesen Untersuchungen wurde von Schiller eine merkwürdige Tatsache gefunden, daß nämlich die Höhe der Doppelbrechung bei der Faser von *A. americana* eine exzeptionell geringe ist. Es handelt sich hierbei um den wesentlichen Bestandteil der Faser, nämlich um die Bastzellen. Die Höhe der Doppelbrechung $\gamma - \alpha$ ist nach Schiller's Beobachtungen bei den Bastzellen von *Agave americana*

$$= 1\cdot530 - 1\cdot522 = 0\cdot008.$$

¹ B. Remec, Über spezifische Doppelbrechung der Pflanzenfasern. Diese Berichte, Bd. CX, Abt. I (1901).

² J. Schiller, Optische Untersuchungen von Bastfasern und Holzelementen. Diese Berichte, Bd. CXV, Abt. I (1906).

Ein so niedriger Wert für die Höhe der Doppelbrechung ist bis jetzt bei keiner einzigen Pflanzenfaser aufgefunden worden. Es schien uns deshalb wünschenswert, die Höhe der Doppelbrechung für die drei technisch wichtigsten *Agave*-Fasern kennen zu lernen. Herr Dr. Alfred Himmelbauer, Assistent an der Petrographischen Lehrkanzel der Wiener Universität, hatte die Güte, die betreffenden Untersuchungen anzustellen.

Es wurde gefunden:

| | |
|--|----------------------|
| $\gamma - \alpha$ bei <i>A. sisalana</i> | 1·543—1·521 = 0·022 |
| » » <i>A. cantala</i> | 1·547—1·522 = 0·025 |
| » » <i>A. fourcroydes</i> | 1·546—1·519 = 0·027. |

Wie man sieht, ist die Höhe der Doppelbrechung bei den Fasern dieser drei Agaven, wenn auch gering, doch im Vergleich zu Fasern von *A. americana* verhältnismäßig hoch, so daß man gegebenenfalls diese Faser von den drei übrigen leicht unterscheiden können. Diese drei Fasern weichen aber in dieser Eigenschaft so wenig untereinander ab, daß sich dieselben nach der Höhe der Doppelbrechung kaum mit Sicherheit unterscheiden lassen.

Zusammenfassung einiger Hauptresultate.

1. Als Hautgewebe des *Agave*-Blattes tritt eine Epidermis auf, welche, entsprechend dem xerophytischen Charakter der Agaven, nur verhältnismäßig wenige, durchaus tief eingesenkte Spaltöffnungen führt.

In der Anordnung der Spaltöffnungen zeigt sich eine in physiologischer Hinsicht wohl zu beachtende Gesetzmäßigkeit. Es nimmt die Zahl der Spaltöffnungen von der Spitze gegen die Basis in auffallender Weise ab, so daß zweifellos der Gaswechsel im oberen Teile des Blattes ein viel regerer sein muß als im unteren. Die Blattoberseite führt häufig mehr Spaltöffnungen als die Unterseite; niemals ist es umgekehrt.

2. Das Grundgewebe gliedert sich in eine von Stranggeweben freie Blattrinde und ein die Gefäßbündel führendes Mesophyll. Die Ausbildung des Assimilationsgewebes weist

eine der Verteilung der Spaltöffnungen entsprechende Regelmäßigkeit auf.

3. Die Gefäßbündel sind je nach der Species verschieden ausgebildet. Bei den einen überwiegen hemikonzentrische Bündel (*Agave cantala*), bei den anderen collaterale Bündel (*A. americana*, *sisalana*, *fourcroydes*), worauf sich einige wichtige Unterscheidungen der technischen Faser gründen lassen. Auch in der Ausbildung der einzelnen Gefäßbündel-elemente sind zwischen verschiedenen Species Unterschiede zu konstatieren.

Die das Blatt seiner ganzen Länge nach durchziehenden Gefäßbündel zeigen in der Mitte des Blattes einen gewissen Gleichgewichtszustand zwischen den mechanischen und den ernährungsphysiologischen Elementen. Von der Mitte zur Spitze des Blattes nehmen die mechanischen Elemente des Blattes ab, während nach der entgegengesetzten Richtung die mechanischen Elemente zunehmen. Es kommt auch vor, daß an dem oberen Ende des Blattes das Gefäßbündel nur aus ernährungsphysiologischen Elementen besteht und das untere bloß mechanische Elemente führt, also ersteres in einen reinen Mestomstrang, letzteres in einen reinen Baststrang umgewandelt erscheint.

Sowohl die Verteilung der Spaltöffnungen als die Ausbildung des Assimilationsgewebes und der Gefäßbündel lehren, daß der obere Teil des Blattes mehr der Ernährung (insbesondere der Kohlensäureassimilation), der untere Teil mehr mechanischen Zwecken zu dienen habe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [123](#)

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Agave-Blattes 679-714](#)