Beiträge zur Anatomie des Chlorophyllgewebes.

Von

S. Rywosch.

Mit 7 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

1. Über einige Abietineen- und Monokotylenblätter.

Der Bau des Blattes und speziell des Mesophylls diente wohl oft zu vergleichend- und physiologisch-anatomischen Untersuchungen. Dennoch erscheint es mir nicht ganz überflüssig, einige anatomische Tatsachen über das Chlorophyllgewebe mitzuteilen. Und das um so mehr, als dank einiger Unklarheit über den Bau des Chlorophyllgewebes die physiologisch-anatomische Erklärung desselben erschwert wird.

Zum Ausgangspunkte unserer Betrachtungen wähle ich das Laubblatt (Nadel) von Pinus sylvestris. Der Bau dieser Nadel ist wohl allgemein bekannt. Schon der Querschnitt einer solchen ist grundverschieden von einem typischen Dikotylenblatte. Eine sehr auffallende Erscheinung ist die, daß wir vergebens nach merklichen Interstitien im Mesophyll suchen. Die mit den bekannten Fortsätzen versehenen Chlorophyllzellen schließen fest aneinander. Noch auffälliger ist aber der Längsschnitt. Wir sehen nämlich in radialen wie in tangentialen Schnitten (Flächenschnitten), daß die im Querschnitt fest aneinander geschmiegten Zellen gelockert sind und zwar in einer ganz bestimmten Weise. Man sieht die Zellreihen von der einen Epidermis zur anderen hin verlaufen. Diese Lamellen sind mit kleinen hie und da auftretenden Abweichungen einschichtig, und zwar finden sich zwischen den einzelnen Schichten entsprechende Luftgänge. Das ganze Blatt ist also in horizontale Zellflächen vom Querschnitt des ganzen Blattes, mit Ausnahme des Zentralzylinders, eingeteilt, welche durch die genannten Luftgänge getrennt sind.

Da dieser Bau allgemein bekannt und öfters bildlich dargestellt worden ist (Haberlandt I), so sehe ich davon ab, hier noch eine Abbildung einzuschalten.

Die lamellöse Anordnung bei Pinus hat, wie zu erwarten war, vom physiologischen Standpunkte aus eine gewisse Beleuchtung erfahren. Haberlandt legt auf diesen Bau ein ganz besonderes Gewicht und schreibt den gleichen Bau vielen anderen Koniferen, so u. a. auch den Abies-Arten, zu. Wie wir aber sehen werden, sind die anatomischen Verhältnisse bei anderen Koniferen und besonders bei der Gattung Abies nur in einem Punkte mit denjenigen von Pin. sylv. zu identifizieren, des weiteren aber, und gerade in bezug auf den lamellösen Bau, finden sich Unterschiede in der Struktur des Chlorophyllgewebes, welche nicht nur vom Standpunkte der vergleichenden, sondern auch der physiologischen Anatomie von besonderer Bedeutung sind.

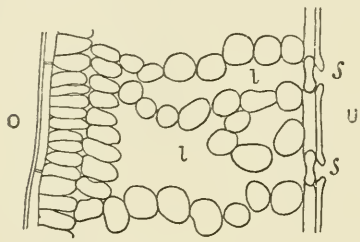

Fig. 1. Abies pectinata. Blatt. Radialer Längsschnitt. O = Oberseite, U = Unterseite, S = Spaltöffnungen, l = Luftgänge.

Ohne näher auf das sonst bekannte Bild der Abiesblätter einzugehen, erinnere ich nur daran, daß es auf dem Querschnitte von demjenigen eines Pinus sylv. etwas abweicht, da die Zellen der Oberseite einem Palisadenparenchym ähnlich sind. Was aber auf dem Querschnitte dem Pinusblatte analog erscheint, ist, daß auch bei Abies die Interzellularen fast fehlen oder ganz unmerklich sind. Erst der radiale Längsschnitt eines Abiesblattes (z. B. Ab. pect.) zeigt uns, wie weit sich die Abiesblätter von denen von Pinus unterscheiden. Während bei Pinus die Ober- und Unterseite einander gleichen, tritt bei Abies ein Unterschied im Bau beider Seiten in hohem Grade hervor. Von der unteren Epidermis laufen zum Blattinnern hin Reihen von etwa 5—6 rundlichen Zellen. Diese Zellamellen sind durch große spaltenförmige Interzellularen getrennt, und da diese Lamellen, wie unsere Fig. 1 zeigt, regelmäßig verlaufen, so erhalten wir in diesem Teile des Blattes dasselbe Bild, wie bei Pinus sylv.

Ein ganz anderes Bild zeigt die Oberseite des Abiesblattes. Die Zellen sind hier recht eng aneinander gefügt und weisen nur hie und da Interstitien auf, kurz, das Gewebe sieht palisadenartig aus. Auch die kleinen Interzellulargänge zwischen diesen palisadenähnlichen Zellen, welche am Flächenschnitt der Blattoberseite sichtbar sind, gleichen ganz solchen, wie wir sie auf den entsprechenden Flächenschnitten eines typischen Dikotylenblattes erhalten. Aus dieser Beschreibung ist ersichtlich, daß das Abiesblatt nur teilweise von Lamellen durchzogen ist — das spezifische Assimilationssystem mit den Palisaden zeigt diese Lamellierung nicht und besteht vielmehr aus einem dichten Gewebe. Und somit kann ich die anatomische Angabe Haberlandts, daß bei den Abiesarten das Assimilationsgewebe ebenso, wie bei Pinus aus Querlamellen besteht, keineswegs bestätigen.

An der Hand der Anatomie der Nadeln von Pin. sylv. und Abies pectinata will ich die physiologische Bedeutung der Lamellen besprechen. Haberlandt sieht in ihnen eine Hemmungsvorrichtung. Und zwar sollen die Luftspalten verhindern, daß die Assimilate in der Längsrichtung des Blattes, also im Chlorophyllgewebe selbst, zur Basis hinwandern. Denn würden die Stoffe von der Spitze des Blattes im Assimilationsgewebe selbst nach unten abgeleitet werden, so würde dadurch der Assimilationsprozeß beeinträchtigt werden, da die grünen Zellen zeitweise nicht nur von ihren eigenen, sondern auch von den Assimilaten der spitzenwärts gelegenen Zellen erfüllt sein würden.

Diese physiologisch-anatomische Erklärung scheint mir aber aus mehreren Gründen jedenfalls nicht erschöpfend zu sein. Schon die Tatsache, daß eine solche Lamellierung im Pflanzenreich vereinzelt ist, und selbst in der Gattung Pinus manche nicht zweiblättrige Arten etwas anders gebaut sind, könnte einige Zweifel in uns wecken. Wir müssen aber außerdem durchaus daran festhalten, daß im Blatte die Verteilung und Konzentration der osmotisch wirkenden Stoffe im allgemeinen derart sind, daß die Assimilate immer den Weg zum Leitbündel einschlagen werden. Sollte dies nicht der Fall sein, so hilft die genannte anatomische Vorrichtung nicht im geringsten — denn es könnten

ja sonst bei diesem Bau, wo alle Zellen des Querschnittes ohne Zwischenzellgänge fest verbunden sind, die Stoffe in tangentialer Richtung ungehindert wandern; die Assimilate könnten auf diese Weise den ganzen Querschnitt umkreisen und eine bestimmte Stoffmenge würde wieder in diejenige Zelle gelangen, aus der sie ausgetreten ist. Diesem Übel steht aber keine anatomische Vorrichtung im Wege! Es scheinen aber im allgemeinen die Diffusionsverhältnisse in der gesunden Pflanze in bester Ordnung zu sein — und sie bedarf der Hemmungsvorrichtungen weder in tangentialer Richtung noch nach der Blattbasis hin.

Wie vorsichtig man mit der Erklärung der Spalten als Hindernis für den Stofftransport sein muß, lehrt uns in ganz drastischer Weise der Bau des Abiesblattes. Wir haben dort sehen können, daß nur die Blattunterseite diese Querspalten aufweist — nicht aber die palisadenartige Oberseite: dem Gewebe, welches hauptsächlich die Assimilation besorgt, geht also die Lamellierung ab; die Blattunterseite dagegen hat sie in ausgesprochenster Form. Wenn die Deutung Haberlandts zuträfe, sollte man aber gerade im Palisadengewebe die Lamellierung erwarten. Der Bau des Abiesblattes widerspricht also ganz entschieden der Deutung Haberlandts vom Pinusblatt und den andern Blättern, die er zu diesem Typus zählt. Der Schlüssel für das Verständnis des Lamellenbaues im allgemeinen und z. T. der Differenzen zwischen Pinus und Abies im besonderen wird gefunden, wenn man den Luftgehalt der spaltenförmigen Interzellularen, die sich zwischen den Chlorophyllzellen befinden, beachtet.

Sowohl bei Abies, als auch bei anderen Koniferen, welche einen lamellösen Bau aufweisen (so Cephalotaxus u. a.) läßt sich eine anatomische Tatsache feststellen, welche mit dem genannten Bau in nahem Zusammenhange steht — und wie es scheint, kann eine Lamellierung nur beim Vorhandensein dieser Erscheinung statthaben. Es liegen nämlich bei diesen Blättern die Spaltöffnungen nicht wie bei typischen Dikotylenblättern zerstreut, sondern in regelmäßigen Längsreihen auf der Blattunterseite (Thomas, Mahlert). Dieser Verteilungsweise der

Spaltöffnungen entspricht nun ein mit regelmäßig angeordneten Luftgängen ausgerüstetes Chlorophyllgewebe, und zwar so, daß zumeist die großen Interzellularen die direkte Fortsetzung der äußersten Luftspalten, der Spaltöffnungen nämlich, bilden. Durch diese anatomischen Verhältnisse wird es ermöglicht, daß die Luft beim Eindringen in das Blatt nicht gleich auf größere Hindernisse stößt. Bei Pinus liegt die Sache insofern etwas anders, als die Spaltöffnungen auf beiden Seiten vorhanden sind, wenn auch ebenso, wie bei Abies in Reihen angeordnet. Nun finden wir hier, daß das undifferenzierte Blattparenchym nicht nur auf der Unterseite, wie bei Abies, sondern ganz von den großen Luftgängen durchquert wird, die Lamellierung des Chlorophyllgewebes erstreckt sich mithin auf beide Blattseiten. Man kann den Unterschied beider Blätter folgendermaßen zusammenfassen. Das Pinusblatt ist in jeder Beziehung isolateral gebaut. Das Blatt von Abies pect. mit dem Palisadenparenchym auf der Oberseite, dem Durchlüftungsgewebe samt den Spaltöffnungen auf der Unterseite erinnert dagegen an ein typisches dorsiventrales Dikotylenblatt. Daß der lamellös gelockerte Teil des Mesophylls beim Abiestypus wirklich dem Schwammparenchym entspricht, geht auch aus einer anderen Eigentümlichkeit dieses Gewebes hervor. Wie ich früher in meiner Mitteilung »Über die Palisadenzellen« besonders hervorgehoben habe, sind die Zellen des Schwammparenchyms in der Regel dickwandiger, als diejenigen des Palisadengewebes. Wir finden nun in der Tat im lockeren Gewebe der Abies- und ähnlich gebauten Koniferenblätter diese stärkere Wandverdickung. Die dicken Membranen setzen, wie ich ausführte, die Transpiration herab. Außerdem könnte die Verdickung der Membranen von mechanischer Bedeutung für das lockere Gewebe sein.

Bei Abies und Pinus haben wir Blätter kennen gelernt welche merkliche Interzellularen erst auf den Längsschnitten zeigen. Aber auch unter den Monokotylen gibt es eine Reihe von Pflanzen, welche auf dem Querschnitte weder ein Schwammparenchym noch sonst größere Zwischenzellräume aufweisen — um so ausgesprochener aber stellen sich solche auf den Längs-

schnitten ein. Haberlandt sieht in den Lücken der Monokotylenblätter ebenso wie bei den Koniferen eine Hemmungsvorrichtung für die Stoffwanderung. Ich kann mich aber in betreff dieser Pflanzen ebensowenig wie bei Abies und Pinus dieser Deutung anschließen. Wenn ich auch nach den obigen Ausführungen es für unnötig halte, die Frage hier nochmals eingehend zu behandeln, so will ich doch einiges über die Anatomie dieser Monokotylenblätter mitteilen.

Das Vorkommen von großen Luftgängen, welche erst auf dem Längsschnitte wahrgenommen werden, hat Haberlandt für mehrere Monokotylen angegeben. Wir finden z. B. solche bei den Gladiolusarten und bei Montbretia. Bei diesen Blättern sind die Chlorophyllzellen durch große spaltenförmige Interzellularen getrennt, wobei es keinen Unterschied im Bau der Unter- und Oberseite gibt. Einige Monokotylenblätter zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit Abies pectinata. So ergeben Längsschnitte von Elymus arenarius und Phormium tenax, daß die Lamellen auf der Blattunterseite weit voneinander abstehen — auf der Oberseite dagegen liegen sie recht nah beieinander.

An die bisher besprochenen Blätter, welche dadurch gekennzeichnet sind, daß ihre eigentlichen Durchlüftungsgänge erst auf dem Längsschnitte zu finden sind, schließen sich noch andere Pflanzen an, wenn sie auch anatomisch sich in einer gewissen Beziehung von ihnen unterscheiden. Und zu diesen gehören eine große Zahl von Monokotylen. Der Unterschied besteht darin, daß die Chlorophyllzellen dieser Blätter durch die Interzellularen nicht etwa in ihrem ganzen Verlauf voneinander getrennt sind, sondern es besteht vielmehr ein ausgiebiger Verband zwischen den benachbarten Zellen, welcher sich auf kleine Membranpartien beschränkt, die wie Arme oder Ausbuchtungen erscheinen. Die größeren Interzellularen finden wir hier erst auf den tangentialen Längsschnitten (Flächenschnitten).

Betrachten wir einen solchen Schnitt von einem Iris germanica-Blatt. Die allererste Zellschicht, also diejenige, welche direkt an die Epidermis grenzt, besteht zum großen Teil aus mehr oder weniger quergestreckten Zellen, welche untereinander nur kleine Interzellulargänge bilden. Schon die zweite Zellreihe

zeigt nicht unansehnliche Luftgänge, welche bei der dritten noch bedeutend an Weite zunehmen. Auch sind diese tiefer gelegenen Zellreihen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. In der Fig. 2 sind die verschiedenen Zellschichten wiedergegeben. Wir sehen hier die Zellen der zweiten und dritten Reihe so auseinanderweichen, daß sie wie ausgebuchtet erscheinen. Diejenigen Zellpartien dagegen, welche zwei Zellen verbinden, stellen armförmige Ausstülpungen dar.

Auf dem radialen Längsschnitte sind die Interzellularen weniger auffällig. Dagegen finden wir die Ausstülpungen, welche wir auf dem Flächenschnitte gesehen haben, quer durch-

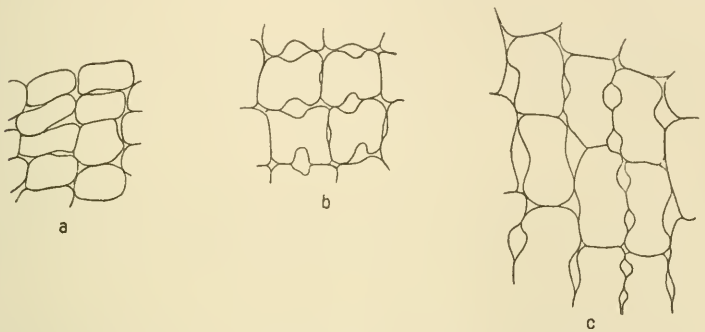

Fig. 2. Iris Germanica. Blatt, tangentialer Schnitt (Flächenschnitt): a = direkt der Epidermis anliegende Chlorophyllzellen, b = nächstfolgende Chlorophyllzellen, c = die auf b folgenden Chlorophyllzellen, i = Interzellulargänge.

schnitten. An geeigneten Stellen und bei gewissen Mikrometerschraubeneinstellungen erhält man auch dementsprechende Bilder. Man sieht entweder den Umriß einer Zelle mehr oder weniger parallelogrammförmig, oder diese Gestalt verschwindet ganz und es sind nur zwei oder mehrere rundliche Umrisse, den Armen entsprechend, festzustellen. Weniger häufig dagegen können wir am Querschnitte ähnliche Bilder finden, da die verbindenden Arme der Zellen zum großen Teil horizontal liegen und bei dieser Schnittführung also nicht so oft quer getroffen werden. So finde ich den Bau von Iris Germanica.

Bevor ich noch andere Pflanzen von ähnlichem Bau anführe, will ich hier noch erwähnen, daß Haberlandt dem Irisblatt den gleichen Bau zuschreibt, wie ihn Gladiolus aufweist. Der

Unterschied von Gladiolus besteht aber in den zwei folgenden sehr charakteristischen Merkmalen. Erstens besitzt Iris Assimilationszellen, welche zum größten Teil in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind, was man übrigens leicht übersieht, wenn nicht an dickeren oder sukzessiven Schnitten studiert wird; und zweitens entstehen die Interzellularen (welche bei Iris zum Unterschiede von Gladiolus nicht nur Horizontalspalten sind) nicht durch vollständiges Auseinanderweichen der horizontalen Zellwände, sondern die Wände sind nur an einigen Stellen voneinander getrennt (vergl. Fig. 2).

Ganz wie Iris germanica sind auch andere Irisarten gebaut, so Iris pallida und andere. Ganz ebenso, nur mit noch schöner ausgebildeten Armen und Interzellularen ist das Chlorophyllgewebe von Convallaria majalis gestaltet. Hierher gehören auch Narzissen, so z. B. Narcissus orientalis. Wir wollen der Kürze halber den Bau, welchen das Irisblatt repräsentiert, den Iristypus nennen. Er ist charakterisiert durch schwammartiges Gewebe, dessen Zwischenzellgänge auf dem Blattquerschnitte kaum oder überhaupt nicht zutage treten. Die Zellen zeigen auf den Flächenschnitten Fortsätze und Einbuchtungen in der beschriebenen Weise.

Anschließend an den Iristypus will ich eine Pinusart, welche einen ähnlichen Bau hat — ich meine die fünfnadelige Pinus Cembra — nennen. Auch andere fünfnadelige schließen sich eher diesem Typus, als dem von Pinus sylv., an. Wir sehen, daß nicht einmal bei der Gattung Pinus die lamellöse Anordnung durchgreifend ist.

Bei einigen Blättern, welche sonst den Iristypus haben, kommt es zu einem gewissen Unterschiede in der Ausbildung der Blattober- und -Unterseite. Während z. B. bei Convallaria die Ober- und Unterseite sich nicht voneinander unterscheiden, finden wir bei einigen Blättern von gleichem Bau, daß die Aus- und Einbuchtungen in den Zellen der Oberseite im Vergleich zu den Zellagen der Blattunterseite zurücktreten. Die Blätter nähern sich gewissermaßen einem dorsiventralen Typus, da sie auf der Oberseite ein festeres Gefüge zeigen, als auf der Unterseite. Die letztgenannte kleine Dorsiventralität tritt meistens bei solchen Blättern auf, welche auf der Blattoberseite keine

(oder nur wenige) Spaltöffnungen führen. So bei Veratrum album, Lilium Martagon u. a. Bei ungleicher Verteilung der Spaltöffnungen auf den beiden Blattseiten kommt es also nicht selten zu einer gewissen Dorsiventralität im Mesophyll. Die Verteilung der Spaltöffnungen allein ist aber dennoch nicht maßgebend für den dorsiventralen Bau. Man denke nur daran, daß es auch unter den Dikotylen Fälle gibt, wo die Dorsiventralität auftritt, wenn die Spaltöffnungen auch auf beiden Blattseiten auftreten. Ich will noch erwähnen, daß bei Narcissus orientalis, welcher dem Iristypus angehört, trotzdem die Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten liegen, die oberen Zelllagen etwas schwächer die Aus- und Einbuchtungen zeigen, als die der Unterseite. Man kann also nicht einmal die Regel aufstellen, daß nur das Fehlen der Spaltöffnungen auf der Oberseite stets den dorsiventralen Bau bedinge. Andererseits läßt sich aber doch ein gewisser Zusammenhang in vielen Fällen nicht leugnen.

Am Schlusse sei noch darauf hingewiesen, daß bei allen erwähnten Blättern, sowohl der Koniferen als auch der Monokotylen, die Spaltöffnungen in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen verteilt sind. Und zwar in der Art, daß die Längsachse der Spaltöffnung in der Längsrichtung des Blattes sich befindet.

Bei den angeführten Pflanzen, den Koniferen sowohl wie bei den Monokotylen, läßt es sich feststellen, wieweit die Interzellularen der Verteilung der Spaltöffnungen im Parenchym folgen. Bei anderen Pflanzen, wo die Spaltöffnungen zerstreut sind, ist der Weg der Interzellularen schwerer zu verfolgen, doch glaube ich nicht irre zu gehen, wenn ich annehme, daß man auch in diesen Fällen größere Lücken im Parenchym oft genug als die Fortsetzung der Spaltöffnungen finden wird.

2. Über die Trichterzellen.

Im Chlorophyllgewebe der Blätter findet sich eine Zellform, welche von den Autoren verschieden gedeutet wurde. Es sind Zellen, welche an einem Ende recht weit sind, während sie am anderen Ende sich verjüngen. Der Form nach werden sie von Haberlandt als Trichterzellen bezeichnet. Natürlich können

sie auch Kegel- oder kegelförmige Zellen genannt werden. Ihre physiologische Bedeutung wird vielleicht je nach dem Orte ihres Auftretens verschieden sein. In einem speziellen Falle, bei Schistostega osmundacea nämlich, hat Noll in fesselnder Weise die Form dieser Zellen mit der gegebenen Lagerung der Chlorophyllkörner und der Lichtverhältnisse dieses Moosblattes erklären können. Von anderen Autoren (Stahl) ist auch ein Versuch gemacht worden, diese Form bei den höheren Pflanzen ebenfalls in eine gewisse Beziehung zum Lichte zu bringen. Wieweit diese letztere Auffassung berechtigt ist, kann meiner Meinung nach zurzeit nicht entschieden werden, da es noch nicht genügend geklärt ist, ob überhaupt und in welchem Grade durch die gegebene Lagerung der Chlorophyllkörner in den Trichterzellen dem Blatte der höheren Pflanzen ein besonderer Nutzen erwachsen könnte. In der vorliegenden Mitteilung werde ich übrigens keineswegs die Lichtverhältnisse in den Trichterzellen berühren. Wir werden vielmehr zur Deutung der Trichterzellen als Sammelzellen Stellung nehmen; zugleich aber den Versuch machen, sie von einem neuen Gesichtspunkte aus zu behandeln.

Haberlandt hat die Meinung ausgesprochen und gegen gewisse Angriffe auch verteidigt, daß die Trichterzellen in hohem Grade für die Stoffleitung wichtig sind. Es liegen nach Haberlandt die Verhältnisse folgendermaßen. Die Palisadenzellen sitzen etwa paarweise oder in größeren Gruppen büschelförmig einer Trichterzelle auf. Da die schmalen Palisadenzellen an das weite Ende des Trichters grenzen, so hält Haberlandt diese Einrichtung für ganz besonders zur Aufnahme der Assimilate geeignet. Diese Anschauung, so sehr sie auf den ersten Blick plausibel erscheinen mag, muß aus mehreren Gründen noch geprüft werden. Vor allem muß erwogen werden, ob diese Form wenigstens in der ganzen Art ihrer Verbindung mit den Palisaden tatsächlich der Stoffableitung besondere Dienste leisten könne. In den Figuren, welche Haberlandt zur Bekräftigung seiner Auffassung anführt, sehen wir entweder nur ein paar oder eine größere Gruppe von Zellen dem breiten Trichterende aufsitzen. Es muß hier aber durchaus betont werden, daß der Gesamtdurchmesser der Zellgruppe (oder

Zellpaare im Querschnitte) etwa demjenigen des breiten Trichterendes gleich ist. Es ist hier also keine besondere Oberflächenvergrößerung zu konstatieren, welche uns veranlassen könnte, in der Trichterzelle einen Rezepienten zu erblicken. Es sind dieselben Verhältnisse, wie wir sie in einem mehrschichtigen Palisadengewebe finden — wo die tiefer gelegenen Zellen die Stoffe aus den oberen Zellen aufnehmen. Es läßt sich überhaupt schwer einsehen, inwiefern die Trichterzellen als besondere Sammelzellen, wie Haberlandt es annimmt, dienen könnten. Sehen wir auch von der Höhe der Palisaden und der der Trichterzellen ab (letztere ist meistenteils geringer), so können die Trichterzellen ganz gewiß nicht die Assimilate der Palisaden sammeln, da sie überhaupt schon schwerlich dasjenige fassen, was die Palisadenzellen führen; denn ein Kegel oder eine Pyramide haben ja nur den dritten Teil des Rauminhaltes eines Zylinders, als welcher die Palisadenzellen den Sammelzellen aufsitzen. Natürlich passen diese Berechnungen nur annähernd, da wir in den Zellen keine genauen geometrischen Körper haben. Aber nicht nur die Aufnahme und das Sammeln der Stoffe ist durch die Trichterform keineswegs begünstigt, sondern auch der weiteren Ableitung zum Leitbündel hin wird hier wenig Rechnung getragen. Die Trichterzelle nimmt nämlich in einer Zeiteinheit mit dem breiten Ende so viel Stoffe auf, wieviel gerade unter gegebenen Umständen aus der Gruppe der Palisadenzellen durch die Membranen hindurchdiffundiert. Die Diffusion findet in diesem Falle von einer Gruppe der Palisadenzellen statt, deren Gesamtdurchmesser dem breiten Ende gleich ist. Nun geschieht aber die weitere Stoffabgabe aus einer Trichterzelle mittels des schmalen Endes, so daß die Diffusionsfläche verkleinert und mit ihr die Stoffauswanderung herabgesetzt wird.

Aus diesen Ausführungen läßt sich schließen, daß wir schwerlich annehmen dürfen, daß die Trichterzellen ihre Form den Aufgaben der Stoffleitung zu verdanken haben.

Übrigens ist hier noch zu erwähnen, daß häufig die Trichterzellen kaum breiter, als die über ihnen liegenden Palisaden sind. So z. B. im Blatte von Cyclamen persicum. In

diesem Blatte haben wir auch Gelegenheit zu beobachten, wie Palisadenzellen allmählich in die Trichterform übergehen (vergl. Fig. 3). Es sei hier noch angeführt, daß bei Blättern, welche nur eine Palisadenreihe aufweisen und überhaupt keine typischen Trichterzellen haben, die Palisadenzellen häufig sich zum Blattinnern hin etwas verjüngen. In einigen Fällen bildet sich diese einzige Palisadenschicht geradezu zu typischen Trichtern aus — und das auch in Fällen, wo die Pflanzen ganz frei wachsen und dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind. Wir finden solche typische Trichterzellen z. B. bei Papaver somniferum (vergl. Fig. 4).

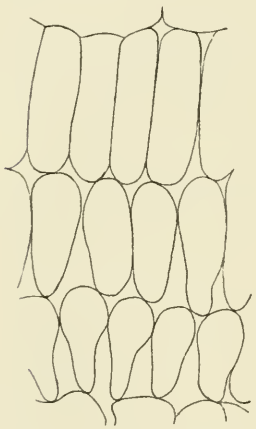

Fig. 3. Cyclamen persicum. Blattquerschnitt.

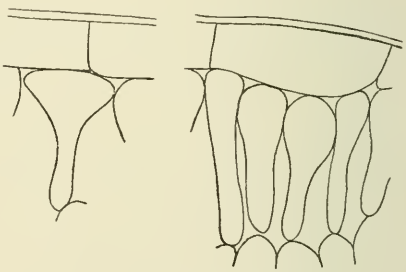

Fig. 4. Papaver somniferum. Blattquerschnitt.

Von Bedeutung für unsere weiteren Betrachtungen sind die Ausführungen von Warming. Dieser Autor weist darauf hin, daß die durch die Trichterform erlangte Verschmälerung häufig ganzen Zellgruppen zukommt. Das ist so zu verstehen, daß mehrere Zellen sich in der Art aneinander legen, daß ihre etwas verjüngten Enden nach unten hin stark zusammenneigen und mithin zeigt die Gruppe zur Epidermis hin eine breite Basis, zum Blattinnern hin dagegen ein schmäleres Ende. Er nennt diese Verschmälerung die deltoide Form, welche Bezeichnung er auch auf die einzelne Trichterzelle anwendet. Was die physiologische Bedeutung dieser Form anbelangt, so akzeptiert

er die Haberlandtsche Lehre keineswegs. Er glaubt vielmehr, daß das Blatt sich überhaupt bestrebt oder aus physiologischen Gründen bestreben muß, um so größere Interzellularräume zu bilden, je ferner im dorsiventralen Blatte die Zellen von der Blattoberseite liegen (Ref. Justs Jahresberichte. **25,** 524).

Die anatomischen Angaben Warmings lassen sich, meiner Erfahrung nach, oft bestätigen. Ihre physiologische Deutung ist von ihm aber nicht genügend begründet und nur ganz allgemein gehalten.

In den oben besprochenen Arbeiten über die Trichterzellen behandelten die Forscher nur solche Trichterzellen, welche unter den spezifischen Palisaden liegen. Es scheint mir aber, daß das Auftreten ähnlich gebauter Zellen und Zellgruppen an ganz anderen Stellen in einer bestimmten Weise die Frage beleuchten könnte. In den folgenden Zeilen werde ich einige solcher Zellen resp. Gruppen von Zellen behandeln, welche in der Nähe von Spaltöffnungen sich befinden.

Zum Apparate der Spaltöffnungen gehört eigentlich auch die Atemhöhle, obgleich sie bekanntlich nicht etwa durch das Auseinanderweichen der Schließzellen selbst zustande kommt. Die Atemhöhle wird in gewissen Fällen durch verschiedene Umänderungen der Zellen unter den Spaltöffnungen gebildet, in anderen wieder sind die Zellen nur ganz wenig modifiziert. So behalten sie z. B. an der Unterseite des dorsiventralen Dikotylenblattes nicht selten die Gestalt des übrigen Schwammparenchyms, nur daß sie unter den Spaltöffnungen auseinander weichen.

Es liegt mir fern, hier auf alle Verschiedenheiten der Atemhöhlenbildung einzugehen, obgleich das nicht nur anatomisch, sondern auch physiologisch recht interessant wäre. Ich will vielmehr einige Fälle anführen, wo die Atemhöhle durch Trichterzellen gebildet oder begrenzt wird. So läßt sich z. B. diese Erscheinung an Blättern beobachten, deren Oberseite mit dem spezifischen Palisadengewebe Spaltöffnungen führen. Hier ist eben zu bemerken, daß die Verjüngung der Zellen nicht dem Blattinnern zugekehrt ist, sondern das weitere Ende ist nach innen gelegen. Unsere Fig. 5a stellt einen Querschnitt durch das Blatt von Agrostemma githago dar.

Bei normal ausgebildeten Palisaden führt die Blattoberseite hier auch Spaltöffnungen. Diejenigen Palisadenzellen, welche die Spaltöffnung begrenzen, sind aber etwas umgestaltet, indem sie sich nach der Spaltöffnung hin verjüngen. Solche Fälle sind nicht gerade selten, besonders da, wo die Spaltöffnungen nicht direkt in eine weite Atemhöhle münden.

Recht instruktiv sind z. B. die Chlorophyllzellen, welche an die Spaltöffnungen der Blattoberseite von Cirsium lanceolatum grenzen; Fig. 5b zeigt, daß sie sich spindelförmig nach beiden Seiten verjüngen — sowohl nach der Spaltöffnung hin wie auch zum Schwammparenchym. Die anderen Palisadenzellen der Blattoberseite sind normal gebaut.

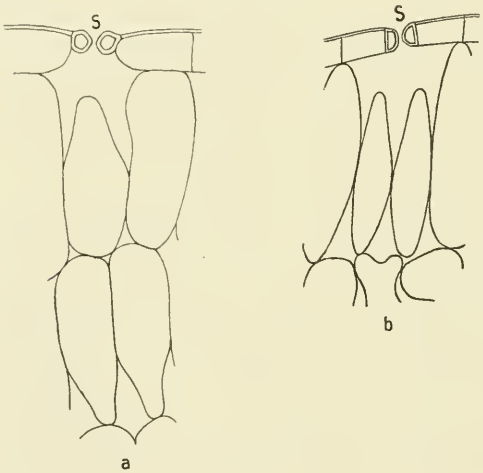

Fig. 5.

Die Verjüngung von Chlorophyllzellen kann also sowohl nach dem Blattinnern als auch nach den Spaltöffnungen hin statthaben. Wir wollen es versuchen, diese anatomischen Tatsachen mit der Hauptfunktion des Chlorophyllgewebes — der Assimilation — in Einklang zu bringen.

Bekanntlich tritt die Luft in ein Blatt durch die Spaltöffnungen ein, um sich dann nach allen Richtungen hin zu verteilen und bis in die kleinsten Interzellularen vorzudringen. Beim Eintritt in das Blatt stößt aber die Luft nicht direkt auf die engsten Zwischenzellgänge. Sie erreicht zuerst die Atemhöhle. Es scheint eben, daß dem ersten Eintritt nicht große Hindernisse wie etwa durch ein enges Palisadenparenchym in den Weg gestellt werden sollen. Bei Agrostemma, Cirsium und ähnlich gebauten Blättern wird das Eindringen der Gase durch die Verschmälerung der Palisadenzellen zur Spaltöffnung hin erleichtert. Dort wo die durch Spaltöffnungen eingetretene

Luft erst das Schwammparenchym zu passieren hat — bewegt sie sich durch die großen Lücken in diesem Gewebe, bis sie das Palisadengewebe erreicht. Meistenteils aber sind die noch palisadenartig gestreckten Zellen, welche direkt an das Schwammparenchym grenzen, in der Richtung zu diesem verjüngt, und das sind eben die bekannten Trichterzellen. Diese Fälle lehren uns, daß die Palisadenzellen häufig in der Richtung zur eintretenden Luft hin sich verschmälern und zuspitzen, und auf diese Weise wird das Gewebe gelockert.

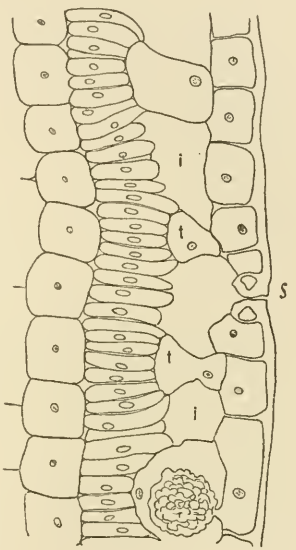

Fig. 6.

Dieses Prinzip der Verjüngung im assimilierenden Gewebe zur Luftquelle hin tritt uns in schöner Ausbildung in den Atemöffnungen mancher Marchantiaceen entgegen. Bekanntlich richten bei diesen die äußersten Zellen ein lang ausgezogenes freies Ende nach der Atemöffnung hin, während sie mit ihrer breiten Basis den tiefer gelegenen Zellen aufsitzen (vergl. Haberlandt III Fig. 186).

Es wurde schon erwähnt, daß in gewissen Fällen Zellgruppen als Ganzes nach dem Blattinnern hin sich verjüngen. Nach meinen Erfahrungen über Verjüngung der einzelnen Zellen schien es mir nicht unwahrscheinlich, daß bei gewissem Blattbau auch eine nach außen gerichtete Gruppenverjüngung auftreten könnte. Nach einigem Suchen ist es mir gelungen, in Salsola Soda eine Pflanze zu finden, welche den vermuteten Bau tatsächlich aufweist. Führen wir einen Querschnitt durch das Blatt von Salsola Soda, so nimmt man von zusammenneigenden Gruppen nichts wahr. Erst der radiale Längsschnitt zeigt, wie die Fig. 6 es vergegenwärtigt, den angedeuteten Bau.

Zwischen dem Palisadenparenchym und der Epidermis finden sich recht große Luftgänge — in der Figur mit i bezeichnet. Ähnlich an Form und Größe ist die Atemhöhle. Das eigen-

artige an dem ganzen Bilde ist, daß die Palisadenzellen sich zu den Zellen, welche unter der Epidermis liegen, gerade in derselben Weise zusammenneigen, wie das Haberlandt und Warming beschreiben. Nur liegt der Unterschied darin, daß in jenen Fällen das Zuneigen zu solchen Zellen statthat, welche tiefer nach dem Zellinnern hin gelegen sind, bei Salsola Soda dagegen ist die Zelle, an welche sich die Gruppe verjüngend anschließt, nach außen hin gelegen.

Wenn ich es auch nach den obigen Ausführungen für überflüssig halte, auf die physiologischen Erklärungen dieser anatomischen Erscheinungen näher einzugehen — so muß ich doch darauf hinweisen, daß der ganze Bau dieser Blattpartie ein ganz ähnliches Bild zeigt, wie dasjenige, welches Haberlandt zur Annahme veranlaßt hat, daß dieser Bau ganz besonders im Dienste der Stoffleitung stehe. Ich will hier nur hinzufügen, daß nicht nur die sich zusammenneigenden Palisadenzellen, sondern auch ganz besonders die Zellen, an welchen sich die Gruppen vereinigen, in ihrer Form den von Haberlandt beschriebenen sehr ähnlich sind — es sind mehr oder weniger trichter- bis sanduhrförmig gebaute Zellen. Und ebenso wie wir in diesem Bau eine Anpassung an die Durchlüftung erblicken, so handelt es sich auch in den von Haberlandt beschriebenen Fällen um Einrichtungen, welche der Durchlüftung dienen.

3. Über die Palisadenzellen.

Über die Palisadenzellen liegt uns eine sehr umfangreiche Literatur vor, ich muß aber an dieser Stelle davon absehen, alles oder auch das meiste, was über diese Zellform geschrieben worden ist, zu berücksichtigen. Ich will mich vielmehr damit begnügen, die physiologischen Betrachtungen, welche an die Palisaden geknüpft worden sind, in Kürze anzuführen. Es seien zuerst die Areschougsche Arbeiten erwähnt.

Areschoug hat nämlich an großem Material die Beobachtung gemacht, daß das Palisadengewebe besonders den Pflanzen trockner Gegenden und Standorte eigen ist. Er stellte daraufhin den Satz auf: die Palisaden schützen die Pflanzen gegen starke

Transpiration. Diese Auffassung hat bald viele Anhänger gefunden, zumal die von ihm angeführten Tatsachen sich leicht bestätigen lassen.

Ich will hier einige Schwierigkeiten anführen, welche dieser Theorie im Wege stehen. Schon die allgemeine Betrachtung der Palisadenzellen ermuntert uns keineswegs, sie als Schutz gegen Transpiration anzusehen. Ist es doch Tatsache, daß die Palisadenzellen untereinander Interzellularen führen, was auf dem Flächenschnitt stets leicht nachzuweisen ist. Da aber die Palisadenzellen recht schmal sind, so ist die Oberfläche für den Gasaustausch eine relativ große — was natürlich die Kohlensäureaufnahme begünstigt. Da aber die Transpiration auch durch die freien Zellwandpartien stattfindet, so kann sie schwerlich durch die schlanke Form der Palisaden herabgesetzt werden. Außerdem muß ich besonders betonen, daß im allgemeinen die Palisadenzellen nicht nur relativ dünnere Membranen als die Schwammparenchymzellen haben, sondern auch überhaupt recht feine Zellhäute besitzen, was natürlich die Transpiration nur steigert. Schon hieraus würde sich der Schluß ziehen lassen, daß die Palisaden gute Transpirationszellen sind. Diese Ansicht wird aber durch die Beobachtungen von Hesselmann in hohem Grade unterstützt. Er fand nämlich, daß unter den auf schwedischen Wiesen wachsenden Pflanzen diejenigen Arten am stärksten transpirieren, bei welchen das Palisadengewebe besser ausgebildet ist. Noch weniger stimmt mit der Areschougschen Theorie die Tatsache überein, daß bei vielen Schwimmpflanzen, z. B. Potamogeton natans u. a., sich gut ausgebildete Palisaden finden.

Zu erwähnen ist noch die von Volkens gemachte Beobachtung, daß bei Polygonum amphibium die Schwimmblätter ein besser entwickeltes Palisadenparenchym haben, als die Luftblätter. Und das ist auch dann der Fall, wenn die Landpflanzen die gleiche Beleuchtung wie die Wasserpflanzen genießen (vergl. meine Mitt. Ber. d. d. bot. Ges. 1907). Ich will hier noch anführen, daß ich bei Sagittaria sagittifolia gut ausgebildete Palisaden fand, sowohl bei den Blättern, deren Blattfläche hoch über dem Wasserniveau hervorragt, als auch bei den Schwimmblättern; etwas schwächer ausgebildet waren sie dagegen bei

Exemplaren, welche ich Standorten, die im Sommer ausgetrocknet waren, entnommen hatte.

Wenn wir alles hier gesagte zusammenfassen, so läßt sich schwerlich ein einheitlicher Schluß ziehen. Denn einerseits ist Tatsache, daß trockner Standort das Palisadengewebe fördert — andererseits dagegen, daß gerade bei den Schwimmpflanzen das Palisadenparenchym gut entwickelt ist — ja sogar ausgiebiger, als bei den trocknen Pflanzen (Polygonum amph.). Bevor ich zu meinen eigenen Betrachtungen übergehe, will ich hier noch die Ausführungen von Eberdt erwähnen. In seinen Arbeiten finden wir sehr wichtige Angaben, die Frage betreffend, ob zur Bildung der Palisaden besonders günstige Beleuchtungsverhältnisse nötig sind. Seine allgemeinen Schlüsse über die Palisaden sind aber nicht mit genügender Klarheit ausgesprochen. Einerseits hält er mit anderen, besonders mit Kohl, daran fest, daß das Schwammparenchym das transpiratorische Gewebe ist, andrerseits nimmt er an, daß da, wo ergiebig assimiliert und transpiriert werden soll, sich die Palisaden stark entwickeln.

Vor einigen Jahren teilte ich in einer kleinen Arbeit (Ber. d. d. bot. Ges. 1907) einige Resultate meiner Studien über das Palisadenparenchym mit. Und zwar führten mich diese zur Annahme, daß die Streckung der Palisaden zum Leitbündel hin die Wasserbewegung erleichtere. Auf diese Weise glaubte ich erklären zu können, wieso z. B. schwimmende Pflanzen einerseits und Pflanzen trockner Gegenden andrerseits in der Bildung der Palisaden bevorzugt sind. Wir haben nämlich in beiden Fällen Blätter vor uns, welche viel transpirieren, und mithin müssen wir in ihnen eine bedeutende Wasserströmung voraussetzen. Daß die Veranlassung zu einer ausgiebigen Transpiration in beiden Fällen eine ganz verschiedene ist, ist dabei ganz gleichgiltig. Bei den Schwimmpflanzen wird die Transpiration dadurch gesteigert, daß bei ihnen die Wasseraufnahme erleichtert und sie mithin wasserreich sind; bekanntlich steigt aber die Verdunstung mit dem Wassergehalt der Pflanze. Die Pflanzen trockner Gegenden dagegen verlieren viel Wasser, weil die trockne Luft sie dazu veranlaßt. Zur Unterstützung dieser Erklärungen führte ich noch an, daß bei Pflanzen trocknen Stand-

ortes die Palisaden recht schwach entwickelt sind, wenn Sukkulenz, welche die Transpiration herabsetzt, eintritt.

Wie sehr das feuchte Medium die Palisadenbildung fördert, habe ich durch folgenden Versuch zu beweisen gesucht. Eine große Anzahl von Sedum Maximowiczi-Pflanzen wurden in Töpfe gepflanzt. Nun wurden diese ganz verschieden begossen, so daß wir ganz trocken wachsende Exemplare erhielten, und andererseits in sehr feuchtem Boden vegetierende Pflanzen vor uns hatten. Es wurde zugleich mit der größten Aufmerksamkeit darauf geachtet, daß alle Töpfe möglichst gleich vom Sonnenlichte beschienen würden. Das Resultat blieb nicht aus — das

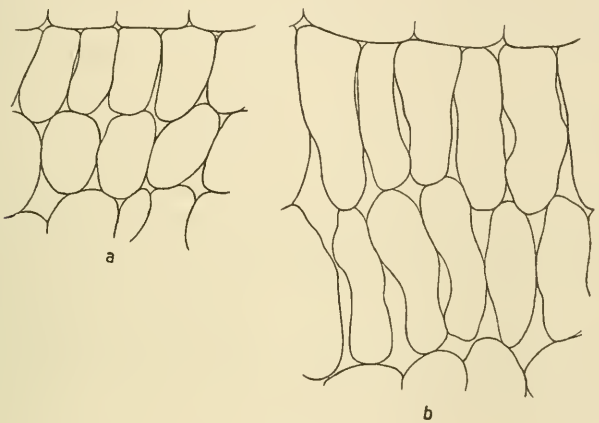

Fig. 7.

grüne Gewebe hatte sich tatsächlich verschieden entwickelt. Was das Palisadengewebe betrifft, so nahm seine Ausbildung mit der Feuchtigkeit des Bodens recht ansehnlich zu. Fig. 7 vergegenwärtigt uns die Ausbildung der Palisaden bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit. Während das Blatt der trocken stehenden Pflanze schwach ausgesprochene Palisaden aufweist (Fig. 7 a), finden wir bei der feuchten Pflanze sehr stark entwickeltes Palisadenparenchym (Fig. 7 b). Es erhellt wohl aus diesem Versuche, daß nur der durch die Bodenfeuchtigkeit gesteigerte Wasserstrom die Palisadenbildung begünstigt hat.

Meine Auffassung, daß die Streckung der Palisaden die Wasserbewegung begünstige, schloß sich eigentlich an das von

Haberlandt aufgestellte Prinzip an, daß die langgestreckten Palisadenzellen eine ergiebigere Stoffableitung aus dem Chlorophyllgewebe ermöglichen[1]. Ich glaubte mithin durch die Längsstreckung der Palisaden wäre sowohl der ableitende Strom, als auch der wasserzuführende Strom in den gleichen Zellen begünstigt.

Gegen diese von mir hervorgehobene Bedeutung der Längsstreckung der Palisaden für die Wasserleitung hat sich Haberlandt in einer Anmerkung der Physiologischen Anatomie (IV. Auflage, S. 276) ausgesprochen. Er schließt mit den Worten: »Mit der Wasserleitung haben derlei Differenzen nichts zu tun«. Es ist mir eigentlich, vom allgemeinen Standpunkte aus, nicht recht klar, wie man einer Pflanzenzelle einen Bau, welcher die Stoffleitung begünstigt, zuschreiben und zugleich eine Begünstigung der Wasserleitung in Abrede stellen kann. Denn fehlen nun einmal Querwände in der Richtung von der Epidermis zum Leitbündel hin, und wird nun einmal dadurch der Transport der Assimilate zum Leitbündel erleichtert, so wird zweifellos auch das Wasser aus dem Leitbündel zum Assimilationsgewebe sich leichter fortbewegen können. Und ich glaube, es braucht nicht einmal erwähnt zu werden, daß in der Pflanze durch Streckung und Perforation der Elemente für den Wassertransport (Gefäßebildung) ebenso gesorgt ist, wie für die Leitung der Baustoffe (Siebröhrenbildung).

Haberlandt weist meine Annahme mit folgender Begründung zurück: ». . . daß ein nennenswerter Wasserstrom aus den Gefäßbündeln und dem Schwammparenchym durch das Palisadengewebe gegen die oberseitige Epidermis des Blattes schon deshalb nicht existieren kann, weil die obere Epidermis meist spaltöffnungslos und ihre kutikuläre Transpiration sehr gering ist«.

Hierzu muß ich bemerken, daß bei der Annahme, daß die Transpiration im Palisadengewebe nur durch die

[1]) Dazu will ich aber bemerken, daß ich mich Haberlandt nur anschließe, sofern von einer Begünstigung der Stoffleitung durch die gestreckten Zellen die Rede ist. Es liegt mir aber die Annahme fern (vergl. Haberlandt I, S. 115 ff.), daß die Stoffe, wenn die Zellen in einer anderen Richtung, als zum Leitbündel hin, gestreckt sind, nicht zu diesem hinwandern.

oberseitige Epidermis erfolgt, tatsächlich von einer merklichen Verdunstung und einem ausgiebigen Wasserstrom im Palisadengewebe keine Rede sein könnte. Diese Annahme ist aber irrtümlich. Die Palisadenzellen transpirieren nämlich ebenso, wie das Schwammparenchym, fast ausschließlich in die sie umgebenden Zwischenzellräume — und aus diesen schlägt der Wasserdampf den Weg zu den besonderen Ausführungsgängen ein. Ich möchte nur gerade hinweisen auf die klare Darstellung, welche Haberlandt für die Zirkulation anderer Gase (CO_2) im Assimilationsgewebe gibt. Da heißt es: »auch die unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Palisadenzellen beziehen die Kohlensäure aus den angrenzenden Interzellularräumen und nicht durch Vermittlung der Epidermis« (III, S. 401).

Dem muß eben hinzugefügt werden, daß wie der Gasaustausch auch die Ausscheidung des Wasserdampfes aus den Palisadenzellen durch die freien Membranen erfolgt. Und da das dünnwandige Palisadengewebe mit der großen transpirierenden Oberfläche noch ganz besonders der Sonne exponiert ist, so muß angenommen werden, daß in ihm ein ergiebiger Wasserstrom statt hat.

Ich will hier noch eine Bemerkung Haberlandts berühren, welche zu einer nicht ganz richtigen Vorstellung führen könnte. Bei Asphodelus (mir lag ein Gartenexemplar mit dreikantigen weißgestreiften Blättern vor) bemerkte ich, daß die den Spaltöffnungen näher gelegenen Zellen heller gefärbt, aber zugleich bedeutend länger waren, als die den Spaltöffnungen ferner gelegenen Palisaden. Ich glaubte, diese Streckung durch die größere Transpiration, welcher sie in der Nähe der Spaltöffnungen ausgesetzt sind, erklären zu können. Es war klar z. T. aus der Abbildung, aber besonders aus dem Text, daß hier von Zellen die Rede war, welche in gleicher Entfernung von der Epidermis sich befanden — da heißt es nämlich: »diese verschieden gestreckten Zellen könnten hier durch stärkere und schwächere Beleuchtung nicht erklärt werden, denn alle Zellen sind dem Lichte gleich ausgesetzt« (l. c., S. 105).

Haberlandt übersah das und glaubte, ich rede von der Längezunahme der tieferen Reihen. Darauf gibt er folgende

Erklärung: ». . . daß die unteren Palisadenzellen nicht nur die eignen Assimilate, sondern auch die der darüber befindlichen Palisadenzellagen abzuleiten haben«. Diese Bemerkung könnte zur Annahme verleiten, daß die tiefer gelegenen Zellen des Palisadengewebes allgemein auch die längeren sind. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse eher umgekehrt — denn in den meisten Fällen nimmt die Streckung der Palisaden mit der Entfernung von der Epidermis ab.

Literatur.

Areschoug. 1. Der Einfluß des Klimas usw. Jahrb. d. bot. Gartens Berlin. 1882. **2.**
2. Bibliotheka Botanica. 1902. Heft 6.
3. Flora. 1906.

Eberdt. 1. Beitrag zu den Untersuchungen über die Entstehungsweise des Palisadenparenchyms. Diss. Freiburg. 1887.
2. Über das Palisadenparenchym. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.**

Haberlandt. 1. Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebessystems usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. **13.**
2. Über das Assimilationssystem. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. **4.**
3. Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Auflage. 1909.

Hesselmann. Zur Kenntnis des Pflanzenlebens Schwedischer Laubwiesen. Beih. bot. Centralbl. 1904.

Mahlert. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie usw. Bot. Centralbl. 1885. **24.**

Rywosch. Über die Palisadenzellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25.**

Thomas. Zur vergleichenden Anatomie der Koniferen-Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—1866. **4.**

Volkens. Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. d. bot. Gartens Berlin. 1884. **3.**

Warming. Halofyt-Studier. k. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 1897. (Ref. Justs Jahresbericht. **25.**)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Rywosch Solom

Artikel/Article: Beiträge zur Anatomie des Chlorophyllgewebes. 257-278