Über Wirrzöpfe an Salix.

Von **Otto Renner**, München.

Tubeuf erwähnt in einer Mitteilung über die „Wirrzöpfe und Holzkröpfe der Weiden“ [1]), daß die Wirrzöpfe „teils durch Wucherungen der Blattknospen, teils durch Wucherungen und Vergrünungen weiblicher Blüten“ entstehen. Küster [2]) weist ausdrücklich darauf hin, daß aus männlichen Kätzchen hervorgegangene Weidenwirrzöpfe nicht bekannt seien, während er über einen Fall von Prolepsis männlicher Infloreszenzen ohne Verbildung berichtet. Unter anderen Schlagwörtern werden sich aber in der Literatur jedenfalls genug Vorkommnisse finden, die hierher zu zählen sind. Zwischen den typischen Wirrzöpfen und kaum vergrünten Kätzchen findet sich eine kontinuierliche Reihe von intermediären Umbildungsstadien, und solange die Ätiologie für keinen Fall sicher aufgeklärt ist, liegt kein Grund vor, den extremen Fällen einen besonderen Platz zu reservieren. Es soll hier jedoch nur eine Arbeit neueren Datums von Velenovský [3]) berücksichtigt werden, der seinerseits die ältere Literatur verglichen hat. Aber es fehlt auch nicht ganz an solchen Beobachtungen über Vergrünung männlicher Kätzchen, die ausdrücklich zu den Wirrzöpfen in Beziehung gebracht werden. Ungefähr zur selben Zeit mit Küsters Publikation machte A. Toepffer [4]) eine kurze Mitteilung über Wirrzöpfe an Weiden, wobei er, unter Bezugnahme auf die Angabe von Tubeuf, auch zwei Fälle erwähnt, in denen die krankhaften Bildungen aus männlichen Kätzchen hervorgegangen waren.

Der Verfasser fand nun im Oktober Verlaubung männlicher Blüten bei proleptisch entfalteten Kätzchen von Salix alba f. pendula an einem Baum, der augenscheinlich Jahr für Jahr im Sommer zahlreiche Wirrzöpfe produziert. Die Kätzchen, welche zuletzt ausgetrieben und sich kaum gestreckt hatten, wichen im Aussehen von normalen wenig ab. Die Staubblätter waren großenteils in weißes Filament und gelbe Anthere gegliedert, doch auch oft mehr oder weniger vergrünt, wobei die rudimentären Pollensäcke immer noch irgendwo auf der Fläche oder am Rand der ziemlich breiten, lanzettlichen, behaarten Spreiten zu finden waren. Die Diskusdrüsen waren manchmal beide noch fleischig und

---

1) Naturwissensch. Zeitschrift f. Land- und Forstwirtschaft, 2. Jahrg., Heft 8.

2) Notiz über die Wirrzöpfe an Weiden. Naturwissensch. Zeitschrift, 3. Jahrg., Heft 3.

3) Vergleichende Studien über die Salix-Blüte. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII, pag. 124.

4) Teratologisches und Cecidiologisches von den Weiden. Allgem. Bot. Zeitschr. für Systematik etc., Nr. 5, Jahrg. 1905.

kahl, doch fehlten immer die Wasserspalten an der Spitze, die wohl der Ausscheidung des Nektars dienen, und dabei war fast allgemein eine Spaltung in pfriemliche Stücke zu beobachten. Die Zahl der Teilungsstücke war bei dem hinteren, der Kätzchenspindel zugewendeten Nektarium regelmäßig zwei (Fig. 1), bei dem vorderen, an die Braktee anstoßenden bewegte sie sich zwischen zwei und fünf, wenn die Spaltung nicht überhaupt unterblieben war (Fig. 6). Die beiden aus der adossierten Drüse hervorgegangenen Teile waren aber auch sehr häufig als völlig getrennte, linealische, grüne, behaarte Blättchen entwickelt (Fig. 5), und endlich nahm die Stelle des hinteren Nektariums dann und wann ein kleiner Sproß mit wenigen Laubblättchen ein (Fig. 2, 3, 4). Die vordere Drüse war nie so stark verbildet.

In anderen Kätzchen, die sich nach der Sprengung der Knospenhülle bedeutend gestreckt hatten, war die Umbildung soweit vorgeschritten, daß eine Zurückführung der hier auftretenden Gebilde auf die Organe

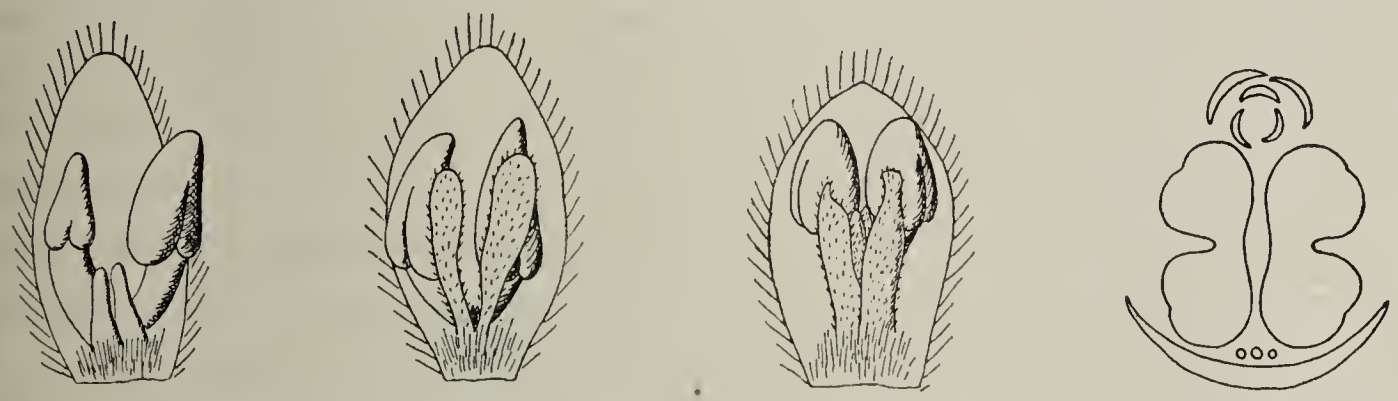


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

der männlichen Blüte nicht mehr möglich erschien. In den Achseln der mehr oder weniger laubblattartigen, manchmal mit kleinen Nebenblättern versehenen Deckschuppen hatte sich in einem Kätzchen überall ein kleiner unverzweigter Laubsproß mit einer ganzen Anzahl von schmalen Blättchen entwickelt. In einem anderen Fall waren die Deckschuppen an ihren verlängerten Achselsprossen hinaufgewachsen, die Verlängerung der Sproßachsen über die Anwachsstelle hinaus war aber nicht mit Sicherheit zu erkennen; vielmehr trugen die vergrößerten, in Form eines einseitig aufgeschlitzten Bechers entwickelten Brakteen in ihrem Grund eine größere Anzahl von Laubsprossen, die kaum sämtlich durch Verzweigung des Achselsprosses erster Ordnung, sondern eher teilweise als Neubildungen entstanden sein dürften. Die Anordnung dieser Sprosse war sehr wechselnd. Verhältnismäßig häufig standen der Kätzchenspindel zugewendet zwei Sprosse mit wenigen, relativ großen Blättern, an das Deckblatt anstoßend ein ähnlicher Sproß, und der Mittelgrund war bedeckt von mehreren knospenförmigen Sprößchen mit sehr kleinen zahlreichen Blättern.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Toepffer hatte der Verfasser auch Gelegenheit männliche Wirrzöpfe von Salix incana zu untersuchen, die von demselben Baum stammen wie die von Toepffer a. a. Ort kurz beschriebenen. Am 15. April 1905 gesammelte männliche Zweige tragen je mehrere normale Kätzchen und wenige veränderte, die durch plumpere Form und vergrößerte Brakteen auffallen. In der Achsel jedes Deckblattes sind einmal die beiden normalerweise auftretenden Staubblätter mit gelben Antheren und kurz gebliebenen Filamenten zu finden; dann gegen die Kätzchenachse hin 8—12 akzessorische Stamina mit kurzem Filament und grüner, dicker, aus 4—6 Längswülsten gebildeter Anthere; endlich um den ganzen Komplex von Staubblättern herum zahlreiche Laubblättchen, am schwächsten zwischen

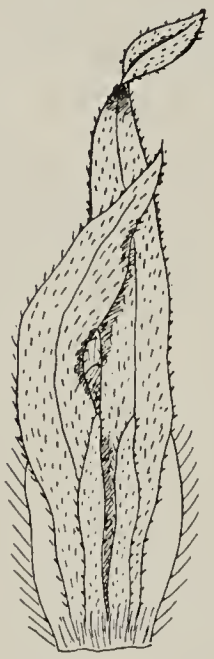


Fig. 5.



Fig. 6.

der Braktee und den Stamina, am stärksten auf den Seiten entwickelt. Vom Diskus — Salix incana besitzt nur den hinteren Zahn — ist kein unzweideutiger Überrest zu finden. In anderer Weise umgebildet sind die Blüten an Zweigen, die am 24. Juni 1904 eingelegt wurden. Auch hier sind die normalen Staubblätter als solche überall erhalten. Auffallend ist nur die durchgehends beobachtete Gliederung der Filamente, die in gesunden Blüten fehlt. Die Staubfäden besitzen nämlich ein kurzes dickes Fußstück, dem der etwa fünfmal längere, bei Berührung sich leicht ablösende fadenförmige Teil aufgesetzt ist. Die Lebensdauer der Staubblätter war also über das gewöhnliche Maß hinaus verlängert, aber eine Zurücksetzung in der Ernährung gegenüber den zu weiterem Wachstum befähigten Teilen ist durch die Abgliederung, die allem Anschein nach schon ein Vertrocknen der Filamente eingeleitet hatte, doch angedeutet. Überzählige Staubblätter sind nicht zur Entwicklung gekommen, dafür sind zahlreiche kleine Laubsprosse mit

gezähnten Blättchen vorhanden, so daß die Blüten wie bei Toepffer die „Form kleiner gefüllter Röschen“ zeigen. Gewöhnlich ist zwischen die ganz versteckten Stamina und die Braktee ein sehr kleines Sprößchen eingeschoben, mehrere Sprosse stehen seitlich, und die größte Zahl ist gegen die Spindel hin entwickelt. Von der Drüse fehlt wieder jede sichere Spur. Ob die akzessorischen Blätter und Sprosse sämtlich als selbständige Neubildungen aufgetreten sind oder teilweise der Diskusanlage ihre Entstehung verdankten, läßt sich nicht entscheiden. Die dritte Möglichkeit, daß sie alle auf den Diskus zurückgehen, ist aber jedenfalls abzuweisen, weil die fraglichen Bildungen über die Seiten der Blüte bis nach vorn übergreifen, also über einen viel größeren Raum sich ausbreiten als der ist, den das Nektarium sonst einnimmt.

Noch einen Schritt weiter geht die Verbildung an einem Kätzchen, das nach der Versicherung des Herrn Toepffer von einem im Münchener botanischen Garten kultivierten männlichen Exemplar der Salix pentandra stammt. In der Achsel der laubigen Deckblätter stehen zahlreiche Laubsprosse von der verschiedensten Größe, die Staubblätter fehlen. Von dem oben bei Salix alba an letzter Stelle beschriebenen Fall unterscheidet sich dieses Vorkommen nur durch die größere Zahl und stärkere Ausbildung der Sprosse, in die die einzelne Blüte aufgelöst erscheint.

Die Zeichnungen Küsters a. a. Ort gaben Veranlassung, auch an verbildeten weiblichen Blüten zu untersuchen, ob die serialen Beisprosse des in der Fruchtknotenhöhle zur Entwicklung gelangenden Sprosses auf den Diskus sich zurückführen lassen. Das dem Münchener Garten entnommene Material, ein weibliches Kätzchen von Salix rubra, verdankt der Verfasser der Freundlichkeit des Herrn Dr. Roß. Im unteren Teil der Infloreszenz findet sich hier eine Anzahl von fast normalen Blüten mit kaum verändertem Fruchtknoten und wohl entwickeltem hinterem Nektarium; das vordere fehlt bei Salix rubra regelmäßig. An der Stelle des hinteren Diskuszahns, also wohl aus dessen Anlage hervorgegangen, sind in den oberen vergrünten Blüten vor dem stark vergrößerten Fruchtknoten, in dessen Innerem die Blütenachse durchgewachsen ist und zahlreiche Blätter produziert hat, wenige ziemlich große Blätter zu sehen, meistens zwei in Transversalstellung, doch auch oft drei oder nur eines, und gewöhnlich um deren Basis herum noch ein geschlossener Kranz von winzigen krümeligen Sproßanlagen (Fig. 7, 8, 9). Wie Längsschnitte zeigen, gehören diese Blätter einem Sproß mit sehr kurzer Achse an, dessen unregelmäßig verzweigte Spitze zahlreiche winzige Blättchen trägt und zwischen den ersten großen, seitlich eingerollten Blättern versteckt ist. Dieselbe Eigentümlichkeit des Wachstums zeigt übrigens auch der im Innern des Frucht-

knotens entstandene Sproß, bei dem schon Appel[1]) etwas Ähnliches wahrgenommen hat. Zwischen Fruchtknoten und Deckschuppe fehlt jede Neubildung. An diesen Fall scheint die Beobachtung von Küster sich anzuschließen, der vor und hinter dem Pistill je einen Sproß mit zwei bis vier großen Blättern gefunden hat, wobei der hintere dem vorderen gegenüber immer merklich gefördert war. Vielleicht gehört die hybride Form, die er vor sich hatte, zu denen, die auch in der weiblichen Blüte zwei Drüsen besitzen, und dann dürfte der Sproß zwischen Fruchtknoten und Braktee dem vorderen Nektarium entsprechen. Aber natürlich kann auch eine Neubildung vorliegen.

Mit einer von den beschriebenen Variationen deckt sich das von Velenovský mitgeteilte Vorkommen. Er fand regelmäßig die adossierte

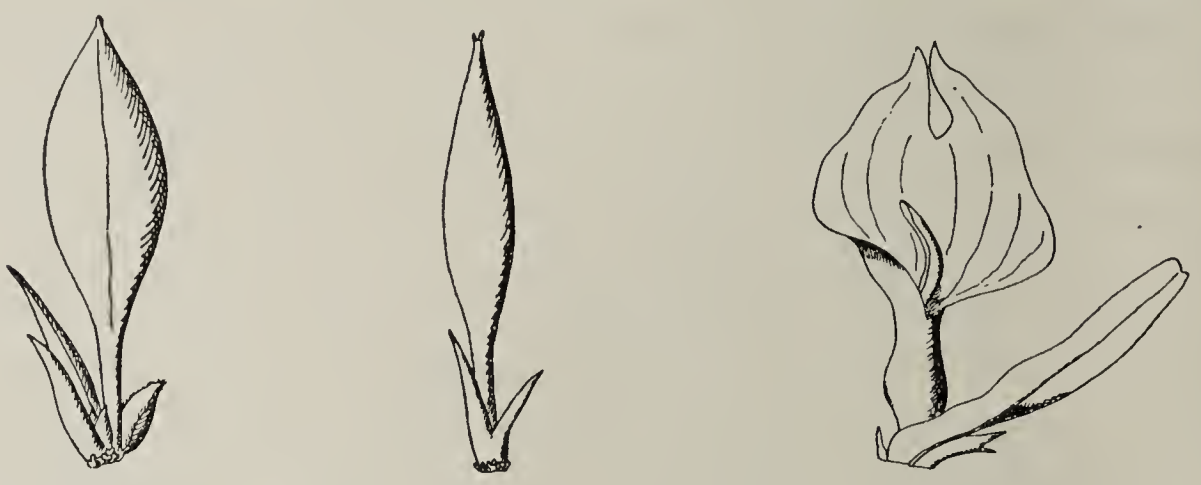


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

Drüse gespalten oder durch zwei in die Transversalstellung rückende Blättchen ersetzt, die vordere Drüse, wenn vorhanden, einfach. Ein ziemlich belangloser Unterschied gegenüber dem oben geschilderten Fall bei Salix alba besteht nur darin, daß das Auftreten dieser vorderen Drüse bei Salix aurita, die ihm vorlag, als Neubildung — oder wenn man anders will als Rückschlagserscheinung — zu betrachten ist, weil bei dieser Art normaliter nur die hintere Drüse zur Entwicklung kommt. Die ganze Umbildung faßt Velenovský als Anamorphose auf, die ihm die Mittel zu einer Rekonstruktion der ursprünglichen Blütenverhältnisse an die Hand gibt: die adossierte Drüse weist sich durch ihre Neigung zur Spaltung als dem Vorblattpaar entsprechend aus, das vordere Nektarium ist der Rest eines hypothetischen Perigons. Die Beobachtungen des Verfassers zeigen nun, daß bei Vergrünung aus dem hinteren Diskuszahn ein Blattpaar wohl werden kann, aber nicht werden muß, und daß die vordere Drüse sich nicht wesentlich anders verhält. Daß das vordere Nektarium nie so weit auswächst wie das hintere derselben Blüte, findet sein Analogon in der bei Salix alba

---

1) Über Phyto- und Zoomorphosen. Inaug.-Diss. Würzburg, Königsberg 1899.

mehrfach beobachteten Art der Entwicklung der ganzen Kätzchen — die an die Knospenschuppe anstoßenden Blüten waren meist viel weniger vergrünt als die dem tragenden Zweig zugewendeten —, und hat seinen Grund wahrscheinlich in den Raumverhältnissen.

Wenn aus den Vergrünungserscheinungen mit einiger Wahrscheinlichkeit ein Schluß auf den primitiveren Blütentypus sich ziehen ließe, aus dem die wohl bedeutend reduzierte Blüte der Salicaceen hervorgegangen ist, so wäre damit ein sehr erwünschter Anhaltspunkt für die bis jetzt ganz unsichere Stellung der Salicaceen im System gegeben. Aber die Annahme des Rekonstruktionsversuchs von Velenovský wäre bei der Variabilität der abnormen Bildungen reine Willkür. Eher könnte sogar die von Velenovský beobachtete Erscheinung als Spezialfall desjenigen Umbildungsmodus betrachtet werden, bei dem aus den Nektarien Sprosse hervorgehen. Der Vegetationspunkt dieser Sprosse wäre dann zur Bildung der beiden von Velenovský als Vorblattpaar gedeuteten Blätter aufgebraucht worden, wie der Vegetationspunkt der männlichen Blüte von Salix zwischen den Staubblättern nicht zu finden ist. Aber diese Deutung erscheint dem Verfasser um nichts weniger gekünstelt als die von Velenovský. Die unbefangene Betrachtung der Tatsachen, ohne schematisierende Konstruktionen im Sinne der formalen Morphologie, läßt nur das eine erkennen, daß an den Stellen, wo in der gesunden Blüte Nektar absondernde Drüsen erscheinen, die infolge eines abnormen Reizes ungewöhnlich reichlich zusammenströmenden Baustoffe in wechselnder Weise Verwendung finden. Im einfachsten Fall wird die Drüse nur vergrößert, aber gewöhnlich nicht als ungegliederter Körper, sondern unregelmäßig zerschlitzt (Fig. 1, 6); bei den in Fig. 6 unten dargestellten Fällen läßt sich die Vermutung kaum abweisen, daß die Art der Entwicklung unmittelbar durch die Raumverhältnisse bedingt ist; eine Ausdehnung in medianer Richtung ist zwischen der Braktee und den enganliegenden Staubblättern ohne bedeutende Arbeitsleistung nicht möglich, während der seitlichen Verbreiterung kaum ein Widerstand entgegensteht. Wo noch größere Mengen von Baumaterial verfügbar sind, können die Teilstücke der Drüse blattartig auswachsen, oder es bildet sich gar ein Vegetationspunkt, der mehrere Blätter an einer kurzen Achse produziert. In extremen Fällen treten außerdem noch Neubildungen von derselben Inkonstanz der morphologischen Dignität auch an Stellen auf, wo in der normalen Blüte Organanlagen ganz fehlen.

Die Differenzen in der Art der Verbildung sind wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß zur Zeit der Infektion bezw. der Reizübermittlung die betroffenen Infloreszenzen in verschiedenen Entwicklungsphasen sich befanden. Wenn die Reizung in einem Stadium erfolgt,

in dem die Organe der einzelnen Blüte noch nicht angelegt sind, so dürfte der Blütenvegetationspunkt zu einem Laubsproß mit zerstreuter Blattstellung auswachsen. Bei höherer Intensität des Anstoßes kann das ganze Feld in der Achsel der Braktee meristematisch werden und Beisprosse des Hauptachselsprosses ohne Regelmäßigkeit produzieren. Es mag auch sein, daß manchmal Gruppen von Sprossen, die als unabhängige Neubildungen erscheinen, in Wirklichkeit Verzweigungssysteme darstellen. Sind die Blütenorgane am Vegetationspunkt schon ausgegliedert, wenn der Reiz die Blüte trifft, dann kann eine vollständige Auslöschung des Blütencharakters nicht mehr eintreten. Die Sporophylle vergrünen höchstens, an Stelle der Nektarien entstehen Blätter oder Sprosse, und im freien Blütengrund treten gelegentlich, wahrscheinlich wenn der Reiz sehr stark ist, noch überzählige Sporophylle oder Laubblätter oder auch Sproßanlagen auf. Von einem Durchwachsen der Blütenachse kann man mit Sicherheit nur bei der weiblichen Blüte reden, weil hier der Ort des Vegetationspunktes im Inneren der Fruchtknotenhöhle wohl bestimmt ist. Bei der männlichen Blüte stellt von den zahlreichen Sprossen, wie sie von Salix incana beschrieben worden sind, vielleicht kein einziger die Fortsetzung der Blütenachse dar, weil nach der Angabe von Hegelmaier der Vegetationspunkt in der Bildung der beiden (terminalen) Staubblätter ganz aufgeht. Die Wahrnehmung, daß die Drüsen oft viel stärker verändert sind als die Sporophylle derselben Blüte, verträgt sich gut mit der Entwicklungsgeschichte, der zufolge die Anlegung der Nektarien zeitlich ziemlich weit hinter die Entstehung der Staubblätter bezw. der Karpelle fällt.

Erklärung der Figuren.

1—6 Salix alba, männlich; 1, 2, 3, 5 12mal, 4 16mal, 6 36mal vergrößert. 1. Blüte von hinten, Nektarium gespalten. 2. Blüte von hinten, an Stelle des Nektariums ein Sproß mit zwei großen und einigen viel kleineren Blättern. 3. Ebenso, nur der aus dem hinteren Nektarium hervorgegangene Sproß stärker entwickelt. 4. Querschnitt durch die in Fig. 3 dargestellte Blüte; das vordere Nektarium, zwischen der Braktee und den Staubblättern, in drei Teile gespalten. 5. Blüte von hinten, die Staubblätter verlaubt, an Stelle des Nektariums zwei grüne Blättchen. 6. Verschiedene Formen des vorderen Nektariums, sämtlich in medianer Richtung sehr flach.

7—9 Salix rubra, weiblich, $1^1/_2$mal vergrößert. 7. Blüte von der Seite, Fruchtknoten stark vergrößert, an Stelle des Nektariums ein Sproß. 8. Eine ähnliche Blüte von hinten. 9. Blüte von hinten; Fruchtknoten spathaförmig aufgeschlitzt, von dem in seinem Grund entstandenen Sproß ein Blatt sichtbar; das erste Blatt des aus dem Nektarium hervorgegangenen Sprosses sehr groß, laubig.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter.

Von **F. W. C. Areschoug.**

Bei den Versuchen, die Einwirkung eines bestimmten äußeren Momentes auf die Organisation eines Zellgewebes zu erforschen und den Einfluß, den die veränderte Organisation auf die Leistungsfähigkeit des betreffenden Gewebes in einer bestimmten Hinsicht ausübt, festzustellen, hat man sich gewöhnlich der vergleichend-anatomischen Methode bedient. Man verglich also die innere Organisation solcher Pflanzen, die sich unter der Einwirkung eines äußeren, stark vorherrschenden Momentes entwickelt hatten, mit der entsprechenden Organisation bei Pflanzen, die unter solchen Verhältnissen gelebt hatten, daß das nämliche Moment sich nur in geringem Grade geltend machen konnte. Wenn es sich herausstellte, daß die Veränderung im Bau eines Zellgewebes, die dabei konstatiert wurde, von solcher Beschaffenheit war, daß sie voraussichtlich eine Funktion des betreffenden Zellgewebes oder eines anderen in demselben Pflanzenteile vorhandenen Gewebes verstärken oder schwächen würde, und wenn diese Vermutung auch in festgestellten physiologischen Tatsachen ihre Stütze findet, so darf auch mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die vorhandene Verschiedenheit in der Organisation infolge einer Reaktion der Pflanze entstanden ist, wodurch sie sich gegen die Unzuträglichkeiten, welche das betreffende äußere Moment je nach seiner größeren oder geringeren Intensität hat verursachen können, zu schützen sucht.

Vergleicht man z. B. Pflanzen, welche auf trockenen und dem Sonnenlichte stark exponierten Stellen wachsen, die sogenannten Xerophyten, mit solchen Pflanzen, welche auf schattigen, feuchten Lokalitäten wachsen, so wird man finden, daß die Blätter der ersteren sich durch ein besonders mächtiges Palisadenparenchym auszeichnen, deren Zellen sehr dicht vereinigt und meistens in mehreren Reihen angeordnet sind. In gewissen Fällen ist das Mesophyll ganz und gar in ein Palisadenparenchym verwandelt worden. In den Blättern der letzteren ist dagegen dies Gewebe niedriger und seine Zellen sind mehr oder weniger von

Interzellularen getrennt, ja bei typischen Schattenpflanzen, wie z. B. bei manchen Farnen, kann das ganze Mesophyll aus Schwammparenchym bestehen. Wenn das Palisadengewebe sehr stark entwickelt ist, fehlen in der Regel Spaltöffnungen an der Oberseite, sind aber dort an solchen Blättern vorhanden, deren Palisadenparenchym lockerer und weniger mächtig ist.

Es ist heute eine wohlbekannte Tatsache, daß eine starke Insolation eine kräftigere Ausbildung des betreffenden Gewebes veranlaßt. Trotzdem habe ich geglaubt, zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die mächtige Ausbildung des Palisadenparenchyms nicht so sehr eine lebhaftere Assimilation bezweckt, sondern viel mehr darauf abzielt, die stomatäre Transpiration herabzusetzen, eine Ansicht, die von mir schon vor 27 Jahren ausgesprochen wurde[1]). Die Verhältnisse, unter welchen die mit solchen Blättern ausgerüsteten Pflanzen leben, sind nämlich derartig, daß Sparsamkeit beim Wasserkonsum zu einer notwendigen Lebensbedingung wird. Denn einerseits ist die disponible Wasserquantität sehr begrenzt, während andererseits die stärkere Insolation eine lebhafte Wasserverdunstung bewirken würde, wenn nicht organische Anordnungen vorhanden wären, welche diesen Prozeß herabsetzen könnten. Und von solchen Anordnungen ist ein mächtiges und aus dicht zusammenstehenden Zellen gebildetes Palisadenparenchym wahrscheinlich eine von den am meisten effektiven, und zwar nicht nur aus dem Grunde, daß ein solches Palisadengewebe an sich durchaus untauglich als Organ für die Transpiration ist, sondern auch deshalb, weil es das von der oberen Seite des Blattes zu dem transpirierenden Gewebe oder dem Schwammparenchym eindringende Licht abschwächt. Das Palisadenparenchym bildet in dieser Weise, wenn ich so sagen darf, einen grünen Schirm, den das Licht auf seinem Wege nach dem Schwammparenchym passieren muß, wobei es erheblich geschwächt wird. Eine ähnliche Überlegung hat auch Haberlandt geleitet[2]), wenn er, allerdings in einem anderen Zusammenhange und zwar mit Rücksicht auf die Frage nach der Fähigkeit der Blätter, das Licht auszunutzen, von der Auffassung ausgeht, daß die Lichtstrahlen, besonders wenn sie assimilatorische Gewebe passieren, durch Reflexion, Brechung und Absorption in hohem Grade ihre Kraft einbüßen. Es ist einleuchtend, daß die Fähigkeit der Licht-

---

1) Jämförande Unders. öfver Bladets Anatomi, kgl. Fysiografiska Sällskapets Minnesskrift, pag. 215, Lund 1878.

2) Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1904, pag. 112.

strahlen, die Transpiration des Schwammparenchyms zu beschleunigen, gleichzeitig vermindert werden muß.

Dies Vermögen des Palisadenparenchyms, die Transpiration herabzusetzen, macht sich um so mehr geltend, je nachdem die äußeren Verhältnisse eine derartige Beschränkung wünschenswert machen. Es leuchtet ein, daß in der Natur eine unzählige Menge von Übergängen vorhanden ist zwischen diesen Fällen und solchen, wo organische Anordnungen zum Zweck der Beschleunigung der Transpiration zur Verwendung gelangen, wie auch, daß es zahlreiche Übergänge gibt zwischen Blättern, deren Mesophyll ganz und gar in ein Palisadenparenchym verwandelt ist, oder wo dies Gewebe sehr stark entwickelt ist, und solchen Blättern, deren Mesophyll mehr oder weniger vollständig aus Schwammparenchym besteht. Zur selben Zeit, wo das Palisadenparenchym lakunöser wird, in welchem Falle Spaltöffnungen in der Regel auch auf der oberen Blattfläche auftreten, wird es auch diesem Gewebe ermöglicht, sich direkt an der Wasserabdunstung zu beteiligen, und die von der oberen Blattfläche auffallenden Lichtstrahlen können auch mit einigermaßen ungeschwächter Energie durch die Lufträume eindringen und Transpiration bewirken. Ja, es gibt sogar Fälle, wo die Wasserverdunstung ausschließlich vom Palisadengewebe besorgt wird, wie z. B. in den sogenannten dorsalen Blättern[3]) und in den Schwimmblättern der Nymphaeaceen, deren Schwammparenchym ausschließlich als Schwimmgewebe funktioniert (s. S. 33).

Mit dem, was soeben angeführt wurde, habe ich keineswegs behaupten wollen, daß das Palisadenparenchym das einzige Mittel sei, wodurch die Pflanze die Transpiration regulieren kann. Für diesen Zweck stehen der Pflanze manche andere Einrichtungen zur Verfügung, die entweder jede für sich oder mit anderen zusammen imstande sind, die Wasserabdunstung zu regulieren, wie ich schon sowohl in meiner oben angeführten Arbeit wie in verschiedenen Abhandlungen und Aufsätzen jüngeren Datums nachzuweisen gesucht habe. Es ist sogar, wie ich daselbst hervorgehoben haben, keineswegs selten, in den Blättern einer und derselben Pflanze Einrichtungen zu finden, die einen gerade entgegengesetzten Einfluß auf die Transpiration ausüben. Ich habe geglaubt, diese, wenn ich so sagen darf, Inkonsequenz in der Konstruktion des Blattes auf die Weise erklären zu können, daß, wenn eine Pflanze unter äußere Bedingungen versetzt wird, die von denjenigen, welcher

---

3) Undersökningar öfver de tropiska växternas bladbyggnad, s. 7, i Kungl. Svenska Vetenskapsakademicus Handlingar, Bd. XXXIX, No. 2.

sie bis jetzt angepaßt war, abweichen, so sucht sie sich den neuen Verhältnissen zu akkommodieren, und zwar durch solche Auswege, die mit ihren Bildungsanlagen am meisten übereinstimmen und dabei mit möglichst geringem Aufwand von Energie und Baustoff realisiert werden können.

Auf der anderen Seite muß es zugegeben werden, daß die vergleichend-anatomische Untersuchungsmethode nicht zu einem vom Standpunkte des Naturforschers völlig sicheren Resultate führen kann, auch wenn dies noch so wahrscheinlich dünken mag. Versuche, auf experimentalphysiologischem Wege eine Antwort auf die nämliche Frage zu bekommen, sind auch angestellt worden und scheinen, wenigstens teilweise, in bezug auf die in oben angeführten Fällen angenommene transpirationshemmende Einwirkung des Palisadenparenchyms zu entgegengesetzten Resultaten geführt zu haben. Es scheint mir aber, als wären auf diesem Wege in noch geringerem Grade völlig zuverlässige Resultate zu erreichen. Allerdings läßt es sich durch Benutzung dieser Methode mit ziemlich großer Genauigkeit bestimmen, inwiefern unter den nämlichen äußeren Verhältnissen diese Pflanze mehr resp. weniger transpiriert als jene, allein es dürfte kaum zu entscheiden sein, ob dieser oder jener Faktor den wirksameren Einfluß auf die Wasserverdunstung ausgeübt hat. Es ist nämlich nicht möglich, sämtliche verschiedene Faktoren, die diesen Prozeß beeinflussen, auseinander zu halten, auch wenn man mit isolierten Blättern experimentiert, wobei dieselben Schwierigkeiten, wenn auch in geringerem Grade, vorhanden sind, wozu kommt, daß solche Blätter unter wesentlich anderen Verhältnissen arbeiten als diejenigen, welche sich in organischer Verbindung mit der Pflanze befinden.

Um derartige Fragen zu erforschen, hat in jüngster Zeit Hesselman[4]) in einer sehr verdienstvollen Arbeit einen bis dahin so gut wie völlig ungebahnten Weg eingeschlagen, indem er sozusagen das Laboratorium ins Freie versetzt und seine Untersuchungen an ganzen Pflanzen und nicht an abgeschnittenen Pflanzenteilen angestellt hat und zwar unter denselben äußeren Verhältnissen, welche die Pflanzen vorher gewöhnt waren. Dabei hat der Verfasser auch seine Aufmerksamkeit auf die Transpiration gerichtet und aus seinen Untersuchungen den Schluß ziehen zu können geglaubt, daß das Palisadenparenchym keinen hemmenden Einfluß auf diesen Prozeß ausübt. Beim Ausführen der betreffenden Versuche hat der Verfasser, wie es scheint, alle nötigen Vorsichtsmaßregeln eingehalten und, so weit möglich, alle Fehlerquellen zu ver-

4) Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen, in Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, Jahrg. 1904.

meiden gesucht. Der Verfasser hat konform seiner gestellen Aufgabe ausschließlich mit auf Laubwiesen vorkommenden Pflanzen experimentiert, also mit sogenannten Mesophyten, welche genügende Wasserzufuhr haben und darum auch bei einer intensiven Transpiration es nicht nötig haben, durch eine herabgesetzte Transpiration den Wasserkonsum zu vermindern. Unter den zahlreichen, vom Verfasser angeführen Transpirationsserien dürfte besonders die erste (S. 429) Aufmerksamkeit verdienen. Als Versuchspflanzen wurden in dieser Serie fünf Arten benutzt, und von diesen waren zwei, und zwar Spiraea Ulmaria und Veronica Chamaedrys, mit einem wohlausgebildeten Palisadenparenchym versehen, allein bei den drei übrigen, Actaea spicata, Trientalis europaea und Majanthemum bifolium, war das ganze Mesophyll mehr oder weniger schwammähnlich. Es wurde sowohl mit Sonnen- wie mit Schattenformen von sämtlichen Arten experimentiert, mit Ausnahme von Actaea spicata, von welcher nur die Sonnenform geprüft wurde. Während der Versuche waren die Sonnenpflanzen an einer insolierten, die Schattenformen an einer beschatteten Stelle plaziert (S. 414). Durch Wägung der Versuchspflanzen zusammen mit den Töpfen, in denen sie kultiviert wurden, wurde für jeden Tag, wo die Versuche vonstatten gingen, die Gewichtsabnahme jedes Topfes festgestellt, und die dabei beobachtete Gewichtsverminderung auf Rechnung des durch die Transpiration verursachten Wasserverlustes geschrieben. Es stellte sich heraus, daß der Wasserverlust, auf 10 qcm der Blattfläche berechnet, bei den Sonnenformen sämtlicher Versuchspflanzen erheblich reichlicher war und zwar am größten bei denjenigen Pflanzen, deren Blätter ein scharf differenziertes Palisadenparenchym besaßen. Aus diesem Befunde zieht nun der Verfasser den Schluß, daß das Palisadengewebe keinen modifizierenden Einfluß auf die Transpiration der Blätter ausübt.

Obgleich der Verfasser nicht die Tatsache berücksichtigt hat, daß in der Pflanze gleichzeitig mit der Transpiration sich auch andere Prozesse abspielen, welche zur Vermehrung resp. Verminderung des Gewichts der Pflanze beitragen, so wollen wir doch gern annehmen, daß diese Ausschläge der Versuchsserien in der Hauptsache richtig sind, und daß die Gewichtsabnahme wesentlich auf der Transpiration beruht. Allein die größere oder geringere Ausgiebigkeit der Transpiration beruht nicht ausschließlich auf dem Vorhandensein resp. Fehlen des Palisadengewebes oder auf der größeren oder geringeren Mächtigkeit dieses Gewebes im Blatte, sondern wird auch und zu gleicher Zeit sowohl von äußeren Faktoren wie von manchen anderen Organisationsverhältnissen in der Pflanze selbst reguliert. So kann, um einige Beispiele heranzuziehen.

die Wasserverdunstung auch in krautartigen Stengeln stattfinden, wozu kommt, daß die größere oder geringere Ausgiebigkeit der Transpiration ganz wesentlich von der kräftigeren resp. schwächeren Entwicklung des wasserabsorbierenden und des wasserleitenden Systems bedingt wird. Außerdem wird diese Funktion noch von Anzahl, Lage und Bau der Spaltöffnungen wie auch durch den Bau des Schwammparenchyms beeinflußt. Mit Rücksicht auf das letztere oder das im engeren Sinne transpirierende Gewebe wird augenscheinlich die Transpiration im hohen Grade erleichtert, wenn dies Gewebe reich an großen Interzellularen ist, wodurch ein größerer Teil der Fläche jeder Zelle in Kontakt mit der atmosphärischen Luft kommt, wie auch die Zellen dieses Gewebes ihre größte Ausdehnung in einer zu den beiden Blattflächen parallelen Richtung besitzen, wodurch ein größerer Teil des Inhaltes jeder Zelle der Einwirkung des einfallenden Lichtes ausgesetzt wird. Dieser Bau des Schwammparenchyms tritt indessen ganz deutlich nur an Flächenschnitten hervor. Allerdings hat der Verfasser diese Verhältnisse nicht ganz übersehen, allein er hat doch, wenn es sich um das Fazit der betreffenden Versuche handelt, ausschließlich das Vorhandensein oder das Fehlen des Palisadenparenchyms berücksichtigt.

Die Versuchspflanzen, bei denen die Transpiration am schwächsten gefunden wurde, waren solche, die auf Grund der Organisation der Blätter als Schattenpflanzen aufgefaßt werden müssen, wenn sie auch das Sonnenlicht ertragen können, ohne daß die Blätter irgend welcher merkbaren organischen Veränderung untergehen. Das Fehlen eines gut ausgebildeten Palisadenparenchyms beruht auf dem schwachen diffusen Lichte, das gerade infolge des Fehlens eines solchen Gewebes in das Schwammparenchym einzudringen und dort eine, wenn auch schwache, Transpiration einzuleiten vermag. Die Schattenpflanzen haben aber zur selben Zeit und wahrscheinlich infolge der durch die schwache Beleuchtung herabgesetzten Transpiration ein schwach ausgebildetes Wurzelsystem und absorbieren infolgedessen eine geringere Quantität Wasser. Und es dürfte wohl für mehr als wahrscheinlich gehalten werden können, daß eine geringere Wasserzufuhr eine verminderte Transpiration veranlaßt, worin die Ursache der auch bei Insolation schwachen Transpiration der Schattenpflanzen wahrscheinlich zu suchen ist. Es ist außerdem nicht unwahrscheinlich, daß Spaltöffnungen an Schattenpflanzen, welche dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt werden, unter diesen Umständen mehr oder weniger geschlossen bleiben, wodurch selbstverständlich die Transpiration weniger lebhaft wird. Sollten die von Brown

und Escombe[5]) gemachten Untersuchungen bestätigt werden, daß nämlich im diffusen Lichte mehr Energie für die Assimilation als für die Transpiration verwendet wird, während im direkten Lichte weit mehr Energie für diesen als für jenen Prozeß verbraucht wird, was auch allem Anscheine nach von Arno Müller[6]) bestätigt worden ist, indem er gefunden, daß die Schattenblätter im diffusen Lichte mehr als das Doppelte wie die Sonnenblätter und im direkten Lichte nur um ein geringes weniger wie die letzteren assimilieren, so hätten wir hierin noch einen Grund, warum die Schattenblätter, obschon sie ein Palisadenparenchym entbehren, doch weit weniger effektive Transpirationsorgane sind als die mit einem solchen Gewebe versehenen Sonnenblätter. In erster Linie dürfte indessen das schwache Licht die Ursache der relativ schwachen Transpiration sein und damit diese doch genügend werde, muß das Licht möglichst unbehindert in das transpiratorisehe Gewebe eindringen können, was wiederum dadurch ermöglicht wird, daß das Licht nicht genügend intensiv ist, um die Entwicklung eines Palisadenparenchyms zu veranlassen. Hier wie in so vielen anderen Fällen sehen wir also, wie ein auf die vitale Tätigkeit der Pflanze schädlich wirkendes Moment irgend eine Veränderung in der Organisation der Pflanze veranlaßt, welche den aus diesem Momente sonst entstehenden Unzuträglichkeiten entgegenwirkt.

Wenn es dagegen nachgewiesen werden könnte, daß bei sonst gleicher Organisation und unter gleichen äußeren Verhältnissen die Schattenblätter, falls ihre oberste Mesophyllschicht durch ein Palisadenparenchym ersetzt wäre, ebensoviel wie die typischen Schattenblätter derselben Pflanze transpirierten, dann könnte man mit guten Gründen behaupten, daß das Palisadenparenchym nicht imstande ist, eine Erniedrigung des betreffenden Prozesses zu bewirken.

Aus denselben Transpirationsversuchen hat es sich des weiteren herausgestellt, daß Blätter, die mit einem gut differenzierten Palisadenparenchym erheblich mehr transpirieren als solche Blätter, bei denen dies Gewebe fehlt. Vor allem hat sich dies in bezug auf Spiraea Ulmaria gezeigt. Hierbei ist doch zu berücksichtigen, daß die Transpiration bei dieser Pflanze, obgleich das Palisadenparenchym sehr mächtig ist, besonders

---

5) Brown and Escombe, Address to the chemical section of the British Association for the Advancement of science. Dover 1899; mir nur bekannt durch einen Vortrag von Wiesner (Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie in Österreich. Bot. Zeitschr. 1905, No. 4) und das Ref. von Jost in Bot. Zeitschr. 1904, No. 5.

6) Arno Müller, Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, p. 443.

lebhaft sein muß, weil diese Pflanze infolge ihres hohen Wuchses kaum mit irgend einer anderen krautartigen Pflanze um das Licht zu konkurrieren braucht und durch ihr kräftiges Wurzelsystem viel Wasser zu absorbieren imstande sein muß. Außerdem ist die Möglichkeit keineswegs ausgeschlosen, daß diese Pflanze durch allerlei andere Organisationsveränderungen befähigt wird, eine lebhafte Transpiration zu erzeugen. Gewiß würde die Transpiration noch lebhafter sein, wenn das ganze Mesophyll ein Schwammparenchym gewesen wäre, die sonstige Organisation wie die äußeren Verhältnitse dabei aber unverändert.

Die von diesem Verfasser angestellten Transpirationsversuche liefern also an und für sich keine Widerlegung der, soviel ich weiß, erst von mir dargelegten und von vielen Verfassern als richtig angenommenen Auffassung, daß das Palisadenparenchym je nachdem dies Gewebe stark entwickelt ist und aus dicht vereinigten Zellen besteht, wie es besonders bei den Xerophyten der Fall ist, die Transpiration mehr oder weniger herabzusetzen vermag.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Areschoug Fredrik Wilh. Christian

Artikel/Article: Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter 329-336