

BIBLIOTHECA
INSTITUTI
BOTANICI
Univ. Jagell.
et
Acad. Sc. Pol.

II

000979

Biblioteka przyrodnicza
Komisyi fizyograficznej
Akademii Umiejętności w Krakowie.

L. Inw.

Nr. porządk.

Kobeta



ELEMENTE
DER
WISSENSCHAFTLICHEN BOTANIK.

ERSTER BAND.

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN.

MIT 101 HOLZSCHNITTEN.

VON

Dr. JULIUS WIESNER

o. ö. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und Director des pflanzen-
physiologischen Institutes an der k. k. Wiener Universität.

WIEN 1881.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

Rothenthurmstrasse 15.

~~~~~  
ALLE RECHTE VORBEHALTEN.  
~~~~~



29967

Inw. 76

125 88

Inw. 91

ELEMENTE
DER
ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE
DER PFLANZEN.

VON

Dr. JULIUS WIESNER

o. 5. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und Director des pflanzen-physiologischen Institutes an der k. k. Wiener Universität.

MIT 101 HOLZSCHNITTEN.



WIEN 1881.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER
Rothenthurmstrasse 15.

Vorwort.

Ich übergebe mit dem vorliegenden Buche über Anatomie und Physiologie der Pflanzen der Oeffentlichkeit den ersten Band eines kleinen Werkes, welches die Elemente der wissenschaftlichen Botanik umfassen wird.

Der zweite, das Werk abschliessende Band soll der Morphologie der Organe, der Systematik und Biologie der Pflanzen gewidmet sein.

Das Werk ist in erster Linie für meine Zuhörer bestimmt. Es bietet ihnen das Skelett der Vorträge, erspart ihnen das der vollkommenen Auffassung des Vortrages nur hinderliche Nachschreiben und setzt sie in den Stand, den weiteren Ausführungen des Lehrers und den zur Veranschaulichung des Gesagten dienenden Demonstrationen besser folgen zu können. Für meine Schüler bedarf es an dieser Stelle keiner weiteren Auseinandersetzungen.

Da aber dieses kleine, als Lehrbuch geplante Werk voraussichtlich auch ausserhalb des Kreises meiner Zuhörer benützt werden dürfte, so muss ich demselben doch einige Bemerkungen über Zweck und Ausführung voranstellen.

Ich habe in diesem Buche versucht, aus dem grossen Schatze unseres Wissens dasjenige herauszuheben, was mir in wissenschaftlicher Beziehung von fundamentaler Bedeutung erscheint, und habe getrachtet, dies in klarer, einfacher Weise, aber doch in einer Form darzustellen, welche es gestattet, von den That- sachen zu den allgemeinen Erfahrungssätzen oder zu den Gesetzen

zu gelangen, ohne das Buch, wie dies so häufig, selbst in kürzeren Lehrbüchern geschieht, mit Einzelheiten zu überladen.

Ich läugne nicht, dass es mir trotz einer nahezu zwanzigjährigen Erfahrung als Lehrer der Botanik schwierig genug angekommen ist, dieser Aufgabe gerecht zu werden, nämlich der Darstellung den Stempel jener klaren Uebersichtlichkeit, besonders aber jener Einfachheit aufzudrücken, welche nach meinem Dafürhalten das erste Erforderniss eines solchen Buches sein soll, und ich fürchte, dass diese Schrift, namentlich in einigen noch nicht abgeklärten Partien der Anatomie und Physiologie, hinter meinen Wünschen zurückgeblieben ist.

Da dieses Buch in die Wissenschaft einführen soll, so habe ich den herrschenden Ansichten so viel als möglich Rechnung getragen. Ich halte dieses Verfahren für zweckmässiger, als die in Lehrbüchern nur zu oft geübte Methode, des Autors eigene Anschauungen und controverse Dinge vorzubringen. Der Anfänger wird dabei nur verwirrt, namentlich wenn er später ein anderes Buch zu Rathe zieht.

Zur Wahrung meiner wissenschaftlichen Ueberzeugung benützte ich die dem Buche beigefügten „Noten“, woselbst ich auch einige im Texte vorkommende, mir dringend nöthig erschiene Neuerungen motivirte. Dort stehen auch die nothwendigsten literarischen Nachweise zum Texte. Ich habe in den nach Paragraphen geordneten Literaturangaben nur jene Arbeiten berücksichtigt, welche direct auf den Text Bezug nehmen; im Uebrigen aber aus den wichtigsten Specialarbeiten jene ausgewählt, welche in die Literatur der entsprechenden anatomischen und physiologischen Gebiete einzuführen mir am geeignetsten schienen.

Zur weiteren Einführung in die Literatur der Anatomie und Physiologie der Pflanzen empfehle ich Unger's Grundlinien der Anatomie und Physiologie der Pflanzen (Wien 1866) und das Lehrbuch der Botanik von Sachs (4. Auflage, Leipzig 1874). Die reichste Literaturquelle für Anatomie bietet De Bary's Anatomie der Vegetationsorgane (Leipzig 1876) und die kurz vor Beendigung des Druckes dieser Schrift*) ausgegebene Pflanzenphysiologie von Pfeffer (Leipzig 1881).

*) Das Manuscript des vorliegenden Bandes wurde im März l. J. abgeschlossen.

In Betreff der Abbildungen bemerke ich, dass dieselben theils Originalzeichnungen, theils Copien sind. Die ersteren wurden zum grösseren Theile von der kunstgeübten Hand des Herrn Dr. Heinrich Wichmann, Eleven des pflanzenphysiologischen Institutes, ausgeführt, im Uebrigen von mir neu gezeichnet oder meinen früher erschienenen Schriften entlehnt. Bei allen in das Werk aufgenommenen Copien wurde die Quelle, der sie entstammen, in der Figurenerklärung namhaft gemacht.

Wien, im Juni 1881.

J. Wiesner.



Inhalts-Uebersicht.

	Seite
Einleitung	1
Erster Theil. Anatomie	10
Erster Abschnitt. Anatomie der Zelle	10
I. Die Einheit im inneren Bau der Pflanze	10
II. Die wesentlichen Bestandtheile der Zellen	13
III. Form und Grösse der Zellen	14
IV. Protoplasma	17
V. Zellkern	21
VI. Zellmembran	22
VII. Die organisirten Inhaltskörper	38
VIII. Die übrigen Inhaltsstoffe der Zellen	48
IX. Die Entstehung der Zellen	54
X. Typische Zellformen	60
Zweiter Abschnitt. Anatomie der Gewebe	68
I. Einleitung	68
II. Das Grundgewebe	73
III. Die Hautgewebe	76
IV. Die Stranggewebe	92
V. Secretbehälter	98
VI. Gegenseitige Anpassung der Gewebe	103
VII. Das Gewebe der Thallophyten	107
Dritter Abschnitt. Anatomie der Vegetationsorgane	112
I. Anatomie des Blattes	112
II. Anatomie des Stammes	119
III. Anatomie der Wurzel	139
Anhang	145
1. Holz und Rinde	145
2. Betrachtungen über die Arten der Gewebe	150
Zweiter Theil. Physiologie	154
Erster Abschnitt. Chemismus der lebenden Pflanze	154
I. Die chemische Zusammensetzung der Pflanze	155
II. Die Nahrungsmittel der Pflanze	170
III. Die chemische Metamorphose in der Pflanze	181

Zweiter Abschnitt. Die Stoffbewegung in der Pflanze	196
I. Aufnahme flüssiger Nahrung	196
II. Weiterbewegung der flüssigen Nahrung. Wurzeldruck	199
III. Transpiration	201
IV. Die Bewegung der Gase in der Pflanze	205
V. Die Leitung des Wassers durch den Holzkörper	208
VI. Die Leitung der organischen Stoffe	213
Dritter Abschnitt. Das Wachsthum	216
I. Begriffsbestimmung	216
II. Bedingungen und Erscheinungen des Wachstums	219
Vierter Abschnitt. Abhängigkeit der Vegetationsprocesse von äusseren Kräften	225
I. Einfluss des Lichtes	225
II. Einfluss der Wärme	236
III. Einfluss der Schwerkraft	240
IV. Aeussere mechanische Einflüsse	244
Fünfter Abschnitt. Bewegungserscheinungen	246
I. Protoplasmabewegung	246
II. Wachstumsbewegungen	249
III. Reiz- und spontane Bewegungen von Organen (Variations- bewegungen)	249
Noten	256
Sachregister	273

Berichtigung.

Seite 139, 7. Z. v. u. lies Fig. 91 anstatt Fig. 89.

Einleitung.

Das Gebiet der wissenschaftlichen Botanik ist zu umfangreich und zu vielseitig geworden, als dass es gelänge, den Begriff dieses Wissenszweiges in den Rahmen einer befriedigenden Definition zu bringen.

Zur vorläufigen Orientirung sei das Wort Botanik in folgendem Satze umschrieben. Die Botanik, als Wissenschaft aufgefasst, sammelt — zunächst ohne Rücksichtnahme auf irgend ein praktisches Bedürfniss — Alles, was sich Thatsächliches über die einzelne Pflanze und durch den Vergleich der Formen des Pflanzenreiches, sei es durch die directe Beobachtung, sei es durch das Experiment, erheben lässt, und bringt das so Gewonnene in verstandesmässige Verbindung.

Zwei Richtungen sind es, welche das ganze Gebiet der wissenschaftlichen Botanik beherrschen: die morphologische und die physiologische Forschung. Erstere beschäftigt sich mit rein gestaltlichen Verhältnissen der Pflanze und ihrer Theile, letztere sucht die Bedingungen und Erscheinungen des Lebens der Pflanze zu ergründen.

In manchem Zweige der wissenschaftlichen Botanik herrscht ausschliesslich eine dieser Forschungsrichtungen, z. B. in der Systematik, welche die Formen des Pflanzenreiches — die Pflanzenarten — nur auf Grund morphologischer Charaktere auseinanderhält und zusammenfasst. Weit häufiger berühren, ja durchdringen sich morphologische und physiologische Erkenntnisse im Studium der Pflanze. An jede morphologische Thatsache knüpfen sich sofort zwei physiologische Fragen: in welcher Weise ist das betreffende morphologische Gebilde zu

Stande gekommen, oder, genauer gesagt, welche chemischen und physikalischen Kräfte waren bei dessen Entstehung thätig; ferner, welche Aufgabe hat dieses Gebilde im Leben der Pflanze zu erfüllen?

Diese allgemeine Bemerkung über die Verbindung von Morphologie und Physiologie möge durch das folgende naheliegende Beispiel näher erläutert werden. Die jugendlichen, bloß der Neubildung von Zellen dienenden Gewebe — die Meristeme — zeichnen sich durch die Dichtigkeit ihres Gefüges aus: Zelle lehnt sich an Zelle, keinerlei Zwischenraum schiebt sich zwischen ihnen ein. Aus diesen Meristemen gehen Gewebe hervor, deren Zellen sich nicht mehr theilen und die unter Annahme sehr verschiedener, aber bleibender Formen luftgefüllte Hohlräume, sogenannte Intercellularen, zwischen sich ausbilden. Aus dem Meristem ist ein Dauergewebe geworden. Jede dieser beiden Gewebeformen ist durch besondere morphologische Eigenthümlichkeiten charakterisirt, von denen hier nur einige wenige hervorgehoben wurden. Aber schon an diese knüpfen sich sofort Fragen physiologischer Art: wie sind die Intercellularen entstanden, welche Kräfte führten dazu, die anfänglich dicht verbundenen Zellen stellenweise zu trennen, und welche Function fällt diesen luftgefüllten Hohlräumen zu?

Man sieht also, wie in der botanischen Forschung Morphologie und Physiologie ineinandergreifen müssen, um selbst die naheliegendsten Probleme der Lösung entgegenzuführen. Trotzdem erfordert es das elementare Studium der Botanik, Morphologie und Physiologie möglichst auseinanderzuhalten, um die Aufmerksamkeit vorläufig auf verwandte Thatsachen hinzulenken.

Es liegt wohl auf der Hand, dass die physiologische Betrachtung die Kenntniss der morphologischen Eigenthümlichkeiten oder doch gewisser morphologischer Eigenschaften voraussetzt, wie etwa zum Verständniss der Functionen einer Maschine die Form und das Ineinandergreifen ihrer Bestandtheile zu wissen nothwendig ist. Deshalb wird man es wohl gerechtfertigt finden, wenn in unserer Darstellung die Morphologie oder, genauer gesagt, ein bestimmter Zweig der Morphologie der Physiologie vorangeht. Der physiologische Theil wird sich vielfach auf Thatsachen der Morphologie stützen müssen, und dort erst wird es sich zeigen, wie sich diese beiden botanischen Grunddisciplinen gegenseitig unterstützen und ergänzen.

Das vorliegende Buch ist der Anatomie und Physiologie der Pflanzen gewidmet. Erstere bildet einen Theil der Morphologie, welcher, wie sich alsbald herausstellen wird, für die meisten anderen Zweige der wissenschaftlichen Botanik von fundamentaler Bedeutung ist, weshalb er in unserer Darstellung in den Vordergrund tritt. Die Anatomie steht aber, wie kein anderer Zweig der Morphologie, in der innigsten Wechselbeziehung zur Physiologie und hat sich auch mit dieser zum grossen Theile entwickelt und ausgebildet. Deshalb schliesst sich in diesem Buche an die Anatomie unmittelbar die Physiologie an, was auch um so berechtigter erscheinen dürfte, als die letztere von den anderen Theilen der Morphologie fast gänzlich unabhängig ist und für das Verständniss der übrigen botanischen Wissenszweige nur förderlich sein kann.

Es sollen hier zunächst die Aufgaben der Morphologie in Kürze präcisirt werden, um die Beziehungen der Anatomie zu den anderen Theilen der Morphologie und auch das Verhältniss dieser zur Physiologie beleuchten zu können.

Alle bis jetzt in Angriff genommenen Aufgaben der Morphologie lassen sich am kürzesten folgendermassen zusammenfassen: 1. Beschreibung der äusseren Form der Organe (*descriptive Morphologie*); 2. Ergründung des inneren Baues der Pflanze (*Anatomie*); 3. Erforschung der Entwicklung der Pflanze und ihrer Theile (*Entwicklungsgeschichte*); 4. Zurückführung der Organe auf bestimmte Typen (*systematische Morphologie*).

Die *descriptive Morphologie* in dem eben angegebenen Sinne bildet, da sie blos das Augenfällige, nämlich die äussere Gestalt schon ausgebildeter Organe ins Auge fasst, die unterste Stufe morphologischer Untersuchung. Sie dient bekanntlich der Unterscheidung und Beschreibung der Pflanzenformen, also der Systematik. Hingegen steht sie ausser Beziehung zur Anatomie und Physiologie, weshalb sie hier nicht weiter in Betracht gezogen werden soll.

Die Pflanzenanatomie, als deren Begründer Malpighi (*Anatome plantarum* 1675) genannt werden muss, erforscht die inneren morphologischen Verhältnisse — die Structur — der Pflanze. Sie ist durch die Eigenartigkeit ihrer Methode ausgezeichnet, welche, wie schon der Name andeutet, die analytische ist. Wie die Chemie durch Anwendung dieser Me-

thode zur Kenntniss einfacher Verbindungen und zu den Elementen leitet, so gelangt die Anatomie durch die Methode der Zerlegung von den Organen zu den Geweben, von diesen zu den sogenannten Elementarorganen, den Zellen, und von diesen zu den kleinsten, durch das Mikroskop eben noch wahrnehmbaren Formbestandtheilen des Pflanzenkörpers. Und wie die Chemie auf analytischem Wege theoretisch zur Annahme der chemischen Moleküle und Atome führte, so leitet die Anatomie durch die gleiche Geistesoperation zur Annahme kleinster, nicht mehr wahrnehmbarer organischer Bausteine, zu den Micellen, welche gleich den Atomen und Molekülen unseren Vorstellungen über materielle, direct nicht mehr zu verfolgende Vorgänge und über die feinste organische Zusammensetzung der Pflanzensubstanz zu Hilfe kommen.

Die Pflanzenanatomie unterstützt, wie gleich gezeigt werden wird, die Entwicklungsgeschichte, die systematische Morphologie und in manchen Fällen selbst die Systematik; sie dient aber auch der Pflanzenphysiologie, da die Lebensprocesse in den Zellen sich abspielen und so viel als möglich dort verfolgt werden müssen, und weil überhaupt die Vorgänge des Lebens auf das innigste mit der durch die Anatomie festzustellenden Structur der Pflanze zusammenhängen.

Die Entwicklungsgeschichte, durch Rob. Brown (1827) und Schleiden (Grundzüge der wiss. Botanik 1842 bis 1843) begründet, hat gleichfalls ihre eigenartige Methode, welche zu der die Anatomie beherrschenden den geraden Gegensatz bildet. Es ist dies die synthetische Methode. Den Ausgangspunkt ihrer Untersuchung bildet die erste unterscheidbare Anlage eines Organs oder, allgemein gesagt, eines vegetabilischen Gebildes; sie sucht dessen Entstehung auf und verfolgt seine Ausbildung.

Auf den ersten Blick scheint uns die Entwicklungsgeschichte mehr einen Weg als ein Ziel der morphologischen Forschung zu repräsentiren. Denn die Entwicklung eines Organs muss doch offenbar einem bestimmten Endzwecke zutreiben, nämlich dem Zustande der völligen Ausbildung des Organs, einem Zustande, in welchem das Organ die ihm zufallende Function überhaupt oder im vollkommensten Grade erfüllt. An dieses Ziel führt uns nun allerdings die Entwicklungsgeschichte, aber damit ist ihre Bedeutung für die bota-

nische Forschung noch keineswegs erschöpft. Ihre grösste Leistung liegt in der Vorführung der Entwicklungsphasen einer Pflanze oder eines Organs; denn hierbei entschleiert sie uns das Charakteristische der organischen Gestalten, deren Bildungsgesetz, und enthüllt uns die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzenformen. Im ersten Falle dient sie der systematischen Morphologie, indem sie morphologisch gleiche Organe (z. B. Blätter) viel schärfer zusammenfasst und morphologisch verschiedene, aber ähnliche (z. B. Wurzel und Stamm) viel genauer auseinanderhält, als dies auf Grund äusserer Formen fertiger Organe möglich ist. Im letzteren Falle steht sie im Dienste der systematischen Botanik (Systematik) und auch hier gelang es ihr, das Hauptproblem: die Begründung eines natürlichen Systems weitaus vollständiger, als es die descriptive Morphologie vermochte, zu lösen, denn bei vergleichender entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung der Pflanzenformen treten deren Verwandtschaftsverhältnisse viel schärfer zu Tage, als durch Vergleich fertiger Formen, und es werden dabei morphologische Beziehungen dargelegt, die, weil sie eben der Entwicklung angehören, der descriptiven Morphologie stets verborgen bleiben müssen.

Ogleich die Anatomie in ihrer reinen Form auf den analytischen, die Entwicklungsgeschichte auf den synthetischen Forschungsweg gewiesen ist, so unterstützen und ergänzen sich beide doch in so inniger Weise, dass uns häufig die Grenzen zwischen diesen beiden morphologischen Gebieten verwischt erscheinen. So begnügt sich beispielsweise die Anatomie nicht mit der Darlegung der fertigen Zustände der Zellen, sondern führt uns auch die stufenweise Ausbildung derselben vor, bedient sich also in diesem Falle der Entwicklungsgeschichte. Diese muss aber die innere Ausbildung ebenso wie die Entfaltung der äusseren Gestalt der Organe verfolgen, sie muss deshalb im ersteren Falle die analytische, also die anatomische Methode zu Rathe ziehen.

Dennoch verfolgt die Anatomie ein anderes Hauptziel als die Entwicklungsgeschichte, wie oft sich auch die Wege beider kreuzen mögen. Eindringlicher als in diesen einleitenden Vorbemerkungen, welche ja nur einige allgemeine Gesichtspunkte der Forschung dem Anfänger bezeichnen wollen, wird sich dies im Verlaufe der Darstellung unseres Gegenstandes zeigen. Hier

möge zur Erläuterung des Gesagten nur ein Beispiel angeführt werden. Wie schon erwähnt, unterscheidet man Meristeme und Dauergewebe. Erstere bilden die Jugendzustände der letzteren. Die Meristeme zeigen untereinander nur unbedeutende Verschiedenheiten, entwickeln aber Dauergewebe der mannigfaltigsten Art. Da die Meristeme die Bildungsherde der Organe bezeichnen, so ist es selbstverständlich, dass sich die Entwicklungsgeschichte in der eingehendsten Weise mit ihnen beschäftigen muss und Einzelheiten, die auf die Organentwicklung Bezug haben, im Charakter der Elemente aber nicht ausgeprägt sind, verfolgt, welche das Interesse des Anatomen indess nur in untergeordnetem Masse in Anspruch nehmen. Die aus den Meristemen sich entwickelnden Dauergewebe werden in der entwicklungsgeschichtlichen Forschung nur berührt; es wird eben nur im Allgemeinen angegeben, welche Kategorien derselben in den Organen auftreten. Die genauere Schilderung der Dauergewebe sowohl bezüglich ihrer Anordnung in den fertigen Organen, als ihrer Zusammensetzung aus Zellen, ist Aufgabe der Anatomie. Diese beschäftigt sich also wohl mit allen Geweben, wendet aber ihr Hauptaugenmerk auf die Dauergewebe; die Meristeme bieten ihr nur wenige Anhaltspunkte der Forschung dar. — Da den Dauergeweben und ihren Elementen fast alle physiologischen Leistungen zufallen, die Meristeme aber bloß einer Function, nämlich der Neubildung von Zellen dienen, so erhellt auch, welche innige Beziehung zwischen Anatomie und Physiologie herrscht und wie wenig Berührungspunkte die Entwicklungsgeschichte der letzteren darbietet.

Endlich sei noch hervorgehoben, dass die durch die Anatomie uns vorgeführten fertigen Zustände der Gewebe der Entwicklungsgeschichte vielfach die Ziele bezeichnen, welchen sie nachzustreben hat. Es prägt sich dies historisch in dem relativ späten Auftreten der entwicklungsgeschichtlichen Forschung aus.

Kurz zusammenfassend kann man also sagen, dass die Entwicklungsgeschichte mit Ausnahme der rein descriptiven allen übrigen Theilen der Morphologie dient und dass ihre Hauptaufgabe darin besteht, uns das Bezeichnendste aller organischen Gestalten, ihr Werden, vor Augen zu führen.

Die Lehre von der Zurückführung der Organe auf bestimmte Typen, die systematische Morphologie, steht

allerdings, wie die drei eben skizzirten Theile der Morphologie, auf dem Boden der Thatsachen und bedient sich vorwiegend der entwicklungsgeschichtlichen Methode; der Grundgedanke dieses Zweiges der Morphologie ist aber eine Hypothese, die nämlich, dass die ihrer äusseren Form nach höchst verschiedenen Organe der Pflanzen auf bestimmte, genau unterscheidbare Typen (Grundorgane, Glieder) zurückgeführt werden können. Die Anregung zur Entstehung dieses Zweiges der Morphologie gaben Casp. Friedr. Wolff (1766) und namentlich Göthe (Metamorphose, 1790), welcher das Blatt als ein besonderes Grundorgan auffasste und andere, dem gewöhnlichen Blatte (Laubblatte) äusserlich gar nicht einmal ähnliche Organe (z. B. die Staubfäden) auf diesen Grundtypus zurückleitete. Schleiden (Grundzüge) konnte, da er sich auf den Boden der Entwicklungsgeschichte begab, den Begriff „Blatt“ schärfer als seine Vorgänger präcisiren und suchte, gleich Wolff, die Organe der Pflanzen auf Blatt und Stamm zurückzuführen. Er unterschied als Grundorgan das Blatt und die Achse (Stamm + Wurzel). Die Späteren reichten mit diesen beiden Grundgliedern nicht mehr aus. Gegenwärtig ist man bestrebt, die Organe der Pflanzen auf folgende fünf Grundglieder zurückzuführen: Blatt (Phyllo), Stamm (Caulom), Wurzel (Rhizom), Haar (Trichom) und Lager (Thallom).

Durch die äussere Form lassen sich diese Grundglieder gar nicht auseinanderhalten, wohl aber vermag man dies, wenigstens einigermaßen auf Grund der Bildungsgesetze. Im grossen Ganzen gelingt auf diese Weise die Unterscheidung, nicht aber so vollständig, als dass nicht eine Menge von zweifelhaften Fällen übrigblieben. Man hat auch anatomische Charaktere zur Präcisirung dieser Begriffe herangezogen, aber auch dies hatte nicht den gewünschten Erfolg. Am schärfsten lässt sich noch die Wurzel definiren; aber zwischen Thallus einerseits und Stamm und Blatt andererseits existiren ebenso Uebergänge, wie zwischen Blatt und Stamm, Blatt und Trichom.

Durch eingehendes Studium der morphologischen Verhältnisse kömmt man zur Ueberzeugung, dass die aufgestellten Grundglieder als besondere natürliche morphologische Elemente ebenso wenig existiren, als Pflanzenspecies im Sinne der älteren Naturgeschichte, sondern diese wie jene durch Uebergänge verbunden sind; dass man es also hier mehr mit künst-

lichen, zu unserer Orientirung erfundenen Begriffen, als mit natürlichen Kategorien zu thun habe.

Kann mithin der systematischen Morphologie ein tieferer wissenschaftlicher Werth nicht zugesprochen werden, so hat dieser Zweig der Botanik doch eine hohe praktische Bedeutung, weil es mit Zuhilfenahme der in demselben niedergelegten Erfahrungen und Ideen gelingt, Uebersicht in das Heer der so ausserordentlich mannigfaltigen Formen der Pflanzenorgane zu bringen. Dennoch bleiben nicht wenige Fälle unerledigt und es existirte und existirt noch immer eine lebhaft, meist aber unfruchtbare Discussion über die Art der Grundglieder, auf welche zweifelhafte Organe zurückzuführen seien. —

Es wurde schon oben die Aufgabe der Physiologie in Kürze charakterisirt. Unsere heutige Naturauffassung erlaubt es bereits, diese Aufgabe noch genauer, nämlich dahin zu präcisiren, dass die Physiologie die Phänomene des Lebens auf mechanische Processe zurückzuführen habe. Diese Aufgabe erscheint uns aber derzeit nur zum Theile lösbar. Eine Reihe von Lebenserscheinungen, wie die der Anpassungen der Pflanzen an die äusseren Lebensbedingungen, die der Erblichkeit, die der Umbildung der Pflanzenarten (Entstehung der Arten) und andere ähnliche Phänomene lassen sich derzeit noch nicht als mechanische Probleme fassen.

Es lässt sich erwarten, dass diese Phänomene später einer Lösung im Sinne der physikalisch-chemischen Untersuchung werden entgegengeführt werden können. Heute liegt die Sache aber noch nicht so, und dies macht eine Theilung des ganzen physiologischen Gebietes um so nothwendiger, als die physikalisch-chemischen Erscheinungen eine andere Methode der Forschung erfordern wie die anderen, die man vorläufig als vitalistische Phänomene bezeichnen kann.

Dort, wo wir greifbare mechanische (chemische und physikalische) Probleme vor uns haben, können wir im echt naturwissenschaftlichen Sinne forschend vorgehen, und auf Grund exacter chemischer und physikalischer Versuche vermögen wir uns dem Ziele der Erkenntniss zu nähern. Dieser durch exacte Fragestellung und exacte Methode ausgezeichnete Theil bildet die Physiologie im engeren Sinne und nur mit dieser werden wir uns in diesem Bande beschäftigen.

Die vitalistischen Probleme lassen sich in solch tiefgehender Weise nicht behandeln; man kann hier, will man den Boden der Thatsachen nicht verlassen, nur descriptiv und vergleichend vorgehen und muss im übrigen zur Erklärung der Thatsachen die Hypothese zu Hilfe nehmen. Die Mehrzahl der Naturforscher bezeichnet diesen Zweig der Physiologie als Biologie. Es wird dieses Wort indess auch noch in anderem Sinne genommen.

Es ist ersichtlich, dass zwischen Biologie in diesem Sinne und Physiologie keine natürliche, sondern bloß eine durch das praktische Bedürfniss gegebene Grenze besteht. Letztere zerlegt die Lebensphänomene in einzelne physikalisch-chemische Acte, und verfolgt die Erscheinungen im Einzelnen. Die Erscheinungen, mit denen die Biologie sich beschäftigt, stellen aber offenbar eine ganze Summe von mechanischen Phänomenen dar, die im Einzelnen noch gar nicht erkennbar sind. Mit dem Fortschreiten der Forschung muss das Gebiet der Physiologie sich erweitern, das der Biologie sich verengern.

Mit der Biologie im genannten Sinne werden wir uns erst im zweiten Bande dieses Werkes beschäftigen können, da das Studium derselben die Kenntniss der Pflanzenformen voraussetzt, welche, der Biologie voran, erst dort abgehandelt werden. —

Die ersten grundlegenden Arbeiten auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie sind Hales (Statical essays 1727) zu danken. Als Begründer der wissenschaftlichen Biologie der Pflanzen muss Ch. Darwin (geb. 1809) bezeichnet werden.



Erster Theil.

Anatomie.

Erster Abschnitt. Anatomie der Zelle.

I. Die Einheit im inneren Bau der Pflanze.

1. Jede Pflanze lässt sich auf eine Summe kleiner, gewöhnlich erst durch das Mikroskop erkennbarer Elementarorgane zurückführen, welche einem herkömmlichen Gebrauche zufolge als Zellen bezeichnet werden, wenn sie es auch dem Wortsinne nach nicht immer sind.

An Oberhäuten, die sich leicht von den Organen der Pflanze im unverletzten Zustande lostrennen lassen, oder an durchschnittenen Pflanzentheilen erkennt man unter Mikroskop die Zusammensetzung aus Zellen, den zelligen Bau, in voller Deutlichkeit.

Jede einzelne Zelle ist meist deutlich wahrnehmbar; gewöhnlich lässt sich aber die Grenzlinie, welche die Elementarorgane von einander scheidet, nicht sehen. Benachbarte Zellen erscheinen nämlich durch gemeinsame Scheidewände getrennt.

2. Durch bestimmte Procedures gelingt es jedoch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, Zelle um Zelle aus dem natürlichen Verbande zu lösen, und so auf analytischem Wege die Zusammensetzung der Pflanze aus Zellen zu demonstrieren.

Kocht man beispielsweise eine Kartoffel im Wasser und bringt man ein kleines Quantum der hierbei weich gewordenen Masse unter's Mikroskop, so sieht man, dass die Zellen, welche anfänglich fest mit einander verbunden waren, die man als

solche deutlich unterscheiden konnte, deren Grenzlinien aber nicht in Erscheinung traten, völlig unverletzt aus dem Verbande gegangen sind.

Die Gewebe fleischiger Wurzeln (z. B. der Runkelrübe) lassen sich auf diese Weise nicht in Zellen zerlegen, wohl aber durch Kochen in einem mit Schwefelsäure angesäuerten Wasser. Die Elemente der Baumrinden lösen sich gewöhnlich erst durch Erwärmung in stark alkalisch gemachtem Wasser von einander. Pflanzentheile, welche durch die genannten Mittel nicht zum Zerfalle in Zellen gebracht werden können, wie z. B. das Holzgewebe, lassen sich durch Erwärmen im sogenannten Schulze'schen Gemisch (chlorsaures Kali und Salpetersäure) oder durch kalte Chromsäure, welche Schwefelsäure enthält, in die Elementarorgane zerlegen.

Der hier kurz geschilderte Zerfall der Pflanzentheile in Zellen beruht entweder auf mechanischer Loslösung oder auf Beseitigung einer an den Zellgrenzen auftretenden Substanz durch Auflösung. Da beide Formen der Loslösung von Zellen auch im lebenden Organismus vor sich gehen, so mögen jene Thatsachen hier mitgetheilt werden, welche die Art des Zustandekommens der Isolirung der Zellen begründen.

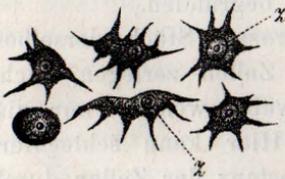
Eine ganze Kartoffel oder ein grosses Stück derselben lässt sich durch Kochen in Wasser in Zellen zerlegen, nicht aber ein dünner Schnitt durch das Gewebe, welcher nur aus durchschnittenen Zellen besteht. Hier kann schlechterdings von der Auflösung einer Bidesubstanz der Zellen durch Einwirkung von heissem Wasser nicht die Rede sein; vielmehr bleibt nur die Erklärung übrig, dass beim Kochen die Inhaltsmasse der Zellen (Stärke, welche beim Kochen zu Kleister wird und dabei stark aufquillt) die Zellwand so gespannt hat, dass sie in der Fläche der geringsten Cohäsion sich spaltete. Die Fläche der geringsten Cohäsion ist aber hier und in zahlreichen anderen Geweben die direct nicht sichtbare Grenzfläche der Zellen.

Dünne Schnitte durch Rinde oder Holz, welche nur aus durchschnittenen Zellen bestehen, lassen sich durch geeignete Mittel viel leichter in die Elementarorgane zerlegen, als compacte Stücke. Hier liegt an der Grenze der Zellen eine in den genannten Mitteln lösliche Substanz. Es sei indess gleich erwähnt, dass diese Substanz, die wir später als Mittellamelle und

Intercellularsubstanz kennen lernen werden, nicht ausserhalb der Zellen liegt, sondern deren äusserste Grenze bildet.

3. Es gibt indess gewisse pflanzliche Organismen, bei denen es nach der analytischen Methode nicht gelingt, den zelligen Bau zu erweisen. Hier bleibt, um den Nachweis der Zusammensetzung aus Elementarorganen zu führen, nichts anderes übrig, als den synthetischen Weg einzuschlagen, nämlich die Entstehung des Gebildes zu verfolgen. Als Beispiel sei hier jener Entwicklungszustand der Schleimpilze (Myxomyceten), welche als Plasmodien angesprochen werden, vorgeführt. Dieselben stellen schleimige, contractile Massen dar, welchen eine kriechende Bewegung eigen ist. Die auf Lohe auftretende bekannte Gerberblüthe (*Aethalium septicum*) ist ein solches Plasmodium von eigelber Farbe, das nicht selten Handgrösse erreicht. Durch Anwendung all' der früher genannten Mittel lässt sich dasselbe nicht in seine morphologischen Elemente (Zellen) auflösen. Verfolgt man aber die Entwicklung von der Spore an, so sieht man, wie aus dieser kleine amöben-

Fig. 1.



Vergrößerung 300. Myxamöben eines Myxomyceten. z Zellkern.

artige Protoplasmakörper (Myxamöben) austreten, welche sich bewegen und nach starker Vermehrung durch Theilung zu einem Plasmodium sich vereinigen. Das Plasmodium entsteht aber nicht nur aus Zellen (Myxamöben), es zerfällt auch wieder in Zellen, ja es besteht auch aus solchen, wie an den in ihnen neuesten entdeckten Zellkernen zu ersehen ist. Die Grenzen der Elemente

lassen sich aber auf keinerlei Weise anschaulich machen. Diese Beispiele liessen sich leicht vornehmen; dieselben würden aber nur eine Wiederholung des bereits Gewonnenen bilden.

Es lässt sich also auf analytischem (anatomischem), in einigen besonderen Fällen aber auf synthetischem (entwicklungsgeschichtlichem) Wege der Beweis liefern, dass jede Pflanze ganz und gar aus Zellen aufgebaut ist; sofern sie nicht selbst bloß eine Zelle ist. Letzteres muss besonders betont werden, denn es giebt auch selbständige vegetabilische Organismen, welche nach allen ihren Eigenthümlichkeiten einer Zelle gleichwerthig sind, z. B. die Hefe (Gährungspilz, *Saccharomyces cerevisiae*).

Die Zurückführung der Pflanzentheile auf Zellen ist in manchen Fällen mit Schwierigkeiten verbunden, welche indess durchaus überwunden wurden. Die Fasern des Bastes und Holzes, ferner die Gefässe sind lange Zeit für etwas von den Zellen verschiedenes angesehen worden. Aber schon in den Dreissiger-Jahren dieses Jahrhunderts wurde durch H. v. Mohl gezeigt, dass die Fasern sich nur durch die Dimensionen von den gewöhnlichen Zellen unterscheiden, die Gefässe aber Zellreihen sind, welche durch Auflösung der Querwände in röhrenförmige Gebilde umgewandelt wurden (Zellfusionen).

Damit wurde der wichtigste Fundamentalsatz der Anatomie, welcher die Einheit im inneren Baue der Pflanzen aussprach, begründet, welcher durch alle späteren Entdeckungen in der Anatomie nur immer wieder bestätigt wurde.

Die ersten Pflanzenzellen wurden von Rob. Hooke (1660) gesehen. Die ersten genauen Untersuchungen über den Zellenbau der Pflanzen rühren von Malpighi (1671) her.

II. Die wesentlichsten Bestandtheile der Zelle.

4. Die an der Zusammensetzung der Blätter, Stengel und Wurzeln antheilnehmenden Zellen bestehen aus Protoplasma, aus dem Zellkern (Kern, nucleus) und der Zellhaut (Zellmembran).

Diese Bestandtheile der Pflanzenzellen sollen später ausführlich beschrieben werden. Zur vorläufigen Charakteristik derselben sei einstweilen nur Folgendes hervorgehoben. Allen dreien kömmt eine für Lebenszwecke bestimmte innere Structur zu, sie sind nicht bloß organische Körper, wie etwa Eiweiss oder Cellulose, sondern durch eine für Lebenszwecke bestimmte eigenthümliche Structur ausgezeichnet, kurzgefasst, organisirte Körper. Das Protoplasma erscheint uns gleich dem Zellkerne als eine körnigschleimige Substanz; letzterer liegt als rundliches Körperchen stets im Protoplasma, ist gegen das letztere scharf abgegrenzt und hebt sich von demselben immer deutlich ab, denn trotz vieler Aehnlichkeiten stimmt es im Lichtbrechungsvermögen mit dem Protoplasma niemals überein. Die Zellmembran bildet ein geschlossenes, die Zelle nach aussen scharf abgrenzendes Häutchen.

Protoplasma und Zellkern werden im Verlaufe des Lebens häufig zum grossen Theile oder gänzlich aufgebraucht, hingegen bleibt die Zellhaut in der Regel erhalten. Als Inhalt der Zellen tritt dann nicht selten Luft auf (Mark der Holzgewächse). Fehlt der Zelle das Protoplasma, so hört sie auf, ein lebender Organismus zu sein.

Es giebt Zellen, welchen der Kern fehlt, z. B. den Hefezellen und überhaupt den meisten Zellen des vegetativen Gewebes der Pilze. Auch membranlose Pflanzenzellen existiren, z. B. die schon früher genannten Myxamöben, desgleichen viele, die erste Anlage des Pflanzenkeims bildende Zellen.

Es geht aus dieser kurzen Betrachtung hervor, dass die Pflanzenzellen gewöhnlich aus Protoplasma, Kern und Membran bestehen (Schleiden, 1842), dass aber blos das Protoplasma als nie fehlendes Attribut der Zelle anzusehen ist. (Brücke, Elementarorganismen 1865.)

III. Form und Grösse der Zellen.

5. Die Gestalten der Pflanzenzellen variiren in's Unendliche. Doch lassen sich als häufigste Formen Bläschen, Plättchen und Fasern unterscheiden. Die Bläschen sind nach allen drei Richtungen des Raumes nahezu gleich stark entwickelt, dabei entweder rund (Hefezellen) oder polyedrisch (Zellen des Markes der Holzgewächse). Das später als Parenchym näher zu betrachtende Gewebe besteht gewöhnlich aus bläschenförmigen Zellen. Bei den plättchenförmigen Zellen überwiegen zwei Dimensionen gegen die dritte. Der Umriss dieser Zellen kann sehr mannigfaltig: polygonal, rundlich, wellenförmig sein. Die Oberhäute setzen sich sehr häufig aus solchen Zellen zusammen. Bei den faserförmigen Zellen überwiegt die Länge im Vergleiche zu den Dimensionen des Querschnittes. Diese Zellformen enden gewöhnlich spitz, sind aber ihrer übrigen Körperform nach Cylinder oder Prismen. Die in der beschreibenden Botanik als „Nerven“ bezeichneten Gefässbündelzüge der Blätter und anderer Organe bestehen vorwiegend aus faserförmigen Elementen.

Im allseitigen Gewebeverbande befindliche Zellen weichen selten von den hier genannten Typen ab; doch kommen auch

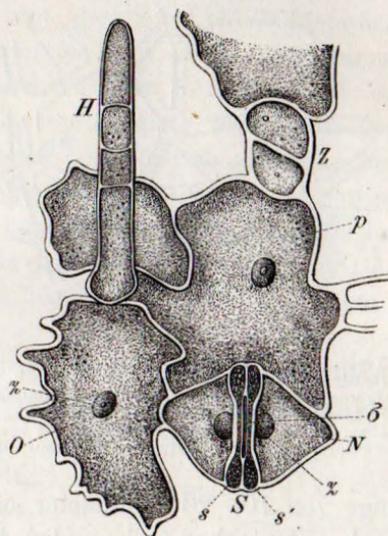
hier manchmal sternförmige (Fig. 3) oder verästelte Gestalten vor. Eine grössere Mannigfaltigkeit giebt sich aber bei vegetabilischen Organismen zu erkennen, welche einzellig sind oder die, wie die Haare, mit dem grössten Theile ihrer Oberfläche freiliegen. So ahmen die Caulerpen (Meeresalgen), obwohl nur einzelne Zellen repräsentirend, in ihren Theilen die Form von Blättern, Stengeln und Wurzeln nach. Viele einzellige Algen und Pilze verzweigen sich auf das Mannigfaltigste.

Die zu einem Gewebe mit einander verbundenen Zellen stimmen entweder mit einander in der Form überein oder sind verschieden gestaltet. Im letzteren Falle spricht man von Polymorphie der Zellen des Gewebes (s. Fig. 2). Nur wenige Gewebe bestehen aus monomorphen Elementen.

Zellen, welche mit Membran umschlossen sind, ändern ihre Form nur durch Wachsthum. Membranlose Zellen können wohl durch locale Contractionen oder Dilatationen ihren Umriss ändern, wie z. B. die Myxamöben (Fig. 1). Hautlosen Zellen kömmt häufig die Kugelform zu und sie behalten diese Gestalt dann auch so lange bei, als sie membranlos sind. Es ist dies stets ein Zeichen, dass das Protoplasma solcher Zellen sehr wasserreich ist und in diesem Falle, obgleich ein organisirter Körper, doch bezüglich seiner Gestaltungsverhältnisse sich so wie eine Flüssigkeit verhält.

Die spezifische Gestalt der Zellen ist augenscheinlich in ihrer Organisation begründet, kann aber durch äussere Kräfte auch vielfach modificirt werden. Es tritt dies namentlich an den im Gewebeverbande vorkommenden Zellen hervor. So sehen wir z. B. die gegen den Herbst zu entstehenden Zellen

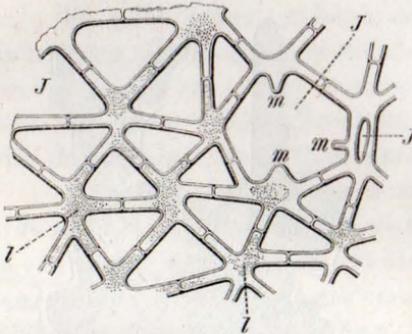
Fig. 2.



Vergr. 380. Oberhautstück eines jungen Scheidenblattes des Maiskolbens. *O* Oberhautzelle (tafelförmige), *S* Spaltöffnungen mit den beiden Schliesszellen *s* und *s'*, der Spalte σ und den Nebenzellen *N*. *H* Haar, *Z* Zwergzellen, *z* Zellkern, *p* Protoplasma.

des Holzes sich in Folge des zu dieser Zeit relativ starken, auf ihnen lastenden Rindendruckes parallel zur Rindenoberfläche abplatten. Aehnliche, durch äussere Druckwirkungen hervorgebrachte Zellformen sind nicht selten und werden als Hemmungsformen bezeichnet (s. Fig. 4).

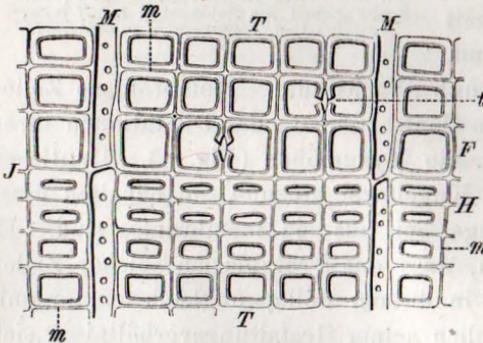
Fig. 3.



Vergr. 180. Querschnitt durch das als sternförmiges Parenchym ausgebildete Mark von *Juncus conglomeratus*. *JJ* Interzellularräume, *ll* Lumina der Zellen, *mmm* verbunden gewesene, durch verstärktes Wachstum der benachbarten Wandpartien getrennte Membrantheile.

Länge von 10–20 Centimeter erreichen. Doch kann man als Regel aussprechen, dass die bläschen- und plättchenförmig

Fig. 4.



Vergr. 300. Querschnitt durch das Holz der Tanne (*Abies pectinata*). *TT* Holzzellen (Tracheiden), *J* Jahringgrenze, *H* Herbstholzzellen, *F* Frühlingsholzzellen, *t* Hoftpfeil, *M* Markstrahlen, *m* Mittelamellen.

gestalteten Zellen nach allen drei Dimensionen, die faserförmigen nach den Querschnitts-Dimensionen mikroskopische Grösse besitzen. Der Zweck der mikroskopischen Kleinheit der Zellen leuchtet ein, wenn man bedenkt, dass die Oberfläche eines Körpers im Verhältnisse zum Inhalte mit der Abnahme der absoluten Grösse zunimmt, und die Geschwindigkeit des Stoffwechsels von der Oberflächengrösse der Zelle abhängig ist. Die Zellen haben in Folge ihrer mikro-

6. Die absolute Grösse der Zellen variirt ausserordentlich, denn es giebt Pflanzenzellen (Bakterien und andere Schizomyceeten), deren Durchmesser etwa der Wellenlänge des rothen Lichtes (0.0007 Millimeter) gleichkömmt, während andere, z. B. die früher genannten Caulerpen, bei ansehnlichem Querschnitt häufig eine

skopischen Kleinheit eine relativ grosse Oberfläche; deshalb muss die in den Organen stattfindende Stoffbewegung eine relativ rasche sein.

IV. Protoplasma.

7. Es wurde schon angedeutet, dass die Lebensfunctionen der Zellen an deren Protoplasma (von H. v. Mohl 1844 zuerst genauer beschrieben) geknüpft sind. Dieser Körper kann, da er den lebenden Zellenleib repräsentirt, kein einfaches Stoffgemenge sein, vielmehr muss er eine für Lebenszwecke bestimmte Structur, eine innere Organisation besitzen. So gewiss diese für die lebende Materie bezeichnendste Eigenschaft im Protoplasma realisirt ist, so wenig tritt sie in Erscheinung. Der Grund hiefür mag entweder darin liegen, dass die Formelemente des Protoplasmas zu klein sind, als dass sie mit unseren optischen Hilfsmitteln erkannt werden könnten, oder darin, dass sie im Lichtbrechungsvermögen untereinander zu wenig differiren, um gesehen werden zu können.

Gewöhnlich erscheint das Protoplasma als körnig-schleimige Substanz, nach aussen durch eine mehr oder minder zarte Haut (Primördialschlauch Mohl's, Hautschichte Pringsheim's) abgeschlossen. Diese Haut theilt die eben erwähnte Eigenschaft des Protoplasma: auch sie stellt sich uns structurlos dar. (In neuerer Zeit wurde indess doch in einigen Fällen ihre Zusammensetzung aus feinen nebeneinanderliegenden Stäbchen constatirt.) Die Hautschichte wird in der Regel erst sichtbar, wenn das Protoplasma durch wasserentziehende Mittel (Zuckerlösung, Schwefelsäure etc.) oder durch Erwärmung zur Contraction gebracht wird, wobei sie sich von der Zellhaut ablöst. Oft fehlen im Protoplasma selbst die Körnchen (genauer

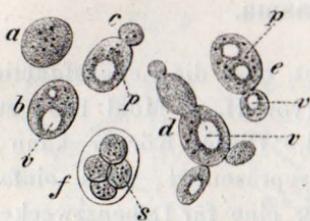


Vergr. 350. Zellen aus dem Fleisch der Runkelrübe, in Wasser gekocht, um die Hautschichte *h* des Protoplasma *p* zur Anschauung zu bringen. *m* Zellmembran mit unbehöfteten Tüpfeln *t*. *z* Zellkern.

fehlen im Protoplasma gesagt Körnchen und

Tröpfchen), dann erscheint es als eine völlig homogene Gelatine.

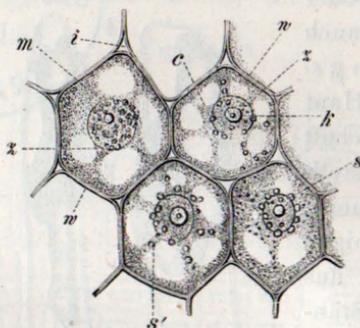
Fig. 6.



Vergr. 600. Bierhefe. *a, b* Hefezellen, *c, d, e* in Sprossung begriffene Hefe, *v* Vacuolen, *p* Protoplasma, *f* auf feuchtem Substrate cultivirte Hefezelle mit Sporen *s* (Brutzellen).

darin Flüssigkeitstropfen (Vacuolen) vor, entweder eine oder einige wenige (z. B. in Hefezellen, s. Fig. 6, *v*), oder aber zahlreiche, so dass das Protoplasma schaumig aussieht. Bei mikroskopischer Betrachtung erscheint das Protoplasma in bläulicher,

Fig. 7.



Vergr. 400. Querschnitt durch das junge Stengel-Parenchym eines Dicotylen-Keimlings. *w* wandständiges, *c* centrales Protoplasma, beide durch Protoplasmazüge verbunden. *s* Zellkern mit dem Kernkörperchen *k*. Um die Kerne und im wandständigen Protoplasma transitorische Stärke *s s'*. *i* Interzellulargänge, *m* Zellmembran mit Mittelzelle.

Das funktionirende Protoplasma ist stets wasserreich und immer gelatinös. Ruhendes, also latent lebendes, wie es in keimfähigen trockenen Samen vorkommt, enthält wenig Wasser, ist steif, hart und zeigt eine grauliche oder schwach gelbliche Färbung, welche am lebenden kaum wahrnehmbar ist.

Ganz junge Zellen sind häufig mit Protoplasma völlig erfüllt; nicht selten kommen

die Vacuolen in röthlicher Interferenzfarbe.

Stark herangewachsene Zellen führen neben dem Protoplasma reichlich Flüssigkeit, welche aber nicht mehr in Form von Tropfen auftritt, sondern grosse, minder regelmässig begrenzte Räume erfüllt und dann als Zellsaft bezeichnet wird. Die Anordnung des Zellsafts im Protoplasma tritt uns in zwei Formen entgegen: entweder erfüllt der Zellsaft den ganzen Innenraum der Zelle, wenn nämlich das Proto-

plasma blos als Innenbeleg der Zellwand auftritt (peripheres Protoplasma); oder der Zellsaft erfüllt mehrere Hohlräume im Protoplasma, wenn nämlich letzteres theils als Wandbeleg, theils

im Innern der Zelle vorkömmt (centrales Protoplasma). In diesem Falle sind beide Partien des Protoplasma, durch die Zellsafträume abgrenzende, Protoplasmazüge verbunden.

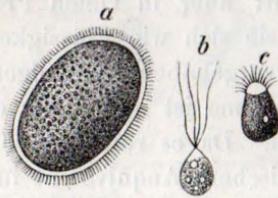
8. Die physikalischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas betreffend, ist zunächst hervorzuheben, dass von einem Aggregatzustand desselben eigentlich nicht die Rede sein kann, da jedes organisirte Gebilde aus festen und flüssigen Theilen bestehen muss. Das feste Gerüste tritt aber in vielen Protoplasmen so in den Hintergrund, dass sie sich wie Flüssigkeiten verhalten und dann, wie schon hervorgehoben, Kugelgestalt (Tropfenform), annehmen. Das Protoplasma ist nur wenig elastisch, hingegen dehnbar und contractil. Da es reichlich colloidale Substanzen von hohem endosmotischem Aequivalent führt, so nimmt es begierig Wasser auf, und zwar so stark, dass es darin zerfließt. Hingegen ist es im lebenden Zustande für Lösungen von Salzen und Farbstoffen undurchlässig; getödtet verliert es diese Eigenschaft. Darauf beruht die Unterscheidung von lebendem und todttem Protoplasma. Ersteres lässt sich durch gelöste Farbstoffe nicht, letzteres leicht färben und nimmt gleich Kohle den Farbstoff reichlich auf. Farbstoffe, welche, wie etwa Jodtinctur, das Protoplasma tödten, dürfen selbstverständlich zu diesen Versuchen nicht benützt werden.

9. Chemische Beschaffenheit. Bis in die neueste Zeit hielt man das Protoplasma für einen vorwiegend aus Eiweiss-Substanzen zusammengesetzten Körper, der nebenher etwas Fett, Zucker, Dextrin und mineralische Substanzen führt. Jüngsthin ausgeführte, genaue chemische Analysen von Plasmodien lassen aber vermuthen, dass die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas eine bei weitem complicirtere ist, und dass die Menge der Eiweisskörper — die Trockensubstanz der Plasmodien besteht etwa zu ein Drittel aus diesen — bedeutend geringer als früher anzunehmen ist.

Die bis jetzt bekannten Reactionen auf das Protoplasma decken sich mit denen auf Eiweiss-Substanzen. Am verlässlichsten und in der Pflanzenanatomie auch am meisten gebräuchlich ist die Raspail'sche Reaction, nämlich die Prüfung mit concentrirter Zuckerlösung und Schwefelsäure, welche, nach einander angewendet, die Eiweisssubstanzen rosenroth färben.

10. Lebendes Protoplasma befindet sich häufig in Bewegungszuständen. Der amöbenartigen Bewegungen der Myxamöben wurde schon gedacht. Viele membranlose, also im Wesentlichen aus Protoplasma bestehende Sporen zeigen Schwimmbewegungen. Solche Sporen (Schwärmersporen, Zoosporen, s. Fig. 8) besitzen stets Wimpern.

Fig. 8.



Vergr. 200. Schwärmersporen von Algen.
a) von Vaucheria, b) von Ulothrix,
c) von Oedogonium.

Aber auch in von Membran umhüllten Zellen bewegt sich das Protoplasma; unter günstigen Vegetationsbedingungen lässt sich nämlich in vielen Zellen eine spontane strömende Bewegung im Protoplasma erkennen. (Corti 1772, Treviranus 1807.) Ist bloß peripheres Protoplasma vorhanden, so läuft es längs der Zellwand hin (Rotationsstrom); gliedert es sich hingegen in centrales und peripheres, so strömt es von diesem zu jenem und umgekehrt (Circulationsstrom). Die Strömungsgeschwindigkeit ist nicht nur von der Natur des Protoplasma, sondern auch von äusseren Einflüssen, z. B. der Temperatur, abhängig. Die mittlere Geschwindigkeit der Strömung steigt nach den bisher angestellten Beobachtungen bis auf 10 Millimeter per Minute (in den Plasmodien einiger Myxomyceten) und fällt bis auf ein Tausendstel dieses Werthes. In diesem Falle ist die Geschwindigkeit aber schon schwierig zu ermitteln. Es lässt sich annehmen, dass noch geringere Strömungsgeschwindigkeiten vorkommen, sich aber der Wahrnehmung entziehen und mit Rücksicht darauf vermuthen, dass unter günstigen Bedingungen das Protoplasma jeder lebenden Zelle strömt. — Die Strömung ist besonders deutlich zu erkennen, wenn im Protoplasma grössere, scharf hervortretende Körner (z. B. Chlorphyllkörner) auftreten, da dieselben durch die Strömung mitgezogen werden.

Die Vacuolen vieler Schwärmersporen lassen eine rhythmische Contraction und Dilatation erkennen, welche offenbar auf Bewegungen des Protoplasma zurückzuführen sind. Man hat sie als pulsirende Vacuolen bezeichnet.

Weiteres über die Bewegungserscheinungen des Protoplasma folgt in der Pflanzenphysiologie.

V. Zellkern.

11. Seiner substanzuellen Beschaffenheit und Structur nach giebt sich der Zellkern — auch kurzweg Kern (*nucleus*) genannt — als ein geformtes, scharf abgegrenztes Stück Protoplasma zu erkennen. Er bildet ein rundliches, häufig abgeplattetes Körperchen, welches im Protoplasma eingebettet ist. Ist blos peripheres Protoplasma in der Zelle vorhanden, so liegt der Kern darin; kommt aber sowohl peripheres als centrales Protoplasma vor, so befindet er sich in letzterem (s. Fig. 1, 2, 5, 7).

In der äusseren Umgrenzung ist der Zellkern häufig gleich dem Protoplasma hautartig. Im Innern birgt er ein, hin und wieder auch mehrere kleine Körperchen (Kernkörperchen, *nucleoli*, s. Fig. 7), die selbst manchmal wieder kleine Körperchen einschliessen. In manchen Kernen wurden Vacuolen, ferner der Protoplasmaströmung analoge Bewegungen beobachtet. Zur Zeit der Zellenvermehrung treten streifige und körnige Bildungen in dem Kerne auf, welche weiter unten betrachtet werden sollen. Es wurde in neuerer Zeit von Hanstein constatirt, dass der Zellkern häufig seine Form verändert und dass er in der Zelle selbst der Strömungsrichtung entgegengesetzte Ortsveränderungen durchzumachen befähigt ist. Auch das Kernkörperchen vermag im Zellkerne, wie dieser im Protoplasma, seine Lage zu verändern.

Der Kern wächst mit der Zelle nicht weiter; im Gegentheile, gerade in jungen Zellen sind die Kerne gross und nehmen mit der Oberflächenvergrösserung der Membran zumeist an Volum ab.

Jede Zelle besitzt in der Regel zeitlebens einen Kern. Bei der Sporen- und Pollenbildung kömmt es häufig vor, dass der zuerst gebildete Kern aufgelöst und durch einen zweiten, ja dritten substituirt wird. In neuerer Zeit wurden Zellen mit mehreren Kernen aufgefunden (Parenchymzellen mancher Monocotylen, *Caulerpa*, Milchzellen der Euphorbien etc.). Diese, wie es indess scheint, nicht so seltenen Ausnahmefälle beruhen entweder auf Zerfall eines nicht mehr der Zellvermehrung dienenden Zellkerns (Fragmentation des Kern), oder sind der Ausdruck einer unvollkommenen Zellvermehrung, bei welcher es

nicht bis zu einer völligen, durch Sichtbarwerden der Grenzen gekennzeichneten Individualisierung der Zellen gekommen ist.

Der Zellkern wurde 1833 von Rob. Brown entdeckt.

VI. Die Zellmembran.

12. Aeusserere Formverhältnisse der Membran. Wie schon erwähnt, sind die Zellen in der Regel von einer Haut (Zellhaut, Zellmembran) umkleidet, oder — verhältnissmässig seltener — membranlos.

Anfänglich bildet die Membran ein äusserst feines, der Dicke nach kaum messbares Häutchen, welches nach der Fläche, aber auch nach der Dicke zu wachsen befähigt ist. Durch die erstere Art des Wachsthumts gewinnt die Membran an Oberfläche (und die Zelle an Grösse), durch die letztere Art an Dicke. Je nach dem Grade ihres Dickenwachsthumts unterscheidet man dünnwandige und dickwandige Zellen. Als Beispiel der ersteren seien die Zellen des Parenchyms genannt (Mark, Fleisch der Früchte und saftigen Wurzeln). Die Bastzellen sind Repräsentanten dickwandiger Zellen. Die Dicke der Zellhaut kann sich so weit steigern, dass das Lumen bei rundlichen Zellen als Punkt, bei faserförmigen Zellen als Linie erscheint (Flachsbastzelle). In manchen Bastzellen ist stellenweise oder im ganzen Zellverlaufe gar kein Lumen mehr wahrnehmbar (Bastzellen von *Sponia Wightii* Planch., s. Fig. 12).

Die Membran bildet sich aus dem Protoplasma hervor, kann also nur so lange nach Fläche und Dicke wachsen, als Protoplasma in der Zelle vorhanden ist.

Die erste hautförmige Ausscheidung des Protoplasmas bildet ein zartes, völlig homogen erscheinendes Häutchen, die primäre Membran. Unter Substanzzufluss seitens des die primäre Membran unmittelbar berührenden Protoplasmas sehen wir sie an Dicke mehr oder weniger zunehmen. Die sich verdickende Wand erscheint anfänglich homogen, zeigt aber später eine sich immer schärfer ausprägende Structur; in der Peripherie hebt sich eine Schichte deutlich ab, die wir später als „Mittellamelle“ genau kennen lernen werden; nach innen grenzt sich gleichfalls eine Schichte ab, die Innenhaut. Beide erscheinen homogen; zwischen ihnen bildet sich eine stets

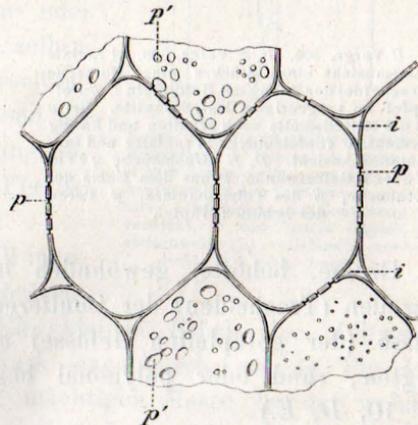
geschichtete Masse aus, welche als Verdickungsmasse bezeichnet wird.

Verdickungsmasse und Verdickungsschichten sind identische Begriffe. Gewöhnlich haben sämtliche Verdickungsschichten einer Zelle die gleichen äusseren Formen; in diesem Falle werden sie auch *secundäre Membranen* (*sec. Schichten*) genannt. Gliedern sie sich aber je nach ihrer Form in zwei Systeme, so werden die äusseren als *secundäre*, die inneren als *tertiäre Membranen* (*tert. Schichten*) bezeichnet.

Die Form der Verdickungsmasse ist eine höchst verschiedene, bedingt das Relief der Membranen und dadurch ihr spezifisches Aussehen. Die Schichten erscheinen von Poren (Tüpfel), Porencanälen durchbrochen, oder nehmen die Gestalt von Ringen, Schrauben, Netzen etc. an und dem entsprechend werden die Zellen als Poren-, ringförmig verdickte Zellen etc., die Gefässe (3) als Poren-, Ring-, Schrauben- (Spiral-), Netzgefässe etc. bezeichnet (s. Fig. 9 u. 11).

Eine besonders charakteristische und häufig zu beobachtende Form der Verdickungsmasse sind die behöfteten Tüpfel (Hoftüpfel). Nach der herrschenden Ansicht sind dieselben im Grunde als Poren, aber besonderer Art, aufzufassen. Wie bei diesen bleibt auch bei den Hoftüpfeln ein zumeist kreisförmiges Stück der primären Membran — die Scheidewand des Hoftüpfels — unverdickt und wird von den Grenzen dieses Stückes aus successive überwölbt. Die Ueberwölbung geht gewöhnlich nicht bis zur vollständigen Bedeckung der Scheidewand, sondern lässt eine Oeffnung — den Porus des Hoftüpfels — frei. Die Scheidewand bleibt entweder erhalten, kann dann auch in der Mitte an Dicke zunehmen oder wird später resorbirt (s. Fig. 10, A, C).

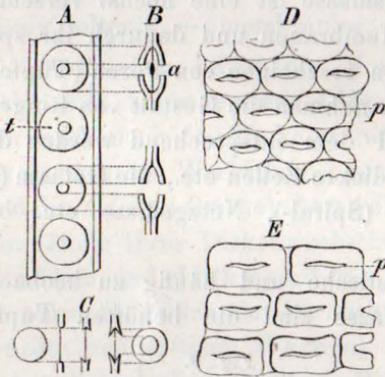
Fig. 9.



Vergr. 300. Querschnitt durch Hollundermark. Membranen mit Poren (unbehöfteten Tüpfeln) pp' ; pp im Durchschnitt, $p'p'$ in der Flächenansicht, i Intercellulargänge im Querschnitte. Mitten in der quer durchschnittenen Membran die Mittel-lamelle.

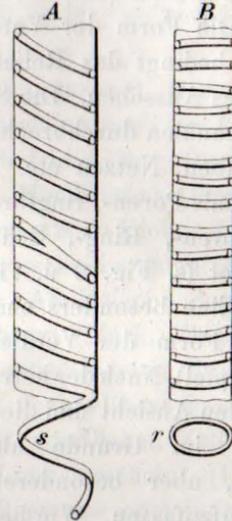
Die im fertigen Hoftüpfel nach erfolgter Resorption der Scheidewand entstehende linsenförmige Höhlung ist stets von Luft erfüllt und wird als Tüpfelraum bezeichnet. Die experimentelle Untersuchung hat gelehrt, dass die Hoftüpfel in der Regel geschlossen sind, selbst nach Resorption der Scheidewand, was sich nur durch das im Mikroskope schwer festzustellende Verschlussensein des Porus erklären lässt.

Fig. 10.



A-C Vergr. 300. D, E Vergr. 600. A radiale Längsansicht eines Stückes einer Holzzelle (Tracheide) der Tanne mit Hoftüpfeln *t*. B Hoftüpfel im tangentialen Durchschnitte. Bei *a* ist die Mittellamelle noch erhalten und knotig verdickt. C Tüpfelanlagen in radialer und tangentialer Ansicht. D, E Bruchstücke getüpfelter Gefässwände, D aus dem Holze der Rothbuche, E des Tulpenbaumes. *p* Poren der behöfteten Tüpfel.

Fig. 11.



Vergr. 250. Gefässfragmente aus dem Roggenhalm im Längsdurchschnitte. A Schraubengefäß, B Ringgefäß; *r* ein aus dem Ringgefäß losgelöster Ring.

Grosse, behöftete, gewöhnlich isolirte Tüpfel besitzen die Holzzellen (Tracheiden) der Coniferen. Die Wände der meisten Gefässe (der getüpfelten Gefässe) sind mit kleinen, dichtgedrängten, rund oder polygonal begrenzten Tüpfeln bedeckt. (Fig. 10, D, E.)

Die Verdickungsmasse bildet sehr häufig Schichten, welche der primären Membran völlig parallel laufen. Zellen, deren Membranen in dieser Weise verdickt sind, werden als gleichmässig verdickt bezeichnet. Die ungleichmässige Verdickung der Zellwand kann in zweierlei Weise zum Ausdruck gelangen: es ist nämlich die Zelle entweder im Längsverlaufe oder im Querschnitte ungleich verdickt. Für die erstere

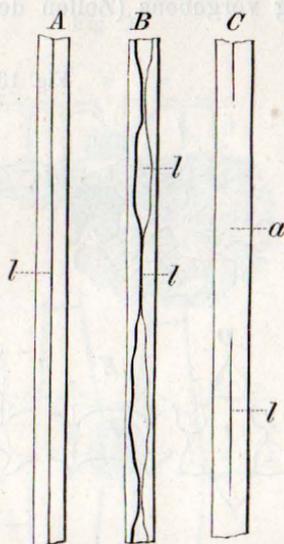
Art bilden die Bastzellen von *Corchorus capsularis* (Jutefaser), für die letztere die Collenchymzellen ausgezeichnete Belege (s. Fig. 12 u. 13). Die Verdickungsweise der letzteren prägt sich in höchst bezeichnender Weise aus: es sind nämlich diese prismatisch gestalteten Zellen bei aller Mannigfaltigkeit im Einzelnen stets an den Kanten stärker als an den Flächen verdickt. Zu den im Querschnitte ungleichmässig verdickten Zellen gehören die Oberhautzellen, deren nach aussen gekehrte Zellwände stets stärker verdickt sind, als die übrigen (Fig. 14, A).

Eine nicht selten vorkommende Form ungleichmässiger Verdickung der Zellmembran ist die excentrische (s. Fig. 15). Durch besonders scharfe Ausprägungen der excentrischen Verdickungen entstehen die sogenannten Vorsprungsbildungen der Zellwand (Höcker, Stacheln, Warzen etc.), welche häufig an der Aussen- oder Innenseite der Zellmembranen, selbstverständlich als Theile derselben, erscheinen und dementsprechend als äussere und innere Vorsprungsbildungen bezeichnet werden (s. Fig. 16 u. 17).

Den merkwürdigsten Fall innerer Vorsprungsbildungen repräsentiren die Cystolithen. Ein kleines Stück der Zellwand bildet sich sehr frühzeitig stark excentrisch aus (s. Fig. 18) und wächst hierauf zu einer mächtigen Masse heran, welche das Innere der Zelle gänzlich oder doch zum grossen Theile ausfüllt. In den Oberhautzellen der Blätter von *Artocarpeen* (z. B. bei *Ficus elastica*) und *Urticeen* (*Urtica urens*), im Grundgewebe der Blätter und Stengel von *Acanthaccen* (z. B. von *Goldfussia*) kommen Cystolithen sehr häufig vor. Gewöhnlich sind sie durch grossen Gehalt an kohlensaurem Kalk ausgezeichnet.

13. Structur der Zellmembran. Es wurde schon angedeutet, dass die Verdickungsmasse der Zellwand gewöhnlich

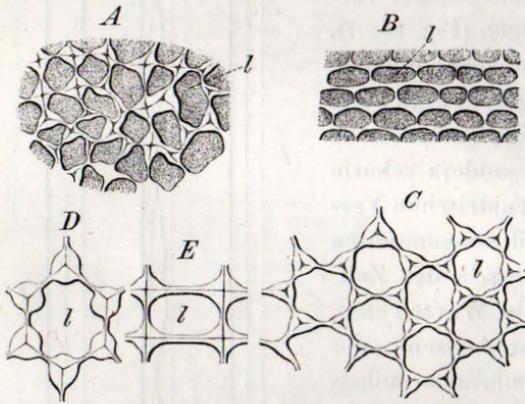
Fig. 12.



Vergr. 300. Bruchstücke isolirter Bastzellen. *l* Lumen der Zelle. A von *Linum usitatissimum* (Leinenfaser), B von *Corchorus capsularis* (Jutefaser) ungleichmässig verdickt, C von *Sponia Wightii*, stellenweise (a) vollständig verdickt, d. i. ohne Lumen.

parallel zur primären Membran geschichtet ist. Diese Schichtung ist an vielen, besonders dickwandigen Zellen direct zu sehen und wird durch Einwirkung bestimmter Reagentien häufig deutlicher, ja kann durch diese Mittel meist auch in jenen Fällen hervorgerufen werden, in welchen sich dieses Structurverhältniss der unmittelbaren Wahrnehmung entzieht. Nur in verhältnissmässig wenigen Fällen sucht man die Schichtung vergebens (Zellen der meisten Pilzmycelien).

Fig. 13.



A, B Vergr. 200, C—E 400. Querdurchschnittenes Collenchym. A aus dem Stengel von *Chenopodium album*, B aus dem Stamme von *Sambucus nigra*, C aus dem Blattstiel von *Nicotiana macrophylla*, D aus dem Stengel von *Ceratophyllum demersum*, letzteres nach Behandlung mit Schwefelsäure. E aus dem Blattstiele von *Phytolacca decandra*, l Lumen der Zelle. Mit Ausnahme von B sind überall die äusseren Zellgrenzen zu sehen.

Viele Zellmembranen lassen noch eine andere Form der Schichtung erkennen, die aus gleich anzugebenden Gründen als Streifung bezeichnet wird. Dieselbe beruht auf einer die früher betrachtete, zur Oberfläche der Zelle parallele Schichtung senkrecht oder schief durchsetzende Lamellenbildung und giebt sich

am deutlichsten in der Flächenansicht der Zellen zu erkennen, wo sie in Form einer meist zarten Parallelstreifung erscheint. Je nach der Lage der Lamellen verläuft die Streifung in der Richtung der Längsaxe schief oder senkrecht zu derselben (ringförmig, schraubig). Sehr schön ist die Streifung an vielen Holzzellen (Tracheiden der Coniferen) und Bastzellen zu sehen. Man hat an den Bastzellen einiger Pflanzen (*Vinca major*) ausser der Schichtung noch zwei sich schneidende Streifensysteme wahrgenommen. Die Streifung lässt sich häufig durch starke Quetschung der Zellen oder durch Reagentien in Erscheinung bringen oder deutlicher machen. Es führen hier dieselben Reagentien, welche die Schichtung schärfer hervortreten machen,

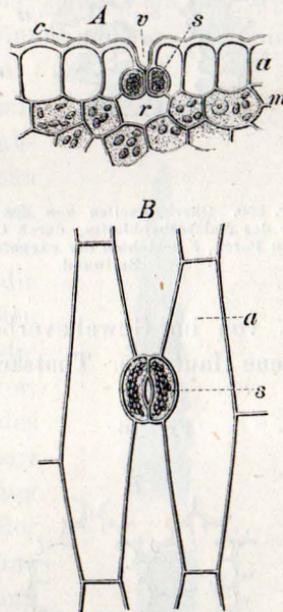
beziehungsweise hervorrufen, zum Ziele. Doch giebt es genug Fälle, in denen sie nicht zur Anschauung zu bringen ist.

Schichtung und Streifung beruhen auf einer Wechsellagerung ungleich lichtbrechender Schichten. Nach der herrschenden, von Nägeli begründeten Ansicht ist die ungleiche Lichtbrechung der Schichten auf eine Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Substanz zurückzuführen. Es wird angenommen, dass sowohl parallel zur primären Membran, als in einer oder zwei die Zellwand kreuzenden Richtung wasserreiche und wasserarme Schichten mit einander abwechseln. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht der Umstand, dass wasserziehende oder wasserzuführende, d. i. die Zellwand zur Quellung bringende Reagentien die Schichtung und Streifung auffällig verstärken oder schwächen. Stark quellend wirkende Substanzen löschen schliesslich beide Formen der Schichtung vollkommen aus. Mässige Zufuhr von Wasser, wie eine solche durch verdünnte Säuren oder Alkalien herbeigeführt

wird, macht sowohl Schichtung als Streifung deutlicher oder bringt sie überhaupt in Erscheinung.

Es wird heute ferner, gleichfalls auf Grund der Nägeli'schen Untersuchungen angenommen, dass Schichtung und Streifung jeder vegetabilischen Zellmembran eigen sind, und dass sich in jeder solchen Haut drei durch Wechsellagerung wasserarmer und wasserreicher Substanz hervorgerufene Streifensysteme kreuzen, etwa wie die Schichten eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls. Man stellt sich vor, dass die

Fig 14.

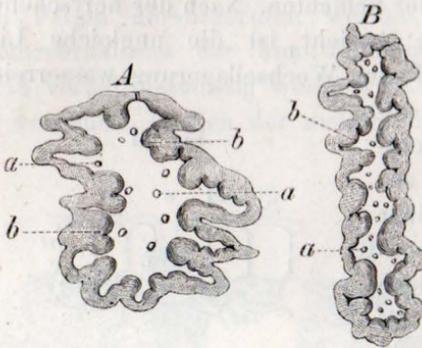


Vergr. 300. A Querschnitt durch die untere Oberhaut und das anstossende Mesophyll *m* des Blattes von *Hartwegia comosa*. B zugehörige Flächenansicht der Oberhaut. *a* Oberhautzellen, *s* Spaltöffnung mit den beiden chlorophyllführenden Schliesszellen, der dazwischenliegenden Schliesszelle, der dazwischenliegenden Spalte, der Athemhöhle *r* und dem Vorhofe *v*.

Substanz der Zellwand aus parallelepipedischen Molecülgruppen — den Micellen Nägeli's — bestehe, welche sich mit mehr

oder minder mächtigen Wasserhüllen zu umkleiden vermögen. Die regelmässige Anordnung der Micellen bedingt zunächst die Orientirung, die Grösse der Wasserhüllen den Grad der Deutlichkeit der Schichten.

Fig. 15.

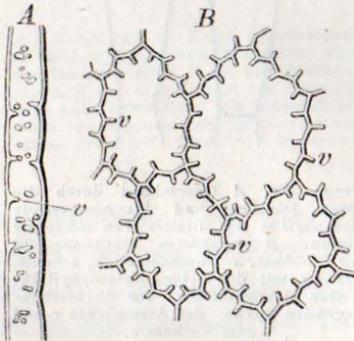


Vergr. 250. Oberhautzellen von der unteren Blattfläche des Maiskolbenblattes, durch Chromsäure isolirt. *a* Poren, *b* Schichten der excentrisch verdickten Zellwand.

plasma von im Gewebeverbande stehenden Zellen zuerst eine homogene Haut aus. Thatsächlich sieht man aber an der Grenze

zweier mit einander verbundener Zellen nicht zwei unterscheidbare primäre Membranen, sondern bloss eine gemeinschaftliche Haut liegen. Da dieselbe aber gleich der primären Membran isolirt lebender Zellen structurlos und geschlossen ist und wie diese aus reiner Cellulose besteht, so scheint es natürlich, diese gemeinsame Haut als ein durch Verschmelzung aus zwei primären Membranen entstandenes Gebilde aufzufassen. Inwieweit diese Auffassung zulässig ist, soll später erst erörtert werden.

Fig. 16.



Vergr. 300. *A* Bruchstück eines Wurzelhaares von *Marchantia polymorpha*. *B* Epithelialzellen der Blütenblätter von *Pezizargonium zonale*, *v* innere Vorsprungsbildungen der Zellwand.

Diese, zwei benachbarten Zellen gemeinschaftliche, anscheinend einfache Haut kann passend als gemeinsame Primärhaut bezeichnet werden.

Diese anfänglich sehr zarte Haut wächst unter Aufnahme von Substanz aus dem Protoplasma in die Dicke. Anfänglich erscheint die sich verdickende Haut homogen, aber alsbald bildet sich in ihr, an der Grenze benachbarter Zellen, eine gemeinsame, gegen das Zellinnere scharf begrenzte Haut aus, die Mittellamelle (s. Fig. 7, 9, 19). Sehr frühzeitig entwickelt sich an der Innengrenze der Zellhaut eine nach aussen und innen scharf abgegrenzte Haut, die Innenhaut (Fig. 20). Beide erscheinen homogen und stärker lichtbrechend, als die zwischen ihnen liegende Verdickungsmasse, die indess mit der weiteren Entwicklung an Lichtbrechung gewinnt und später einen geschichteten Bau annimmt.

Die Mittellamelle wird häufig mit der sogenannten Intercellularsubstanz identificirt. Doch muss man strenge zwischen beiden unterscheiden. Beide haben das gemeinschaftlich, dass sie homogene Substanzen darstellen, die gewissermassen zwischen zwei Zellen gelegen sind. Aber die eine wie die andere geht aus der Zellwand hervor. Die Mittellamelle entsteht während des Wachstums der Zelle und differenzirt sich aus der anfänglich homogenen Wand durch Wachstum von der Umgebung. Die Intercellularsubstanz bildet sich hingegen nach Beendigung des Wachstums durch chemische Metamorphose in der Art, dass mehr oder minder mächtige Antheile der Zellwand hierbei homogen werden und zu einer scheinbar zwischen den Zellen gelegenen Masse verschmelzen (Fig. 21).

Die Mittellamelle findet sich fast in jedem Gewebe ziemlich scharf ausgeprägt vor. Seltener tritt die Intercellularsubstanz auf. In schleimbildenden Geweben entsteht der Schleim häufig durch Umsatz von Cellulose, und zwar meist in der Weise, dass die Zellwand von aussen nach innen in Schleim übergeht. Dabei werden die äusseren Zellwandschichten benachbarter Zellen

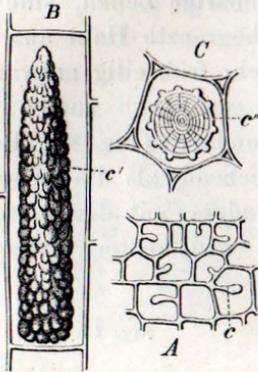
Fig. 17.



Vergr. 100. Haar von einem Blumenblatte des *Delphinium formosum*, an der Spitze mit äusseren Vorsprungsbildungen *a* versehen. *p* papillenförmige Epithelialzellen mit streifiger Cuticula. Nach A. Weiss.

homogen, sie werden zur Intercellularsubstanz. Aehnliches kommt im fleischigen Gewebe vieler Wurzeln vor, wo die äusseren Schichten der Zellwände durch Umsatz von Cellulose in Pectose das Materiale zur Bildung von Intercellularsubstanz geben.

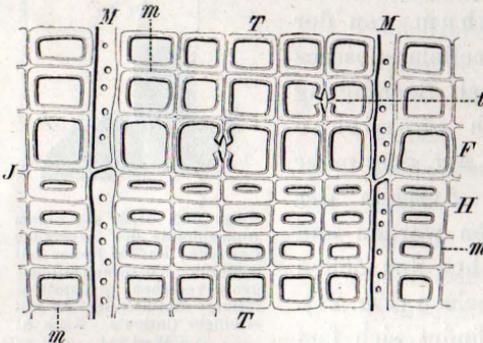
Fig. 18.



A Vergr. 600. Junge Parenchymzellen aus dem Stengel von *Goldfussia anisophylla* mit Anlagen von Cystolithen. B, C Vergr. 400. B Parenchymzellen von *Goldf. an.* in der Längsansicht mit dem Cystolithen *c'*, C Querschnitt durch B, *c''* durchschnittener Cystolith.

zufolge, nicht. Es sind die äussersten, homogen gewordenen Schichten der Zellwand, welche zur sogenannten Intercellularsubstanz werden, und es hat eben nur den Anschein, als lägen dieselben ausserhalb

Fig. 19.



Vergr. 300. Querschnitt durch das Holz der Tanne (*Abies pectinata*). *T' T'* Holzzellen (Tracheiden), *J* Jahrringgrenze, *H* Herbstholzzellen, *F* Frühlingsholzzellen, *t* Hofstüpfel, *M* Markstrahlen, *m* Mittellamellen.

Die Mittellamelle erreicht nur eine geringe Dicke. Die Intercellularsubstanz kann eine sehr verschiedene Mächtigkeit erlangen, je nachdem sie aus einem Theile der Mittellamelle, aus dieser, oder, was der gewöhnliche Fall ist, aus dieser und einem Theile der Verdickungsmasse hervorgeht.

Die Mittellamelle wird auch oft mit der gemeinschaftlichen Primärwand verwechselt, unterscheidet sich aber von dieser viel

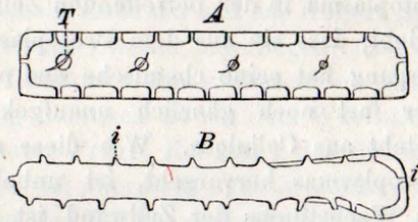
jüngeren Haut sofort in chemischer Beziehung. Erstere besteht nämlich, wie später noch näher auseinandergesetzt werden soll, aus reiner Cellulose, widersteht also nicht der Einwirkung von Schwefelsäure; letztere bildet während ihres Wachsthumns neben der Cellulose andere noch nicht näher bekannte Substanzen aus, welche ihre grosse Resistenz gegenüber der Schwefelsäure begründen.

Ob die gemeinsame Primärwand und die Mittellamelle einfach oder doppelt sind, ob nämlich je eine Hälfte derselben jener Zelle angehört, aus deren Protoplasma sie hervorgegangen, lässt sich mit Bestimmtheit nicht entscheiden. Da aber bei

der Entstehung der später zu betrachtenden Intercellulargänge die gemeinsame Primärwand oder die Mittellamelle mitten durch und unverletzt an einzelnen Stellen sich spalten und man auch auf künstlichem Wege eine solche Spaltung zu bewerkstelligen im Stande ist (s. 2. Trennung der Kartoffelparenchymzellen durch Kochen), so gewinnt die Auffassung, dass diese gemeinsamen Membranen doppelt sind, nämlich je einer der durch sie verbundenen Zellen je eine Hälfte angehört, die grössere Wahrscheinlichkeit. —

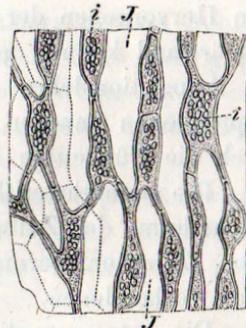
Die gemeinschaftlichen Häute der Zellen (gemeinschaftliche Primärhaut und Mittellamelle) sind in der Regel völlig geschlossen. Selten erfahren dieselben stellenweise eine Resorption. So werden z. B. die gemeinsamen Membranen der Hoftüpfel häufig resorbirt, ferner die Querwände der erst später genauer zu betrachtenden Gefässe ganz oder zum Theile aufgelöst.

Fig. 20.



Vergr. 300. Markstrahlzellen der Tanne, durch Chromsäure isolirt. Bei B wurde der grösste Theil der Innenhaut *i* durch das Reagens freigelegt. *T* Tüpfel.

Fig. 21.



Vergr. 250. Durchschnitt durch das Endosperm von *Ceratonia siliqua*. *i* Zellinhalt, von der Innenhaut umschlossen. *J* Intercellularsubstanz. Die Punktirung giebt die in Wirklichkeit nicht mehr sichtbaren Zellgrenzen an.

Die Verdickungsmasse zweier benachbarter Zellen zeigt in der Regel einen correspondirenden Bau, was namentlich an mit Poren und Hoftüpfeln versehenen Elementen sehr klar ausgesprochen ist. Es fallen nämlich die Poren und Hoftüpfeln benachbarter Zellen trotz der scheidenden Zwischenlamelle genau aufeinander (s. Fig. 9, p).

15. Wachstum der Zellmembran. Die Zellwand kann nur so lange nach der Dicke und Fläche wachsen, als Protoplasma in der betreffenden Zelle enthalten ist, woraus sich ergibt, dass sie aus dem Protoplasma hervorgehen muss. Der Vorgang hat seine chemische und mechanische Seite; beide sind aber fast noch gänzlich unaufgeklärt. Die jugendliche Zelle besteht aus Cellulose. Wie diese nun aus den Substanzen des Protoplasmas hervorgeht, ist unbekannt. Ueber die Mechanik des Wachsthums der Zellwand ist aber nur so viel erwiesen, dass eine einfache Ausscheidung der Zellhautmoleküle aus dem Protoplasma, und eine Anlegung der Theile von aussen nach innen nicht stattfinden kann, denn schon das Flächenwachstum der Zellwand widerstreitet dieser Auffassung. Aber gegen die Annahme des Wachsthums der Zellwand durch Apposition spricht auch das selbständige Dickenwachstum einzelner, zwischen anderen eingeschalteten Membranen, das wir schon bei dem Hervorgehen der Mittellamelle aus der gemeinschaftlichen Primärwand kennen gelernt haben. Noch eindringlicher wird die Appositionslehre durch die Entstehung der oben schon besprochenen inneren und äusseren Vorsprungsbildungen und durch die frühzeitige Anlage der Innenhaut entkräftigt.

Die angeführten Thatsachen zwingen zu der Annahme eines Wachsthums der Zellwand durch Intussusception, nämlich einer Zwischenlagerung neuer Zellhautmoleküle zwischen die schon vorhandenen.

Die Intussusception konnte, so sicher dieselbe namentlich durch Nägeli nachgewiesen wurde, bis auf die neuere Zeit mechanisch nicht anschaulich gemacht werden. Erst Traube's „künstliche Zellen“ scheinen den Schlüssel zur Erklärung des Räthsel's zu bieten. Am raschesten erhält man eine sogenannte künstliche Zelle, wenn man einen Krystall von Kupferchlorid in eine Lösung von gelbem Blutlaugensalz bringt. Der Krystall umkleidet sich mit einer rundum geschlossenen Niederschlagsmembran von Ferrocyan Kupfer. Das Häutchen wächst

beinahe zusehends in der Flüssigkeit empor. Das Wachstum dieser künstlichen Zellen erfolgt dadurch, dass zwischen die auf's Engste angelagerten Moleküle des Ferrocyankupfers durch die endosmotische Kraft des Kupferchlorids Wasser in die Haut eindringt und deren Moleküle durch den entstehenden osmotischen Druck so weit auseinanderschiebt, bis Raum zur Einlagerung neuer Moleküle des Hautbildners zwischen die schon vorhandenen Moleküle geschaffen ist. Ist diese Einlagerung vollzogen, so tritt neuerdings Wasser in die künstliche Zelle ein und das frühere Spiel wiederholt sich. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Traube'schen Zellen durch Intussusception wachsen; ob indess der hier stattfindende Vorgang identisch ist mit dem Wachstum der Zellmembran, ist eine andere Frage. Ein Druck des flüssigen Inhaltes auf die Wand (Turgor) ist allerdings auch in wachsenden Pflanzenzellen vorhanden, und das Flächenwachstum liesse sich in dieser Weise erklären. Allein es geht auch das Dickenwachstum der Haut zum grossen Theile durch Intussusception vor sich, und dieses lässt sich aus den Traube'schen Zellen nur in einer sehr gekünstelten Weise ableiten. Immerhin hat das Traube'sche Experiment einen gewissen Werth, erstlich weil es auf das Anschaulichste zeigt, dass auch in der anorganischen Natur eine Intussusception stattfindet, mithin der bekannte Satz: die Organismen wachsen durch Intussusception, die anorganischen Gebilde durch Apposition, in seiner Allgemeinheit nicht mehr richtig ist; und zweitens weil wir auf diese Weise doch wenigstens eine auf Anschauung beruhende mechanische Vorstellung dieses merkwürdigen Vorganges gewinnen.

Das Flächenwachstum der Zellwand erfolgt entweder in gleichmässiger oder in ungleichmässiger Weise; im ersteren Falle wird die Form der Zelle während des Wachstums nicht geändert, wohl aber im letzteren.

Vollkommen gleichförmiges Flächenwachstum kömmt selten vor; annähernd gleiches aber häufig, z. B. bei der Hefe, den Zellen des Markes vieler Gewächse, etc. Das ungleichförmige Wachstum der Zellwand kann in der mannigfaltigsten Weise zum Ausdrucke kommen. Folgendes sind die drei wichtigsten, genauer unterscheidbaren hierhergehörigen Fälle. 1. Eine mittlere Zone der Zelle wächst stärker als die anderen Partien (intercalares Wachstum). 2. Das Ende einer Zelle wächst stärker als ihr übriger Körper (einfaches Spitzenwachstum). 3. Meh-

rere scharf umschriebene Theile einer anfänglich rundlichen Zelle wachsen zu Armen oder Strahlen aus (mehrfaches Spitzenwachsthum). Intercalares Wachsthum findet sich an den Zellen der Fadenalge *Oedogonium* in schärfster Ausprägung vor. Einfaches Spitzenwachsthum ist an Haaren, ferner an faserförmigen Zellen zu beobachten. Bei ersterem wächst das eine freie Ende, bei letzterem beide Enden verstärkt. Die astförmigen und sternförmigen, in geschlossenen Geweben auftretenden Zellen entstehen aus anfänglich isodiametrischen Zellen durch mehrfaches Spitzenwachsthum. Den schönsten diesbezüglichen Fall bietet das sternförmige Parenchym des Stengels der *Juncus*-Arten dar (s. Fig. 3).

Auch das Dickenwachsthum verläuft entweder gleichmässig oder ungleichmässig. Im ersteren Falle entsteht die gleichmässige Wandverdickung; das ungleichmässige Dickenwachsthum erfolgt entweder concentrisch (s. Fig. 4) oder excentrisch. Letzteres führt zur Entstehung der sogenannten Vorsprungsbildungen. Man unterscheidet innere (Cystolithen etc.) und äussere Vorsprungsbildungen (Höcker, Warzen und Stacheln der Zellhaut). Erstere entstehen durch centripetal-, letztere durch centrifugal-excentrisches Dickenwachsthum.

16. Chemische Beschaffenheit der Zellmembran. Die jugendliche Zellwand besteht aus festen und flüssigen Theilen. Die feste Substanz ist Cellulose, die flüssige Wasser (Imbibitionswasser), welches organische und anorganische Substanzen aufgelöst enthält. Die im aufgelösten Zustande in die Zelle eintretenden, später häufig in fester Form zwischen den Molekülen der Cellulose ausgeschiedenen Körper werden als Infiltrationsproducte der Zellwand angesprochen. In späteren Entwicklungsstadien und im Alter nimmt die Menge dieser Producte zu. In dieser Zeit geht auch ein grösserer oder kleinerer Theil, manchmal auch die gesammte Cellulose in ein oder mehrere andere chemische Individuen über, wodurch der physikalische Charakter der Zellwand wesentlich verändert wird. Diese durch chemische Metamorphose aus der Cellulose hervorgegangenen Substanzen werden als Umwandlungsproducte der Zellwand bezeichnet.

Die Cellulose tritt in der Zellwand in zwei Modificationen, als gewöhnliche und als Pilzcellulose auf. Letztere findet

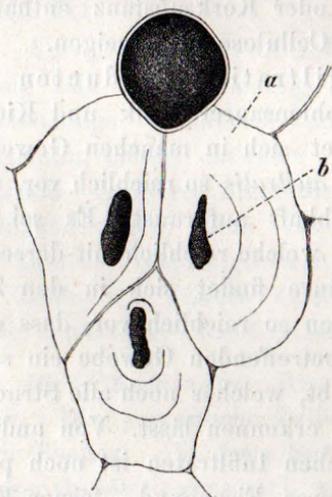
sich blos in den Pilzen (incl. Flechten) vor, erstere in allen übrigen Pflanzen. Die gewöhnliche Cellulose ist im reinen Zustande in Kupferoxydammoniak löslich, wird durch Jodlösung und hierauf folgende Einwirkung von Schwefelsäure gebläut, durch Chlorzink-Jodlösung violett gefärbt. Es giebt mehrere in der Zellwand auftretende Substanzen (z. B. die Holz- und die Korksubstanz), welche beide Reactionen verhindern. Die Pilzcellulose ist nach der herrschenden Ansicht selbst in reinem Zustande in Kupferoxydammoniak unlöslich und wird durch die genannten Jodreactionen nicht oder nur gelblich gefärbt. Thatsache ist, dass selbst ganz junge Pilzzellmembranen, die gewiss keine Spur von Holz- oder Korksubstanz enthalten, die Reactionen der gewöhnlichen Cellulose nicht zeigen.

Von mineralischen Infiltrationsproducten der Zellwand sind in erster Linie kohlenaurer Kalk und Kieselsäure zu nennen. Ersterer findet sich in manchen Geweben, z. B. in der Samenhaut von *Celtis australis* so reichlich vor, dass sie, mit Salzsäure übergossen, lebhaft aufbraust. Es sei hier an die Cystolithen zurückerinnert, welche reichlich mit derselben Substanz infiltrirt sind. Kieselsäure findet sich in den Zellwänden der Oberhaut der Equiseten so reichlich vor, dass nach vollkommener Verbrennung der betreffenden Gewebe ein sogenanntes „Kieselskelett“ zurückbleibt, welches noch alle Structureigenthümlichkeiten der Oberhaut erkennen lässt. Von anderen häufiger vorkommenden mineralischen Infiltraten ist noch phosphorsaurer Kalk und phosphorsaures Eisenoxyd, ferner Kalk, an Oxalsäure gebunden, zu nennen, welcher in manchen Zellwänden (Bastzellen von *Taxus*) sogar in Krystallform erkennbar ist.

Organische Infiltrate kommen in jeder lebenden Zellwand vor, wie man sich durch übermangansaures Kali leicht überzeugen kann. Diese in Lösung lebhaft rothviolette Substanz oxydirt die meisten organischen Substanzen rasch und wird dabei braun; Cellulose wird aber von diesem Reagens nur schwach und erst nach langer Zeit angegriffen. Junge, unverletzte Zellhäute werden durch das Reagens rasch gebräunt. Bedenkt man, dass die stets organische Substanzen aufgelöst enthaltenden Zellsäfte fortwährend von Zelle zu Zelle diffundiren, so wird es begreiflich, dass sich in den Zellwänden stets organische Infiltrate vorfinden müssen.

Von Umwandlungsproducten sei hier zunächst an die Entstehung der Intercellularsubstanz im Endosperm von *Cerantonia siliqua* erinnert (14. s. Fig. 21). Hier entsteht Schleim aus der Cellulose der Zellwände. Ferner sei das Bassorin genannt, welches aus den Markzellen der Astragalusstämme durch totale Umwandlung der Cellulosemembran sich bildet. Das Bassorin tritt aus diesen Stämmen als weiche Masse aus und bildet im erhärteten Zustande den Traganth. Auch andere Gummiarten (Kirsch-, arabisches, Moringagummi etc.) entstehen in gleicher Weise

Fig. 22.



Vergr. 400. Gummi der *Moringa pterygosperma*, in Wasser präparirt. *a* die stark aufquellende (in Bassorin umgewandelte) Zellhaut, *b* gefärbter, in Wasser unlöslicher Zellinhalt.

(Fig. 22). Diese chemischen Metamorphosen kommen allerdings nicht so häufig vor, wie einige später zu besprechende, sind aber deshalb von besonderem Interesse, weil sie die unangezweifeltsten Fälle chemischer Metamorphose repräsentiren, welche vom chemischen Standpunkte aus ganz einleuchtend erscheinen, da hier einfach ein Kohlenhydrat (Cellulose) in ein anderes (Schleim, Bassorin, Cerasin, Arabin etc.) übergeht. In den Parenchymzellen der Runkelrübe und zahlreicher anderer fleischiger Wurzeln entsteht durch chemische Metamorphose der äusseren Zellwand-

schicht Pectose, welche hier als Intercellularsubstanz auftritt. Derartige Gewebe lassen sich durch Säuren und Alkalien leicht in ihre histologischen Elemente zerlegen, da sich die Pectose in diesen Reagenzien löst (s. oben S. 11). — In allen Holzzellen, Gefässen etc. entsteht durch chemische Metamorphose der Cellulose die sogenannte Holzsubstanz (Lignin), welche sich in der Zellmembran leicht durch schwefelsaures Anilin oder durch Phloroglucin und Salzsäure nachweisen lässt. Ersteres Reagens färbt die verholzte Zellmembran gelb, die beiden anderen, nacheinander angewendet, rufen eine intensiv rothviolette Fär-

bung hervor. — Auch die Korksubstanz, welche sich in den Korkgeweben als Bestandtheil der Zellwand bildet, ist ein Umwandlungsproduct, welches aus Cellulose durch den Process der Verkorkung oder Cuticularisirung entsteht. Verkorkte Gewebe liefern durch Kochen im Schulze'schen Gemisch (s. S. 11) Cerinsäure, eine weisse, harzige, in Aether lösliche Masse. — Auch die Farbstoffe der Farbhölzer (das Brasilin des Rothholzes, Hämatoxylin des Blauholzes etc.) werden zu den Umwandlungsproducten der Zellwand gerechnet.

17. Physikalische Eigenschaften der Zellmembran. Die Zellwand ist anfänglich stets ungefärbt und bleibt es auch häufig. Durch chemische Metamorphose gehen aber in manchen Fällen mehr oder minder stark gefärbte chemische Individuen aus der Cellulose der Membran hervor, welche der Wand ihre Farbe mittheilen. Am deutlichsten lassen dies die schon berührten Farbhölzer erkennen. Aber auch die Holzzellwand zeigt stets eine schwach gelbliche Färbung. Sehr dünne Membranstellen erscheinen bei mikroskopischer Betrachtung in rother Interferenzfarbe. — Die Zellmembran verhält sich in der Regel anisotrop, indem sie das dunkle Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops aufhellt; Tüpfel und quer durchschnittene dickwandige Zellen zeigen zwischen den gekreuzten Nicols ein dunkles Kreuz auf hellem Grunde, verhalten sich also wie optisch einaxige Krystalle. Diese Phänomene führten zu der heute herrschenden Ansicht, dass die Zellwand aus doppeltbrechenden Theilchen (anisotropen Krystallmolekülen), den schon oben genannten Micellen Nägeli's, zusammengesetzt sei.

Durch mineralische Einlagerung kann die Zellwand eine sehr beträchtliche Härte erlangen (Oberhaut der Equiseten). Dickwandige Zellen (besonders Bastzellen) zeichnen sich, neuen Untersuchungen zufolge, durch einen hohen Grad von absoluter Festigkeit aus, worin die physiologische Leistung dieser Elemente als „mechanischer Zellen“ begründet ist. — Jugendliche, wasserreiche Zellwände sind wenig elastisch, hingegen verhältnissmässig stark ductil; später kehrt sich dieses Verhältniss häufig um. — Die Zellwand hat in der Regel die Fähigkeit, Wasser aufzunehmen, sie ist imbibitionsfähig und quillt dabei mehr oder minder auf, stärker in der Quer- als in der Längsrichtung, worauf die Eigenschaft des Holzes beruht, bei der Aufnahme von Wasser weit mehr nach der Dicke als nach der

Länge an Ausdehnung zu gewinnen. Die Imbibitionsfähigkeit ist vom chemischen Charakter der Wand abhängig; pectinreiche Zellwände quellen im Wasser stark, verholzte nur wenig, verkorkte gar nicht auf. — Jede Zellwand leitet das durch dieselbe strömende Wasser rascher in der Längs- als in der Querrichtung. Das gleiche gilt für die Wärmeleitung. Deshalb schmilzt eine Stearinschichte, auf einem der Länge nach geschnittenen Holze oder auf einem Baststreifen angeschmolzen, mit einer glühenden Nadel berührt, in einer Ellipse, deren grosse Axe in die Richtung der faserförmigen Zellen fällt. — Die Leitungsfähigkeit der Zellwand für Wasser betreffend, ist noch anzuführen, dass dieselbe vom chemischen Charakter der Zellwand in hohem Grade beeinflusst wird. Am raschesten wird das Wasser in der Wand verholzter Zellen geleitet und die verholzten Zellen sind es auch, welche vorzugsweise der Weiterbeförderung des Wassers in der Pflanze dienen. — Die verkorkte Zellwand abgerechnet, ist jede vegetabilische Zellmembran für Gase und Wasserdampf leicht durchgängig. Die eingetrocknete Korkzellwand erwies sich aber für Gase und Wasserdampf impermeabel. — Das specifische Gewicht der Zellwand ist, genaueren, in neuerer Zeit ausgeführten Untersuchungen zufolge, höher, als früher angenommen wurde. Nach volumenometrischen Versuchen hat die fast nur aus Cellulose bestehende Baumwolle ein specifisches Gewicht von 1.707, während dasselbe früher auf 1.27 geschätzt wurde. Je nach den Infiltrations- und Umwandlungsproducten variirt begreiflicherweise das specifische Gewicht der Zellwand. — Endlich wäre noch zu erwähnen, dass die vegetabilischen Membranen die Elektrizität leiten und bisher stets diamagnetisch befunden wurden.

VII. Die organisirten Inhaltskörper.

18. Im Inhalte der Zellen finden sich ausser dem Protoplasma und dem Zellkern noch organisirte Einschlüsse, krystallisirte Körper, endlich eine wässrige Lösung sehr verschiedener organischer und anorganischer Substanzen, der Zellsaft, vor.

Die organisirten Inhaltskörper der Pflanzenzelle sind dadurch ausgezeichnet, dass sie nur im Contacte mit dem Proto-

plasma, und zwar durch Intussusception, wachsen und dass sie eine theils dem Protoplasma, theils der Membranstructur vergleichbare, für Lebenszwecke bestimmte Organisation besitzen. In diese Kategorie gehören als die wichtigsten die Stärke, das Aleuron, die Krystalloide und das Chlorophyll.

19. Die Stärke (Stärkmehl, Amylum) zählt zu den verbreitetsten und wichtigsten Pflanzenstoffen. Sie ist, wie jeder organisirte Inhaltkörper der Pflanzenzelle, kein chemisches Individuum, sondern ein Stoffgemenge, welches ausser Wasser vorwiegend aus zwei isomeren Kohlenhydraten, der Cellulose und der Granulose, besteht (Nägeli, 1858). Letztere bildet die Hauptmasse und wurde als solche niemals in der Zelle noch beobachtet. Die Stärke tritt stets nur in Form organisirter Gebilde, die Stärkekörner bildend, auf. Eine von den älteren Anatomen behauptete, formlose Stärke existirt nicht. In allen grünen Pflanzen wurde Stärke beobachtet; mit Ausnahme der stets chlorophylllosen Pilze kömmt sie mithin in allen Abtheilungen des Gewächsreichs vor. Sie findet sich in Samen, Früchten, Wurzeln, Blättern, Stengeln, Stämmen, Blüthentheilen etc. und fast in allen Gewebearten der Pflanze, namentlich im Parenchym vor. Die Stärkesubstanz wird in allen Pflanzen, welche über das Keimungsstadium hinaus sind, ausschliesslich nur in den grünen Organen gebildet und von dort nach anderen Organen geleitet; findet man sie trotzdem in chlorophylllosen Schmarotzern (z. B. in Orobanchen), so kann man mit Sicherheit annehmen, dass die Stärkesubstanz sich in den grünen Wirthpflanzen bildete, in die Gewebe der Schmarotzer einwanderte und hier blos geformt wurde.

In Keimpflanzen, aus stärkefreiem, aber ölreichem Samen hervorgegangen, entsteht die Stärke aus Fetten.

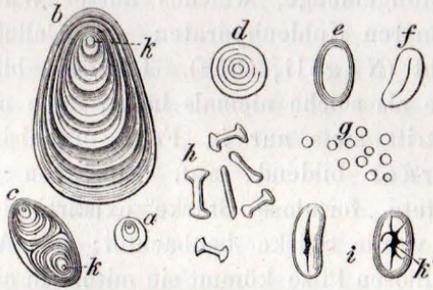
In manchen Geweben tritt sie nur spurenweise, in anderen (Endosperm der Gramineen) in solchen Massen auf, dass die Zellen damit völlig oder zum grossen Theile erfüllt erscheinen (s. Fig. 24 u. 25).

Diese beiden Extreme sind durch alle denkbaren Zwischenglieder verbunden.

Man kann vor Allem zweierlei Arten von Stärkekörnern unterscheiden, einfache und zusammengesetzte. Die zusammengesetzten Körner bestehen aus Theilkörnern, von denen jedes einzelne sich im Wesentlichen so wie ein einfaches ver-

hält. Am einfachen Korn unterscheidet man Schichten, welche concentrisch oder excentrisch um eine kleine, mit weicher wasserreicher Substanz erfüllte Höhlung (Kern) gelagert sind. So lange das Stärkekorn noch wächst, ist der Kern weich; in trockenem Gewebe (z. B. reifen Samen) trocknet er ein. An seiner Stelle findet man dann eine mit Luft erfüllte Höhle. —

Fig. 23.



Vergr. 300. Stärkekörner. *a-c* aus der Kartoffel. *a* junges, *b* völlig herangewachsenes einfaches, *c* halb-zusammengesetztes Korn, *d-f* grosse, *g* kleine Stärkekörner aus dem Endosperm des Weizens, *d* nach Behandlung mit Chromsäure. *h* aus dem Milchsafte von *Euphorbia splendens*, *i* aus den Keimblättern der Bohne, *k* Kern des Stärkekorns, *k'* luftgefüllte Höhle, durch Eintrocknung der weichen Kernsubstanz entstanden.

Manche Stärkekörner (z. B. die der Kartoffel) sind deutlich geschichtet, andere erscheinen nicht oder nur sehr undeutlich geschichtet (Stärkekörner des Weizens). Ähnlich wie ungeschichtet erscheinende Zellwände lassen auch derlei Stärkekörner nach Einwirkung gewisser Reagentien Schichtung hervortreten. So ruft Chromsäure an (den grossen

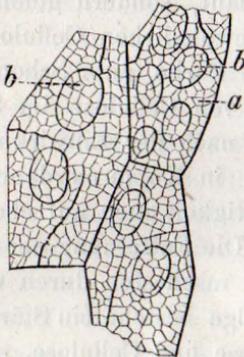
linsenförmigen) Weizenstärkekörner die prachtvollste Schichtung hervor. — Es wird heute allgemein angenommen, dass gleich der Schichtung der Zellwand auch die der Stärkekörner auf Wechsellagerung wasserarmer und wasserreicher Substanz beruhe. Thatsächlich wurde festgestellt, dass das an sich farblose Stärkekorn abwechselnd röthlich und bläulich erscheinende Zonen erkennen lässt, von denen die ersteren wasserreich, die letzteren wasserarm sind. Gleich den wasserreichen Zonen erscheint auch der Kern in röthlicher Interferenzfarbe. — Die meisten einfachen Stärkekörner sind rundlich; häufiger elliptisch oder eiförmig als kugelig. Wenn sie massenhaft in der Zelle auftreten, hemmen sie sich gegenseitig im Wachsthum und nehmen dann polyedrische Formen an (s. Fig. 24). Doch kommen noch zahlreiche andere Formen vor: stäbchen-, schenkelknochenförmige (z. B. im Milchsafte vieler Euphorbien) etc.

Die zusammengesetzten Stärkekörner bestehen aus zwei bis zahlreichen Theilkörnern, die, wo sie das Korn nach aussen

begrenzen, abgerundet, wo sie sich gegenseitig berühren, von ebenen Flächen begrenzt sind. Die Theilkörner eines componirten Kornes sind meist gleich, seltener (im Marke der Sagopalme) ungleich gross.

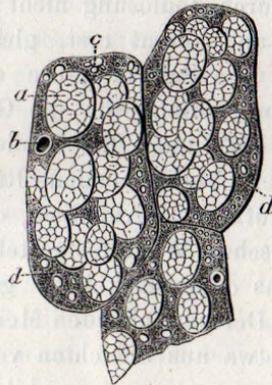
Man unterscheidet noch halb zusammengesetzte Stärkekörnchen, nämlich componirte Körner, die noch von einer oder mehreren gemeinschaftlichen Schichten umkleidet erscheinen (Fig. 23, c).

Fig. 24.



Vergr. 300. Ein kleines Gewebestück aus dem Endosperm des Reis, mit Stärke erfüllt. *a* einfache, *b* echt zusammengesetzte Stärkekörner.

Fig. 25.



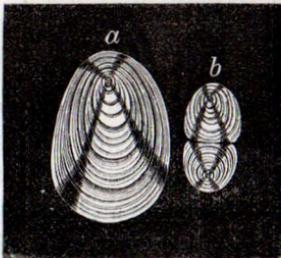
Vergr. 300. Ein kleines Gewebestück aus dem Endosperm des Hafers. *a* echt zusammengesetzte, *b, c* einfache Stärkekörner, *d* Protoplasma.

Die Entstehung und das Wachsthum der Stärkekörner (Nägeli, 1858) hat Vieles mit den analogen, die Zellenmembran beherrschenden Vorgängen gemein. Ein Stärkekorn kann sich nur im Contacte mit Protoplasma bilden und wachsen. Es entsteht als kleines, durch Intussusception wachsendes Körnchen, an welchem alsbald eine dichtere Hülle von der weichen Innensubstanz sich abhebt; die erste Schichte und der Kern sind nunmehr gebildet. Die anfänglich homogene Schichte wächst durch Intussusception weiter, dichtere und weichere Lamellen in sich ausbildend. So entsteht ein einfaches Korn. Wenn ein noch weiches Körnchen sich in zwei oder mehrere Theile theilt und jeder Theil sich wie ein einfaches Korn weiter entwickelt, so entsteht ein zusammengesetztes Korn (Fig. 24, *b*). Tritt aber die Theilung erst ein, nachdem bereits eine oder mehrere Schichten in der Peripherie des Gebildes entstanden sind, so entwickelt sich ein halb zusammen-

gesetztes Korn (Fig. 23, c). Die Stärke der Kartoffelknolle besteht, wie eine aufmerksame Betrachtung lehrt, aus allen drei Arten von Stärkekörnchen; die einfachen bilden aber die überwiegende Hauptmasse. Einfache und echt zusammengesetzte Körner kommen im Pflanzenreiche häufiger als halbzusammengesetzte vor.

Es lässt sich leicht constatiren, dass jedes Stärkekorn neben Granulose, welche durch Jodlösung in charakteristischer Weise blau oder violett gefärbt wird, noch Cellulose enthält. Behandelt man nämlich die Stärke mit Speichel, so verliert das Korn an Masse, nicht aber an Volum, behält seine Structur, wird aber durch Jodlösung nicht mehr gebläut, sondern gelblich gefärbt, und nimmt erst, gleich der gewöhnlichen Cellulose, auf Zusatz von Schwefelsäure eine blaue Farbe an. Schon diese Reaction spricht für die Gegenwart von Cellulose im Stärkekorn; aber auch die Löslichkeit des nach der Einwirkung des Speichels verbleibenden Rückstandes in Kupferoxydammoniak unterstützt diese Annahme, deren Richtigkeit auch auf chemisch-analytischem Wege festgestellt wurde. Die Entfernung der Granulose aus dem Stärkekorn gelingt am raschesten durch Chromsäure. Der herrschenden Meinung zufolge besteht ein Stärkekorn nicht etwa aus Schichten von Granulose und Cellulose, sondern

Fig. 26.



Vergr. 300. Kartoffelstärkekörnchen zwischen den gekreuzten Nicol'schen Prismen des Polarisations-Mikroskops gesehen. *a* einfaches, *b* echt zusammengesetztes Korn.

bildet ein inniges Gemenge beider; es wird angenommen, dass jede Micelle des Stärkekorns sowohl Granulose als Cellulose enthält. — An der Zusammensetzung der Stärkekörner nehmen in kleineren Mengen noch andere Substanzen, u. A. auch Mineralsalze Antheil.

Die Stärkekörnchen hellen das dunkle Gesichtsfeld im Polarisations-Mikroskop auf und zeigen ein dunkles, durch den Kern hindurchgehendes Kreuz, sie verhalten sich mithin so wie optisch einaxige Krystalle. Diese Wahrnehmung führte auch zu der von den Botanikern gegenwärtig allgemein als richtig angenommenen Ansicht, nach welcher jedes Stärkekorn aus anisotropen Micellen, nämlich aus krystallähnlich geformten Complexen von Molekülen, welche im Wesentlichen sich wie doppeltbrechende Krystallmoleküle verhalten, zusammengesetzt sei.

Die Stärke tritt meist in Form ausserordentlich kleiner Körnchen in den später zu besprechenden Chlorophyllkörnern auf. Hier entsteht sie unter dem Einflusse des Lichtes aus anorganischen Nahrungsstoffen. Dies ist die autochthone Stärke. Von den Chlorophyllkörnern aus wird die Stärke in besondere Organe (Knollen, Samen, etc.) geleitet und in bestimmten Geweben in denselben massenhaft aufgestapelt, um beim Treiben der Knospen oder bei der Keimung das Materiale zum Aufbaue von Zellen zu liefern. Hier tritt die Stärke als Reservestoff auf. Aus den Reservestoffbehältern — den stärkeerfüllten Zellen — wandert die Stärke bei der Neubildung von Knospen, beim Keimungsprocesse etc. in die jungen, wachsenden Pflanzentheile ein. Da sie im Zellsafte unlöslich ist, so muss sie bei dieser Wanderung eine Umänderung erfahren, ein Theil der Substanz wird aber auf der Wanderung doch immer wieder in die Form der Stärke gebracht. Solche Stärke wird als transitorische bezeichnet (Fig. 7, c). Dieselbe verschwindet in der Regel wieder aus den Geweben und besteht immer aus sehr kleinen Körnchen, während die als Reservestoff fungirende meist grössere, einfache oder aus kleinen Theilkörnern bestehende zusammengesetzte Körner bildet. Die als Reservestoff in den Kartoffeln angehäuften Stärkeköerner erreichen eine Grösse bis 0.1 Millim., sind also schon für das freie Auge sichtbar, während die transitorischen Stärkeköerner meist nur eine Grösse von 0.002—0.003 Millim. aufweisen.

20. Das Aleuron oder die Proteinkörner (Hartig, 1855; genauer untersucht von Pfeffer 1872) bilden rundliche Körperchen, deren Trockensubstanz der Hauptsache nach aus Eiweisskörpern besteht. In Wasser meist leicht löslich, entging es lange der Beobachtung. Am deutlichsten tritt es in Erscheinung, wenn das diesen organisirten Inhaltkörper bergende Gewebe in fettem Oel präparirt wird.

In sehr vielen Samen, namentlich fettführenden, tritt das Aleuron massenhaft auf, meist in einer aus fettem Oel bestehenden Grundmasse eingebettet. Die Grenzschichte der Körner ist dichter als die übrige Masse. Sie wachsen durch Intussusception. Im Inhalte der Proteinkörner finden sich fast regelmässig Einschlüsse, und zwar dreierlei Art, entweder Krystalle von oxalsaurem Kalk (z. B. in den Samen von *Vitis vinifera*) oder sogenannte Globoïde, nämlich Körnchen, welche aus Kalk und

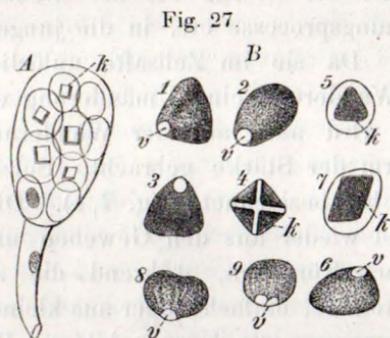
Magnesia mit einer gepaarten Phosphorsäure bestehen, endlich Krystalloide (z. B. im Samen von *Ricinus communis*), welche, wie wir gleich sehen werden, auch als solche in den Pflanzenzellen auftreten.

Die Aleuronkörner sind in der Regel farblos, manchmal indess grün (Pistacienkerne), blau (blaue Maiskörnern) oder gelb (Ailanthussamen).

Das Aleuron fungirt gleich der Stärke als Reservesubstanz.

Krystalloide. Zu den organisirten Einschlüssen der Pflanzenzellen rechnet man auch Eiweisssubstanzen, welche in

Form sehr regelmässig ausgebildeter Krystalle auftreten, die aber gleich allen organisirten Gebilden quellbar sind und durch Intussusception wachsen. Sie unterscheiden sich hierdurch von allen bis jetzt bekannten Krystallen. Neuestens sind sie trotz dieser Abweichungen für echte Krystalle erklärt worden.



Vergr. 300, B 400. A keulenförmiges Haar eines etiolirten Sprosses der Kartoffel mit Krystalloiden *kk*. B Aleuronkörner, 1—5 aus Ricinussamen, 6—7 aus Stechapfelsamen, 8 und 9 aus dem Samen der Springgurke (*Momordica Elaterium*). *vv* Globoide, *kk* Krystalloide. (Nach A. Vogl.)

Die Krystalloide treten theils als Einschlüsse von Aleuronkörnern, theils frei in der Pflanzenzelle auf; freie Krystalloide finden sich im Vergleiche zu den übrigen organisirten Zellinhaltsstoffen nur selten in den Zellen vor. Sehr schöne würfelförmige Krystalloide kommen in dem unter der Kartoffelschale liegenden Parenchymgewebe vor.

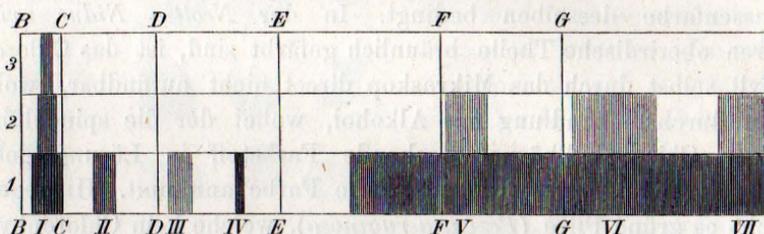
21. Chlorophyll. Es ist ein in der Pflanzenanatomie seit langem eingebürgerter Gebrauch, mit diesem Namen bestimmte organisirte Inthaltkörper, die im Wesentlichen aus Protoplasma bestehen und mit grünem Pigment tingirt sind, zu verstehen. Wir nehmen also das Wort in anderem Sinne als die Chemiker, welche unter Chlorophyll ein bestimmtes chemisches Individuum — nämlich das ebengenannte grüne Pigment — begreifen. Um Missverständnissen vorzubeugen, hat man das Wort Chlorophyllkörper als Collectivbezeichnung für alle hierher gehörigen organisirten Inthaltkörper eingeführt.

Das Chlorophyll kömmt, die Pilze abgerechnet, in allen Abtheilungen des Gewächsreiches vor. Es findet sich hier, eine verschwindend kleine Zahl von Pflanzenarten abgerechnet, in fast allgemeiner Verbreitung vor, und zwar in den oberirdischen Organen, namentlich den Blättern. Es giebt sich in der Regel schon durch die Massenfärbung der Organe zu erkennen; doch kann man sich auf dieses äussere Kennzeichen nicht verlassen. So ist z. B. das Chlorophyll in den rothen Blättern der Blutbuche ebenso reichlich vorhanden, als in der gewöhnlichen Buche (*Fagus sylvatica*) und für das unbewaffnete Auge blos durch einen im Zellsaft gelösten rothen Farbstoff (Anthocyan) gedeckt; unter Mikroskop sind die Chlorophyllkörper leicht erkennbar. In den Rothalgen (Florideen) kommt es neben einem rothen, im Wasser löslichen Farbstoffe (Phycocerythrin) vor, welcher die Massenfarbe desselben bedingt. In der *Neottia Nidus avis*, deren oberirdische Theile bräunlich gefärbt sind, ist das Chlorophyll selbst durch das Mikroskop direct nicht auffindbar, wohl aber durch Behandlung mit Alkohol, wobei der die spindelförmigen Chlorophyllkörper deckende Farbstoff in Lösung geht und die Pflanze eine intensiv grüne Farbe annimmt. Hingegen giebt es grüne Pilze (*Peziza aeruginosa*), welche kein Chlorophyll enthalten.

Zur Charakterisirung des Chlorophyllfarbstoffes dient dessen Löslichkeit in Alkohol und die Fähigkeit, aus dieser Lösung durch Benzol, fettes Oel, Terpentinöl etc. ausgeschüttelt werden zu können; ferner die rothe Fluorescenzfarbe der Lösung, endlich das charakteristische Absorptionsspectrum. In der zweiten Abtheilung dieses Buches (Physiologie) kommen wir ausführlich auf diese Eigenschaft zurück; es sei hier nur erwähnt, dass die Chlorophylllösungen sieben im Spectrum bestimmt vertheilte Absorptionsstreifen zeigen, von denen der im Roth zwischen den Fraunhofer'schen Linien *B* und *C* liegende auch bei ausserordentlicher Verdünnung der Lösung, wenn dieselbe auch keine Spur grüner Färbung mehr erkennen lässt, noch deutlich sichtbar ist. Diese optische Reaction dient nicht nur zur Auffindung von Chlorophyllspuren, sondern auch dazu, um in zweifelhaften Fällen zu entscheiden, ob thatsächlich Chlorophyll vorliegt oder nicht. So lässt sich auf Grund der spectrokopischen Prüfung zeigen, dass das Pigment der *Peziza aeruginosa* mit dem Chlorophyll nicht identisch ist.

Das Chlorophyllpigment ist in chemischer Beziehung noch nicht genau charakterisirt, ja selbst seine elementare Zusammensetzung erscheint noch zweifelhaft. Es wird in der Pflanze stets von einem gelben Pigmente, dem Xanthophyll, begleitet, das wieder identisch ist mit jenem gelben Farbstoffe, der in etiolirten, d. i. bei Ausschluss des Lichtes erzeugten Pflanzentheilen statt des Chlorophylls sich bildet und den man Etiolin genannt hat. Wenn man ein grünes alkoholisches Extract der Pflanze (Rohechlorophylllösung) mit Benzol oder fettem Oel schüttelt, so geht das Chlorophyll in diesen Körper über, während das Xanthophyll im Alkohol zurückbleibt. Sowie die Granulose nur in Form von Stärkekörnern auftritt und hier

Fig. 28.



Spectra alkoholischer Chlorophylllösungen. 1 Spectrum einer lebhaft grünen, 2 einer mässig verdünnten, 3 einer bis zum Verschwinden der grünen Farbe verdünnten Lösung. B-G Fraunhofer'sche Linien. I-VII Absorptionsstreifen.

noch mit anderen chemischen Individuen gemengt ist, so kömmt der Chlorophyllfarbstoff nur mit Protoplasma verbunden in Form von organisirten Inhaltskörpern in der Pflanzenzelle vor. Jeder Chlorophyllkörper ist von Chlorophyll und Xanthophyll (Etiolin) tingirt und selbstverständlich von einer Lösung dieser beiden Körper. Im Zellsafte aufgelöstes Chlorophyll existirt nicht, so oft der Bestand eines solchen auch behauptet wurde.

Die Chlorophyllkörper entsprechen entweder dem ganzen Protoplasma der den Farbstoff beherbergenden Zelle, oder einem mehr oder minder grossen, scharf differenzirten Theil desselben. Die Gonidien der Flechten sind mit einem gleichmässig ergrün-ten Protoplasma erfüllt. Das ganze Protoplasma bildet hier den „Chlorophyllkörper“ und letzterer nimmt keine eigene Form an. Der stets membranfreie Körper der meisten Algen-Schwärmosporen (Fig. 8) ist gewöhnlich bis auf eine kleine, scharf abgegrenzte Partie durch Chlorophyll lebhaft gefärbt. Bei vielen Keimlingen (z. B. von

Vicia Faba) ergrünt zuerst das ganze Protoplasma, später aber sondert es sich in eine farblose Grundmasse und lebhaft tingirte, scharf abgegrenzte Protoplasmakörperchen von rundlicher Gestalt, in die Chlorophyllkörner. Bei manchen Lebermoosen wird der Zellkern von einem in Protoplasma gebetteten, die Gestalt einer Hohlkugel annehmenden Chlorophyllkörper umkleidet. In vielen Algen tritt das Chlorophyll in sehr verschiedenen, höchst charakteristischen Formen: in Ringen (*Conferva zonata*), Schraubenbändern (*Spirogyra*), Stern- (*Zygnema*), Perlschnurform (*Syrogonium*) etc. auf.

Die gewöhnlichste Form der Chlorophyllkörper sind die schon genannten Chlorophyllkörner, welche in den grünen Vegetationsorganen der Moose, Gefässkryptogamen und Phanerogamen, die fast ausschliesslichen Träger des Chlorophyllfarbstoffes bilden. Ihre Entstehung erfolgt entweder in der angedeuteten Weise, oder aber häufiger durch vorhergehende Differenzirung im Protoplasma.

Da die Chlorophyllkörper Protoplasmagebilde sind, so theilen sie mit diesen auch die Structureigenthümlichkeiten. An den Chlorophyllkörnern einiger Pflanzen wurde eine der Hautschichte des Protoplasma vergleichbare zarte membranartige Umgrenzung, in sehr seltenen Fällen auch eine Streifung constatirt. Vacuolen sind in grösseren Körnern nicht selten; fast regelmässig finden sich aber Einschlüsse, vor allem die schon oben (S. 43) erwähnten autochthonen Stärkeköerner vor. Seltener kommen Fetttröpfchen als Inhaltskörper vor (*Rhipsalis*, *Strelitzia*).

Dass die Chlorophyllkörper, obgleich sie fast gar keine Structureigenthümlichkeiten erkennen lassen, doch organisirte Gebilde sind, geht daraus hervor, dass sie (durch Intussusception) wachsen und dass sie sich durch Theilung vermehren (Fig. 29).

Wie im physiologischen Theile auseinandergesetzt werden wird, ist zur Chlorophyllbildung in der Regel Licht nöthig. Die Keimlinge der Coniferen und einige andere Pflanzen machen indess hierin eine Ausnahme. Werden (unter normalen Verhältnissen grüne) Pflanzen im Finstern gezogen, so nehmen die sonst chlorophyllführenden Organe eine gelbliche Färbung an, sie etioliren. Gewöhnlich werden im Etiolement die Stengel über-

verlängert, die Blätter verkürzt. Statt der Chlorophyllkörner entstehen in etiolirten Organen gelbe, Etiolin führende Protoplasmakörnchen, die Etiolinkörner, welche in Form und Grösse mit diesen übereinstimmen.

Endlich sei hier noch der sogenannten falschen Chlorophyllkörner gedacht. Es sind dies Stärkekörnchen, die in einer unter dem Einflusse des Lichtes ergrünten, scharf abgegrenzten Protoplasmahülle liegen und den Eindruck echter Chlorophyllkörner hervorrufen. Werden die falschen Chlorophyllkörner aber mit Jodlösung behandelt, so färbt sich das eingeschlossene Stärkekorn blau, was auch durch die Chlorophyllhülle hindurch erkennbar ist. Kartoffeln, die längere Zeit beleuchtet wurden, bilden reichlich solche falsche Chlorophyllkörner.

Fig. 29.



Vergr. 500. Chlorophyllkörner aus der Luftwurzel von *Hartwegia comosa*. *b—e* in Theilung begriffen. Bei *b* und *c* erfolgt die Theilung in der ungefärbten Protoplasmazone, bei *b* und *e* durch einfache Einschnürung. (Nach Mikosch.)

Während die vorher genannten organisirten Inhaltskörper durchwegs als Reservestoffe dienen, fällt den Chlorophyllkörpern eine andere und viel wichtigere Function zu: in ihnen erfolgt unter dem Einflusse des Lichtes die Production organischer Substanz. —

Bezüglich der organisirten Inhaltskörper und der Zellwand ist noch auf die bemerkenswerthe Thatsache hinzuweisen, dass die chemischen Individuen, welche am Aufbaue all' dieser Gebilde Antheil nehmen, im Protoplasma noch nicht nachgewiesen wurden und es so den Anschein gewinnt, als entständen diese Körper, z. B. die Granulose, erst in dem betreffenden Gebilde und nicht im Protoplasma. Es hat aber die Ansicht, dass der Herd ihrer Bildung das Protoplasma sei, die grössere Wahrscheinlichkeit für sich, und zwar, weil die Entstehung und Entwicklung aller organisirten Gebilde an das Protoplasma gebunden ist. Wir kommen im physiologischen Theile nochmals auf diese Frage zurück.

VIII. Die übrigen Inhaltsstoffe der Zelle.

22. Krystalle. Nur sehr wenige chemische Individuen, fast durchwegs blos Verbindungen des Kalkes mit organischen

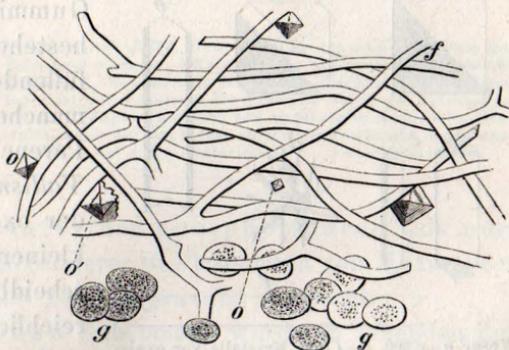
und anorganischen Säuren, treten im Zellinhalte krystallisirt auf, was auf den ersten Blick umsomehr befremdet, als bereits eine grosse Zahl gut krystallisirter Verbindungen aus Pflanzentheilen abgeschieden wurde und jede Pflanze zahlreiche krystallisirbare Verbindungen enthält. Da aber die Krystalle als feste Körper an dem Stoffwechsel keinen Antheil nehmen können, die chemischen Individuen vielmehr nur im gelösten Zustande sich hierbei zu betheiligen vermögen, so erklärt sich dieser scheinbare Widerspruch in sehr einfacher Weise.

So selten nun krystallisationsfähige organische Substanzen in Krystallform der lebenden Zelle angehören, so häufig kommen dieselben im Zellsafte und anderen Pflanzensäften (z. B. in den später zu betrachtenden Milchsäften) aufgelöst vor. So wird es erklärlich, warum eingetrocknete Pflanzentheile nicht selten Krystalle in reichlicher Menge führen. Es sei hier an die bekannte Vanillefrucht erinnert, deren Oberfläche oft dicht mit Krystallen von Vanillin beschlagen ist, an die in den Tonkabohnen (Samen von *Dipterix odorata*) auftretenden Cumarinkrystalle, an die Krystalle von Traubenzucker, welche im Innern des Johannisbrottes (trockene Früchte von *Ceratoniasiliqua*) vorkommen etc. —

Dieschon oben berührten krystallisirten Kalkverbindungen finden sich in lebenden Geweben sehr häufig vor, namentlich aber die Verbindung des Kalkes mit Oxalsäure, welche geradezu den häufigsten in Pflanzenzellen auftretenden festen Körpern zuzuzählen ist, weshalb dieselbe hier eingehender zu besprechen sein wird.

Es ist schon oben (S. 35) bemerkt worden, dass Krystalle von oxalsaurem Kalke in manchen Zellwänden anzutreffen sind;

Fig. 30.



Vergr. 300. Gewebe der Orseilleflechte (*Lecanora tinctoria*), mit den Nadeln aufgelockert, um die Formbestandtheile besser unterscheiden zu können. *f* Fasern des Filzgewebes, *o* unverletzter, *o'* corrodirtter Krystall von oxalsaurem Kalk, *g* Gonidien.

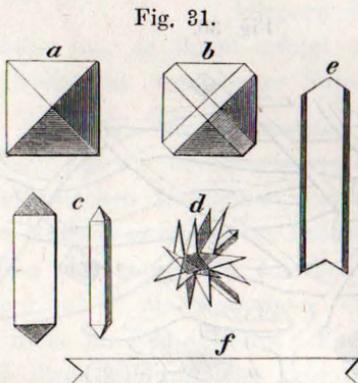
der Zellwand aussen anhaftend findet man dieselbe Substanz nicht selten im Gewebe der Pilze und Flechten (Fig. 30).

Krystallisirter oxalsaurer Kalk kömmt aber in ausgedehntestem Masse als Zellinhaltsstoff vor. Fast jede Pflanze führt in einem oder dem andern Organe grössere oder kleinere Mengen dieses Körpers als Inhaltsstoff, und nur die Pflanzen weniger Abtheilungen (Gräser, Equiseten) machen hierin eine Ausnahme.

Die in den Pflanzenzellen auftretenden Krystalle von Kalkoxalat gehören je nach dem Wassergehalte dem rhombischen oder monoklinischen Systeme an. Sie sind löslich in Salzsäure, unlöslich in Essigsäure. Als Kalkverbindungen geben sie sich dadurch zu erkennen, dass sie durch Einwirkung von Schwefelsäure in Gyps umgewandelt werden, welcher sofort in charakteristischen nadelförmigen Krystallen sich ausscheidet.

Die Krystalle des oxalsauren Kalkes kommen entweder einzeln und dann meist sehr wohlausgebildet, oder in mehr oder minder reichlich entwickelten Aggregaten vor. Sehr charakteristisch sind die nadelförmigen Krystalle (Raphiden), die zumeist in bündelförmigen Gruppen in den Zellen auftreten (s. Fig. 32, r).

Nicht selten liegen diese Raphidenbündel in einer aus Gummi oder Pflanzenschleim bestehenden, die Zelle erfüllenden Grundmasse. In manchen Geweben (z. B. im Parenchym des Blattes von *Vallisneria spiralis*) kömmt der oxalsaurer Kalk in Form kleiner, kaum mehr unterscheidbarer Kryställchen in reichlicher Menge vor (Krystallsand). Die Krystalle liegen gewöhnlich frei im Zellsafte, seltener sind sie von



Vergr. a-c 600, d-f 300. Krystalle von oxalsaurem Kalk; a-c aus dem Blattparenchym von *Tradescantia discolor*, d Krystallgruppe aus dem Parenchym eines Cactusstammes, e und f aus dem Blattparenchym einer Iris.

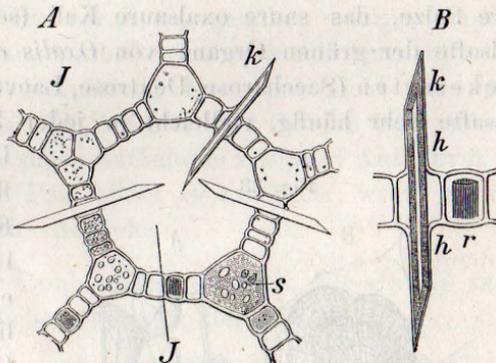
zarten Protoplasmahüllen umkleidet. Es wurde auch die Beobachtung gemacht, dass stark heranwachsende Krystalle die Zellwand zu verstärktem Wachstum zwingen; dann scheinen sie die Zelle, in der sie entstanden, zu durchbohren, sind aber thatsächlich von der Zellwand umkleidet. In diesen und einigen anderen Fällen sieht man die Krystalle eine im Gewebe be-

stimmt orientirte Lage einnehmen (Fig. 32). Noch sei bemerkt, dass die Krystalle von oxalsaurem Kalk in manchen Pflanzenzellen mit der Membran verwachsen. —

Sehr kleine Mengen von krystallisiertem oxalsaurem Kalk lassen sich in der Asche der betreffenden Gewebe unschwer nachweisen. Durch die Verbrennung verschwindet die ganze organische Substanz des Gewebes; der oxalsaure Kalk wird allerdings in die kohlen saure Verbindung umgewandelt, allein ohne Aenderung der Gestalt.

Der einmal ausgeschiedene oxalsaure Kalk bleibt ohne weitere Veränderung in der Zelle liegen, be theiligt sich also nicht weiter am Stoffwechsel. Dennoch hat seine Entstehung eine Beziehung zum Stoffwechsel, welche jedoch erst im physiologischen Theile dieses Buches zur Sprache kommen kann.

Fig. 32.



Vergr. A 200, B 300. Gewebestücke aus dem Blattstiele der *Ponlederia crassipes*. *k* Krystalle von oxalsaurem Kalk, welche die Zellen, in denen sie liegen, zu durchbrechen scheinen. Bei *h* ist der Ueberzug der Krystalle durch die Zellhaut zu sehen. *r* Raphidenbündel von oxalsaurem Kalk. Alle Krystalle, auch die Raphiden, stehen senkrecht auf der Grenzfläche der Intercellularräume *J*. *s* Stärkekörnchen.

Auch kohlen saurer und phosphorsaurer Kalk wurden in krystallisirter Form (ersterer in Plasmodien von Myxomyceten, letzterer im Holze der *Tectona grandis*) beobachtet.

Von organischen Substanzen wurde in lebenden Zellen bisher bloß das Hydrocarotin in krystallisirter Form beobachtet; es findet sich in Form gelber oder rothvioletter Krystalle reichlich im Parenchym der gelben Rübe (*Daucus Carota*) vor.

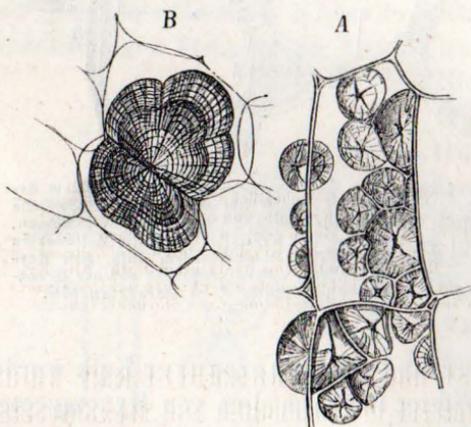
23. Der Zellsaft. In jugendlichen Pflanzenzellen kommen fast regelmässig die schon oben (S. 18) genannten Vacuolen vor. Es sind dies Tropfen einer wässerigen, im Protoplasma suspendirten Flüssigkeit. Später tritt diese wässrige Flüssigkeit in reichlicher Menge in der Zelle auf, meist ganz unregelmässig vom Protoplasma umgeben (s. oben S. 18). Diese nach

Verbrauch des Protoplasma die ganze Zelle erfüllende wässrige Flüssigkeit wird als Zellsaft bezeichnet und besteht aus einer sehr verdünnten Lösung vorwiegend organischer Substanzen.

Die Zahl der chemischen Individuen, welche im Zellsafte aufgelöst auftreten, ist eine ausserordentlich grosse; es können hier nur die besonders häufig vorkommenden und leicht charakterisirbaren hervorgehoben werden.

Der Zellsaft reagirt fast immer sauer. Diese Reaction wird bedingt durch zahlreiche organische Säuren (Ameisensäure, Oxalsäure, Weinsäure, Apfelsäure etc.), oder durch saure organisch-saure Salze, das saure oxalsaure Kali (sehr reichlich z. B. im Zellsafte der grünen Organe von *Oxalis acetosella*) obenan. — Zuckerarten (Saccharose, Dextrose, Laevulose etc.) kommen im Zellsafte sehr häufig, vielleicht in jeder Zelle vor, desgleichen

Fig. 33.



Vergr. 500. Sphärokrystalle von Inulin. A Zellen aus der Knolle von *Dahlia variabilis*, B aus der Knolle von *Helianthus tuberosus*. Die Sphärokrystalle schieben sich nach längerer Einwirkung von hochprocentigem Alkohol aus. (Nach Sachs.)

Dextrin. Hingegen findet sich ein anderes Kohlenhydrat, das Inulin, nur in Pflanzen einiger weniger Familien (namentlich der Compositen) als Zellsaft-Bestandtheil vor. Durch wasserentziehende Mittel geht es aus der gelösten Form in die feste über, wobei es in sehr charakteristischer Gestalt, sogenannte Sphärokrystalle bildend, ausgeschieden wird. Während das Dextrin nur in sehr kleinen Mengen

auftritt, bildet das Inulin oft 30—40 Procent der Trockensubstanz der betreffenden Pflanzentheile. Gleich den Zuckerarten fungirt es als Reservesubstanz. — Im Saft sehr vieler Zellen treten gelöste Farbstoffe auf, am häufigsten das schon oben berührte Anthokyan, welches bei saurer Reaction des Zellsaftes eine rothe, bei alkalischen eine blaue Farbe annimmt.

Wird ein saurer anthokyanhaltiger Pflanzensaft, z. B. Kohltinctur oder ein Extract aus blauen Veilchenblüthen angesäuert, wobei er eine lebhaft rothe Farbe annimmt, und nach vorsichtiger Neutralisation mit einer Spur einer alkalischen Substanz versetzt, so nimmt die Flüssigkeit eine blaue bis blauviolette Farbe an. Fügt man etwas mehr der alkalischen Substanz zu, so nimmt die Flüssigkeit eine grüne Farbe an. Diese grüne Farbe ist aber eine Mischfarbe aus alkalischem Anthokyan und einer durch Alkalien sich gelb färbenden Substanz. Durch Alkalien sich gelb färbende Substanzen (Gerbstoffe etc.) kommen aber, wie man sich leicht überzeugen kann, fast in jeder Zelle vor. Sie sind den Alkalien gegenüber weniger empfindlich, als das Anthokyan, weshalb eine bloß mit einer Spur von Alkali versetzte Anthokyanlösung blau und nicht grün wird. Man sieht also, dass die Zellsäfte der blauen und violetten Blüthen — sofern der darin enthaltene Farbstoff Anthokyan ist, was den gewöhnlichen Fall bildet — alkalisch, wenn auch in sehr schwachem Grade, reagiren.

Die Zellsäfte der Cambiumzellen zeigen, wie Sachs zuerst constatirte, eine deutliche alkalische Reaction.

Gerbstoffe, sowohl eisengrüne als eisenbläue, kommen sehr häufig in lebenden Geweben vor und sind durch die Reaction gegen Eisensalze nachweisbar. — Ein oft in den Geweben auftretender und durch eine sehr charakteristische Reaction ausgezeichneter Körper ist das Phloroglucin. Wenn dasselbe im aufgelösten Zustande mit der verholzten Zellwand zusammenkömmt, so nimmt letztere auf weiteren Zusatz von Salzsäure eine rothviolette Farbe an (S. 36). Viele verholzte Gewebe werden nun durch Salzsäure direct violett, was auf die Anwesenheit von Phloroglucin schließen lässt. Eine ähnliche (blauviolette), aber lange nicht so scharf ausgesprochene Farbenreaction ruft das gleichfalls in Zellsäften aufgefundene Brenzcatechin hervor. Sehr häufig treten in Zellsäften Asparagin und verwandte Körper, Glycoside und lösliche Fermente auf, deren Nachweis in der Zelle häufig auf Schwierigkeiten stößt und die zumeist nur durch Massenanalyse von Pflanzentheilen bekannt wurden; auf die Bedeutung dieser und anderer im Zellsafte aufgelöst vorkommenden Pflanzenstoffe wird in der Physiologie aufmerksam gemacht werden.

24. Fette und ätherische Oele. Echte Fette (Glyceride) zählen zu den verbreitetsten Inhaltsstoffen der Pflanzenzellen. Es giebt beispielsweise keinen Samen, der in seinem reichentwickelten Parenchymgewebe nicht Fette enthielte. Hier treten sie auch häufig massenhaft auf und fungiren dann als Reservestoffe. Das Fett bildet entweder kleine, im Zellsafte suspendirte Tröpfchen (Olive) oder Ballen (Cacaobohnen), oder — und dies ist im Parenchymgewebe fettreicher Samen der gewöhnliche Fall — es erfüllt als homogene Grundsubstanz die Zelle, und ist dann von zarten Protoplasmasträngen durchzogen und reichlich von Aleuronkörnern durchsetzt. — Die ätherischen Oele treten als Zellinhaltsstoffe ebenfalls entweder im Zellsafte suspendirt auf oder erfüllen die ganze protoplasmareif gewordene Zelle.

25. Harze und Kautschuk. In lebenden Zellen kömmt Harz wohl niemals vor; in abgestorbenen findet man es nicht selten in Form von Körnern (Harzkörner), welche durch chemische Metamorphose aus Stärkekörnchen hervorgegangen sind.

Der Kautschuk wurde in dem später zu betrachtenden Milchsafte (siehe unter „Secretbehälter“) zahlreicher Pflanzen beobachtet; er erscheint in Form von Kügelchen neben Harzkörnchen, Amylum etc. in einer klaren Flüssigkeit suspendirt. Die Kautschukkügelchen quellen in Alkohol, Aether und Benzol auf und lösen sich in einem Gemenge von absolutem Alkohol und Schwefelkohlenstoff.

IX. Die Entstehung der Zellen.

26. Die Frage der Urzeugung, also der spontanen Entstehung von Zellen, soll hier nicht erörtert werden. Es genüge der Hinweis, dass, soweit die Erfahrung reicht, Zellen nur als Abkömmlinge von Zellen befunden wurden.

Für unsere Betrachtung stellt sich mithin die Frage über die Entstehung der Zellen einfach so: Wie entstehen Zellen (Tochterzellen) aus Zellen (Mutterzellen)?

Da sich der merkwürdige und für die Organismen charakteristische Process der Zellentstehung im Protoplasma abspielt, dieses aber, wie wir gesehen haben, in morphologischer Beziehung nur wenige unterscheidbare Eigenthümlichkeiten darbietet, so wird man von morphologischer Seite auch nicht viel über

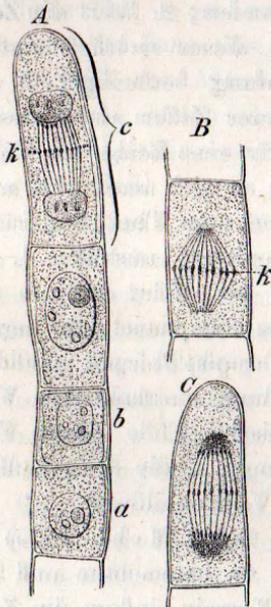
diesen wichtigen Vorgang erwarten dürfen. Was man trotz aller Mühe und mit Zuhilfenahme der besten optischen Hilfsmittel in dieser Richtung beobachtete, sind mehr äusserliche Vorgänge, welche auf die Mechanik der Zellentstehung noch keinen Schluss erlauben.

Folgende allgemeine Sätze lassen sich bezüglich der Zellentstehung aus unseren dermaligen Erfahrungen abstrahiren: 1. Der Vorgang der Zellentstehung ist stets an die Anwesenheit reichlicher Protoplasamassen gebunden; 2. führt die Zelle im Jugendzustande einen Kern, so ist dieser sichtlich und in hervorragender Weise bei der Neubildung betheilig; 3. das Protoplasma scheint vor Entstehung neuer Zellen stets wasserärmer zu werden; thatsächlich wurde für eine Reihe von Fällen constatirt, dass das Protoplasma, indem es sich ansammelt, neue Zellen zu bilden, sich contrahirt, wobei ein Theil des früher festgehaltenen Wassers aus dem Protoplasma austritt; 4. ist Chlorophyll im Protoplasma vorhanden, so erfährt ersteres vor der Neubildung der Zellen aus letzterem eine meist sehr augenfällige Umlagerung: es werden neue Chlorophyllkörper gebildet; 5. nach den äusseren, bei der Zellbildung statthabenden Vorgängen lassen sich folgende vier typische Fälle dieses Vorganges unterscheiden: 1. die Zelltheilung, 2. die freie Zellbildung, 3. die Zellverschmelzung, 4. die Vollzellbildung.

27. Die Zelltheilung (Mirbel, 1831; Mohl, 1835) ist am längsten bekannt, am leichtesten zu beobachten und beherrscht im Pflanzenreiche das grösste Terrain, indem die Zellvermehrung, auf welcher die Ausbildung der Pflanzengewebe beruht, stets in dieser Weise vor sich geht. Das Charakteristische bei dieser Form der Zellentstehung besteht darin, dass stets das ganze Protoplasma der Mutterzelle zur Neubildung von Tochterzellen verwendet wird. Die Zelltheilung ist in der Regel eine Zweitheilung. Ist ein Kern in der Mutterzelle vorhanden, so wird er stets in zwei Theile getheilt. Der sich theilende Kern nimmt nach neuen, von Strasburger herrührenden Untersuchungen eine andere Structur an und gewinnt in Folge dessen ein neues Aussehen. Nunmehr erkennt man an denselben Streifen, welche von einem Ende zum andern laufen; man kann sagen, er nimmt eine meridionale Streifung an. Jetzt ist auch die Richtung für die Theilung des Kerns und damit auch für die Theilung der Zelle gegeben. Die meridionalen

Fäden rücken auseinander, mitten durch, also in äquatorialer Richtung, verdicken sich die Streifen knotig und bilden die Kernplatte (Fig. 34, *k*), aus welcher die Zellstoffplatte, die Anlage der neuen, die Tochterzellen trennenden Zellwand hervorgeht. An den beiden Polen des sich theilenden Kernes differenziren sich die beiden neuen Kerne.

Fig. 34.



Vergr. 600. Zelltheilung mit simultaner Wandbildung im Staubfadenhaar von *Tradescantia virginica*. *A* oberes Ende eines Haars, die oberste Zelle *c* in Theilung, die beiden untersten *a* und *b* vor Kurzem durch Theilung aus einer Mutterzelle entstanden. *B* und *C* dem in *A* dargestellten Stadium vorhergehende Theilungszustände. In *B* hat der Kern den der Theilung vorhergehenden streifigen Zustand angenommen, in *C* ist die Theilung des Kerns vollzogen und die Kernplatte *k*, aus der die Zellstoffplatte hervorgeht, schon ausgebildet. (Nach Strasburger.)

Die am Zellkerne während der Theilung sichtbar werdenden Veränderungen sind der äussere Ausdruck von inneren, uns noch verborgenen Vorgängen, welche die Neubildung der Zellen bedingen.

Bezüglich der Membranbildung lassen sich bei der Zelltheilung zwei Typen unterscheiden, die simultane und die succedane Entstehung der Zellwand. Im ersteren Falle (in den Zellgeweben der Vegetationsorgane, z. B. in der Oberhaut, im Parenchym ist dies die Regel) entsteht nach erfolgter Theilung des Zellkerns und des Protoplasmas der Mutterzelle sofort eine die Tochterzellen scheidende Wand (Fig. 34), im letzteren Falle geht die neue Wand als ein ringförmiger Vorsprung von der Mutterzellwand aus und wächst senkrecht gegen die Axe der Zelle so lange fort, bis eine geschlossene Scheidewand gebildet wurde (Fig. 35).

Ein specieller Fall der Zelltheilung ist die Sprossung, welche namentlich bei den Pilzen häufig vorkommt und sich am leichtesten bei der Hefe constatiren lässt. Bringt man den bekanntlich einzelligen

Hefepilz in eine gährungsfähige Flüssigkeit, so sieht man, wie jede Zelle nach aussen eine kleine, kugelförmige Ausstülpung treibt, welche heranwächst und sich entweder von der Mutterzelle löst oder durch Sprossung eine neue Zelle erzeugt. Es

können so durch fortgesetzte Sprossungen ganze Ketten (Colonien) von Hefezellen entstehen. Hier geht die Neubildung der Zellen ohne Intervention eines Kerns vor sich (s. Fig. 36).

28. Freie Zellbildung (Schleiden, 1838) kömmt bei der Anlage des Pflanzenkeims vor (z. B. bei der Entstehung der Eizellen im Embryosacke der Phanerogamen, sehr häufig bei der Sporenbildung etc.).

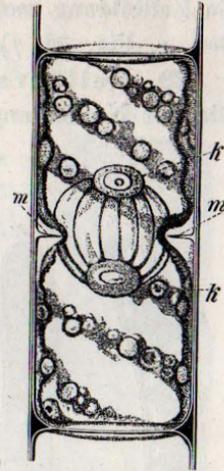
Dieser Typus der Zellbildung ist dadurch charakterisirt, dass nicht wie bei der Zelltheilung das ganze, sondern nur ein Theil des Protoplasmas zur Neubildung von Zellen verwendet wird, ferner dadurch, dass der Kern der Mutterzelle in ganz anderer Weise als dort an den Vorgängen der Zellentstehung Antheil nimmt. Der Kern der Mutterzelle wird nämlich vor der Neubildung aufgelöst und es entstehen so viele neue Kerne aus dem Protoplasma, als neue Zellen gebildet werden.

Die Zahl der Tochterzellen ist bei der freien Zellbildung unbestimmt, meist aber wird eine grössere Zahl von Tochterzellen in einer Mutterzelle gebildet.

Doch giebt es Fälle freier Zellbildung, in welcher innerhalb einer Mutterzelle bloss eine Tochterzelle gebildet wird (Entstehung der Eizelle bei den Peronosporeen). Während die Zelltheilung stets zur Zellvermehrung führt, giebt es also, wie wir gesehen haben, Fälle freier Zellbildung, in welcher keine Vermehrung der Zellen stattfindet.

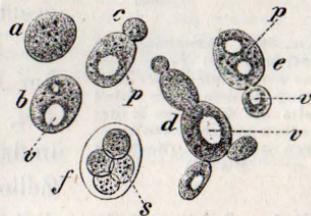
Sowie die Sprossung, die wir als speciellen Fall der Zelltheilung kennen lernten, ohne Mithilfe eines Zellkerns von

Fig. 35.



Vergr. 350. Zelltheilung mit succedaner Wandbildung bei *Spirogyra*. *kk* Kern der in Entstehung begriffenen Tochterzellen, durch Protoplasmafäden verbunden. *m* von der Mutterzellwand vorwachsene, noch ungeschlossene Zellmembran. (Nach Schacht.)

Fig. 36.



Vergr. 600. Bierhefe. *a, b* Hefezellen, *c, d, e* in Sprossung begriffene Hefe, *v* Vacuolen, *p* Protoplasma, *f* auf feuchtem Substrate cultivirte Hefezelle mit Sporen *s* (Brutzellen).

Statten gehen kann (Sprossung der Hefe), so giebt es auch Fälle freier Zellbildung ohne Bethheiligung eines Kerns. Auch hiefür kann die Hefezelle als Beispiel dienen. Auf feuchtem Substrate im feuchten Raume cultivirt, stellt die Hefezelle alsbald die Sprossung ein und in ihrem Innern entstehen durch freie Zellbildung mehrere — meist vier — Tochterzellen (Brutzellen, s. Fig. 36, f).

29. Zellverschmelzung. Es sind bereits zahlreiche Fälle der Neubildung von Zellen bekannt, wo zwei anscheinend

Fig. 37.



Vergr. 390. Entstehung der Ascosporen bei *Peziza confluens* als Beispiel freier Zellbildung. In dem Ascus *a* sind bereits die Zellkerne *Z* der in *b* schon ausgebildeten Ascosporen angelegt. (Nach De Bary.)

gleiche Elemente mit einander zu einer Zelle verschmelzen. Namentlich bei der Bildung von Fortpflanzungszellen der Pilze und Algen kömmt diese Form der Zellbildung oft vor. Am anschaulichsten lässt sich der Vorgang der Zellverschmelzung an der bekannten Algen-gattung *Spirogyra* vorführen, bei welcher zwei Zellen anscheinend gleicher oder nur wenig verschiedener Art zu einer verschmelzen und je eine „Zygospore“ bilden, die der Fortpflanzung dient. Es wird hier absichtlich die Zellverschmelzung an einer Form von *Spirogyra* vorgeführt, bei welcher die verschmelzenden Zellen ungleich sind, um anzudeuten, dass die Zygosporenbildung einen freilich unentwickelten Fall geschlechtlicher Vermehrung darstellt.

Die hier in's Auge gefasste Form der Alge besteht aus Fäden ungleicher Art. Einzelne Fäden bestehen aus cylindrischen, andere aus tonnenförmigen Zellen (Fig. 38). Erstere können als

männliche, letztere als weibliche Fäden bezeichnet werden, denn nur in letzteren entstehen die Zygosporen. Die Zellen benachbarter männlicher und weiblicher Fäden treiben gegeneinander Fortsätze, die sich mit einander verbinden und verwachsen. Hierauf tritt eine Perforation der durch Verwachsung entstandenen gemeinschaftlichen Querwand *c* auf und das Protoplasma tritt aus der männlichen Zelle in die weibliche. Die beiden

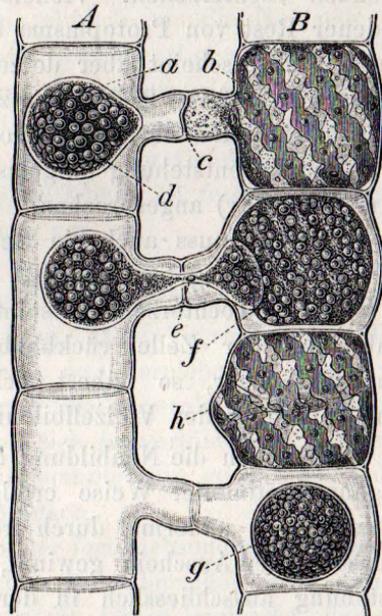
Protoplasmen verschmelzen mit einander und umkleiden sich schliesslich mit einer Membran; die Zygospore *g* ist fertig. Vor Verschmelzung der Zellen tritt eine Umlagerung des Chlorophylls ein, es verschwindet der schraubenförmige Chlorophyllkörper und es erscheinen Chlorophyllkörner, die aber später auch aufgelöst werden. —

30. Vollzellbildung od. Zellverjüngung (Pringsheim, 1858). Durch diesen Process entstehen die Fortpflanzungszellen mancher Algen (z. B. die Schwärmsporen von *Oedogonium*, zuerst genau von Pringsheim untersucht) und Pilze und die Pollenkörner in den sogenannten Specialmutterzellen. Es wird hierbei das Protoplasma einer bestimmten Zelle umgelagert und innerhalb der Membran der Mutterzelle eine neue Zelle gebildet, welche entweder als hautlose Zelle (Schwärmsporen der *Vaucheria*) oder nach Bildung einer eigenen Zellhaut die Hülle verlässt (Pollenkörner).

31. Wie schon erwähnt, ist die Zelltheilung stets, die freie Zellbildung fast immer eine Zellvermehrung, was bei der Zellverschmelzung und Vollzellbildung nicht der Fall ist. —

Den vier genannten Typen lassen sich die meisten Formen der Zellentstehung ungezwungen unterordnen. Bei einzelnen Zellbildungsvorgängen geräth man jedoch in Zweifel, wohin man sie zu reihen habe und erkennt, dass diese vier Typen doch nicht so scharf geschieden sind, als dies häufig angenommen wird, vielmehr durch Uebergänge mit einander in Verbindung stehen.

Fig 38.



Vergr. 400. Copulation von *Spirogyra*. *A* männlicher, *B* weiblicher Faden. Die Fortsätze der Zellen *a* und *b* in *c* mit einander verwachsen. *h* Anlage eines Fortsatzes. *f* Berührungsstelle der beiden copulirenden Zellen. *g* fertige Zygospore. (Nach Kny.)

Die Bildung der Schwärmsporen von Achlya und einige andere ähnliche Vorgänge wurden von einigen Forschern als freie Zellbildung, von anderen als Theilungsvorgang aufgefasst; mit diesem Processe hat der Fall das gemeinsam, dass kein nachweisbarer Rest von Protoplasma bei der Zellbildung zurückbleibt, mit jenem aber das ganze Bild der Entstehung, namentlich aber die grosse Zahl der aus einer Mutterzelle hervorgehenden Tochterzellen. Vielleicht, dass ein thatsächlich vorhandener Rest von Protoplasma sich der Beobachtung entzieht; naturgemäss erscheint aber derzeit die Auffassung, hier einen Uebergang von freier Zellbildung zur Zelltheilung oder umgekehrt anzunehmen. Man hat diesen Vorgang auch als eine besondere Form der Zellentstehung aufgefasst und als Vielzellbildung (Strasburger) angesprochen.

Offenbar muss auch ein Uebergang der freien Zellbildung zur Vollzellbildung bestehen, da es Formen der ersteren giebt, wo bloss eine Tochterzelle entsteht (28). Schwindet der bei der Neubildung der Zelle rückbleibende Protoplasma-rest immer mehr und mehr, so nähert sich die freie Zellbildung immer mehr und mehr der Vollzellbildung.

Wir sehen die Neubildung bestimmter Zellen in der Regel in ganz bestimmter Weise erfolgen und nicht einmal durch Theilung, ein andermal durch freie Bildung etc. vorsichgehen, so dass es den Anschein gewinnt, als würde die Form der Zellentstehung ausschliesslich in der Organisation der Mutterzelle begründet sein. Es ist dies wohl die Regel, nicht aber durchgreifendes Gesetz. Einen eclatanten Ausnahmefall bildet die Hefezelle. In zuckerhaltigen Flüssigkeiten sprosst sie; aber auf feuchtem Substrat, im Contact mit der Atmosphäre vermehrt sie sich durch freie Zellbildung, woraus hervorgeht, dass äussere Einflüsse die Form der Zellbildung zu ändern vermögen.

X. Typische Zellformen.

32. Die Pflanzenzellen variiren in Bezug auf Form und innern Bau wohl in's Unendliche. Dennoch herrschen gewisse Formen vor, ja es gelingt, die meisten Pflanzenzellen, namentlich die zu Geweben verbundenen, auf bestimmte Typen zurückzuführen.

Die unverbunden auftretenden Pflanzenzellen lassen sich nur schwer in naturgemässer Weise eintheilen. Da die nachfolgende kurze Charakteristik nur die wichtigsten, leicht unterscheidbaren typischen Zellformen vorführen soll zum Zwecke einer möglichst einfachen Darstellung der im nächsten Abschnitte abzuhandelnden Gewebe, so mögen die Formen selbstständig auftretender Pflanzenzellen hier unberücksichtigt bleiben, und es sei an dieser Stelle nur an einzelne, schon früher gelegentlich charakterisirte freie Zellformen, nämlich an die Hefezelle, an die Schwärmsporen und an die amöbenartigen Pflanzenzellen zurück erinnert, von denen indess die ersteren lose und die letzteren innige, aber interimistische Verbindungen eingehen.

33. Die im Folgenden in Betracht zu ziehenden typischen Zellformen kommen durchwegs zeitlebens im festen organischen Verbands, zu Geweben vereinigt, vor. —

In den Jugendzuständen weichen die im Gewebeverbände auftretenden Zellen viel weniger von einander ab, als nach erlangter vollkommener Ausbildung. Diese jugendlichen Zellen, denen vorzugsweise das Geschäft der Vermehrung, und zwar durch Theilung zufällt, werden Theilungszellen, Meristemzellen genannt, die aus ihnen sich hervorbildenden, anderen Functionen dienenden, überaus mannigfaltig gestalteten Zellen aber als Dauerzellen angesprochen.

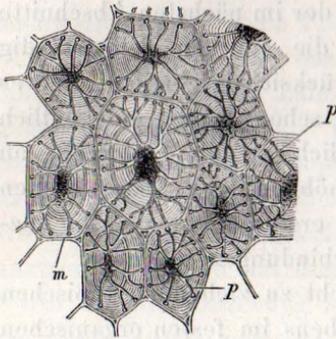
Die jüngsten, z. B. die an der fortwachsenden Stammspitze der Phanerogamen vorkommenden Meristemzellen sind nahezu isodiametrisch oder nur wenig in die Länge gestreckt, äusserst zarthäutig, mit Protoplasma erfüllt, kernführend. In späteren Entwicklungsstadien bleiben sie entweder nahezu isodiametrisch oder sie nehmen langgestreckte Formen an, behalten aber im Uebrigen ihren sonstigen Charakter als Theilungszellen. Die ersteren seien als Jungparenchym bezeichnet, letztere sind als Cambiumzellen bekannt.

Die aus dem Jungparenchym hervorgehenden Dauerzellen haben die älteren Anatomen gewöhnlich Parenchymzellen, die aus dem Cambium sich herausmodellirenden faserförmigen Elemente Prosenchymzellen genannt.

34. Unter Parenchymzellen versteht man dünnwandige, nahezu isodiametrische Zellen, welche rundlich oder polyedrisch, seltener anders gestaltet sind, z. B. sternförmig (Fig. 3), meist einen sauren Zellsaft und in den Protoplasmaresten

häufig organisierte Inhaltskörper (Stärke, Chlorophyll, Aleuronkörner etc.) führen. Die Wand der Parenchymzelle besteht aus

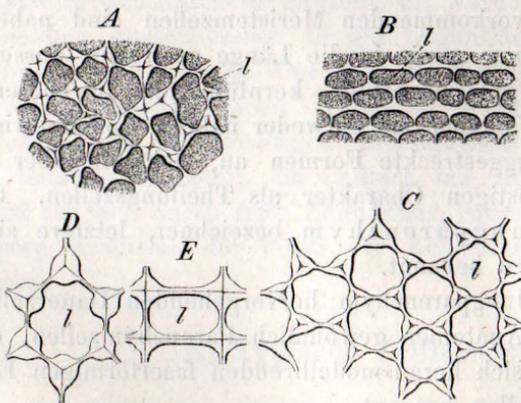
Fig. 39.



Vergr. 300. Ein aus Sklerenchymzellen bestehendes Gewebstück aus der Schale einer Cocos-Art. *M* Mittellamellen, *p* Porenkanäle, welche die geschichteten Zellmembranen durchsetzen.

nur als verschwindend kleiner Hohlraum erscheint. Die Wand ist stets stark verholzt. Das Protoplasma dieser Zellen wird fast ganz zur Wandbildung aufgebraucht, weshalb der Inhalt

Fig. 40.



A, B Vergr. 200, *C-E* 400. Querdurchschnittenes Collenchym. *A* aus dem Stengel von *Chenopodium album*, *B* aus dem Stamme von *Sambucus nigra*, *C* aus dem Blattstiel von *Nicotiana macrophylla*, *D* aus dem Stengel von *Ceratophyllum demersum*, letzteres nach Behandlung mit Schwefelsäure. *E* aus dem Blattstiele von *Phytolacca decandra*, *l* Lumen der Zelle. Mit Ausnahme von *B* sind überall die äusseren Zellgrenzen zu sehen.

Cellulose, ist nicht oder doch gewöhnlich nur so wenig verholzt, dass die Cellulose-reaktion mit Chlorzink-Jodlösung gelingt. Häufig führen diese Zellen nach Abschluss des Lebens blos Luft (Mark des Hollunders etc.). Das Mark der Stämme, das fleischige Gewebe von Früchten und Wurzeln besteht in der Regel ganz oder überwiegend aus Parenchymzellen.

Die Sklerenchymzelle (Steinzelle) unterscheidet sich von der Parenchymzelle blos durch die starke Verdickung der Wand, welche oft so weit geht, dass das Lumen der Zelle

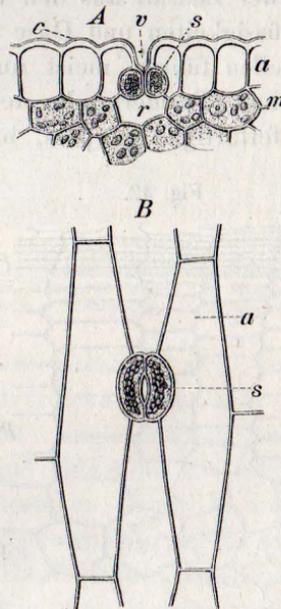
nur als verschwindend kleiner Hohlraum erscheint. Die Wand dieser Zellen wird fast ganz zur Wandbildung aufgebraucht, weshalb der Inhalt dieser Zellen ein spärlicher ist und bald luftführend wird. Die Steinschalen der Früchte und Samen (z.B. der Pfirsiche, der Cocosnuss etc.) bestehen bis auf die Gefässbündelstränge, die harten Concretionen der Birne gänzlich aus Sklerenchymzellen. Das Mark des Rosenstammes besteht aus einem Gerüst von

Sklerenchymzellen, dessen Zwischenräume von Parenchymzellen erfüllt sind.

Unter Collenchymzellen versteht man in die Länge gestreckte prismatische oder nur wenig abgerundete Zellen, welche an den Kanten stärker als an den Flächen verdickt sind und deren im Wasser quellende, jedoch darin nicht gelatinierende Wände direct die Cellulosereactionen geben. Im Inhalte, namentlich wenig verdickter Collenchymzellen, kommen oft Chlorophyllkörner vor. Zu Geweben verbundene Collenchymzellen finden sich unter der Oberhaut von Stengeln und Blattstielen nicht selten, oft z. B. an den Stengeln von *Chenopodium*, *Atriplex* und *Rumex* in äusserlich sichtbaren Strängen.

Die Oberhautzelle ist nach aussen hin stärker als nach den Seiten und innen hin verdickt und häufig plattgedrückt. Eine der beiden grossen Tafelflächen, die schwachverdickte, berührt die Nachbargewebe, die andere, die starkverdickte, die Luft oder allgemein das Medium, in welchem das von der Oberhaut umschlossene Organ vegetirt (Fig. 41). Die äusserste Zellwandschichte der Oberhautzellen erfährt eine eigenthümliche chemische Metamorphose (partielle Umsetzung der Membran in Suberin) und gliedert sich als eine eigenthümliche Schicht von der übrigen Verdickungsmasse ab. Man nennt diese Schicht Cuticula. Cellulose ist in ihr direct ebenso wenig nachzuweisen, als in den darunterliegenden Zellwandschichten (Cuticularschichten), welche eine ähnliche chemische Metamorphose erfahren. Der Umriss der Oberhautzellen ist häufig langgestreckt-sechseckig, oft auch wellenförmig. Im

Fig. 41.



Vergr. 300. A Querschnitt durch die untere Oberhaut und das anstossende Mesophyll *m* des Blattes von *Hartwegia comosa*. B zugehörige Flächenansicht der Oberhaut, *a* Oberhautzellen, *s* Spaltöffnung mit den beiden chlorophyllführenden Schliesszellen, der dazwischenliegenden Spalte, der Athemhöhle *r* und dem Vorhofe *v*.

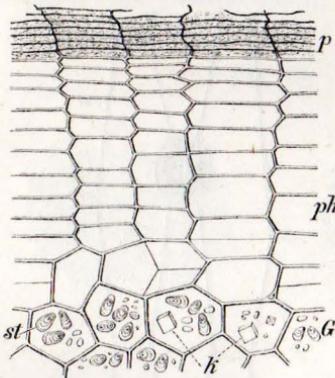
Zellinhalte treten organisirte Gebilde (z. B. Chlorophyllkörner) in der Regel nur spärlich und dann meist auch nur vorübergehend auf.

Durch ein sehr charakteristisches Gepräge ist auch die Korkzelle (Peridermzelle) ausgezeichnet. Aus Zellen dieser Art setzt sich das Kork- oder Peridermgewebe zusammen (s. Fig. 42). Es besteht aus in radialen Reihen angeordneten, tangential abgeplatteten Elementen. Diese sind dünnwandig, ihre Zellhaut erfuh eine weitgehende chemische Metamorphose in Suberin (Korksubstanz), so dass in ihr die Cellulose direct nicht mehr nachweisbar ist. Mit dieser chemischen Metamorphose geht eine Aenderung der physikalischen Eigenschaften der Membran Hand in Hand. Die Membran büsst mit dem Fortschreiten der Verkorkung immer mehr an Durchlässigkeit für Flüssigkeiten und Gase ein, und wenn der Zellsaft aus den Peridermzellen entwichen ist, ist sie für Flüssigkeiten und Gase völlig undurchlässig geworden. Die Korkzellen führen meist nur einen spärlichen körnigen Inhalt, manchmal (Peridermzelle der Korkeiche) nadelförmige Krystalle eines fettartigen Körpers, braune, harzige Masse (Fichten- und

Föhrenborke), oder sie sind, wie die Zellen des Birkenkorks, völlig mit Betulinkörnchen erfüllt.

Nach neuen Untersuchungen setzt sich die Wand jeder Korkzelle aus mehreren distincten Lamellen zusammen, von welchen die äusserste (Mittellamelle) aus stark verholzter Cellulose, die darauf folgende (Suberinlamelle) aus Cellulose und Suberin, und die innerste (Celluloselamelle) entweder aus reiner oder verholzter Cellulose besteht. Die Suberinlamelle bildet den für die Korkzelle charakteristischen Bestandtheil.

Fig. 42.



Vergr. 300. Periderm der Kartoffel im Durchschnitte. *p* Periderm, *ph* Phellogen, *g* parenchymatisches Grundgewebe mit Stärke *st* und Krystalloiden *k*.

35. Zu den faserförmig ausgebildeten Dauerzellen zählt die Holz- und die Bastfaser. Diese beiden Elemente gehören den Gefäßbündeln, aber verschiedenen Theilen derselben an; erstere kommen im Holztheile, letztere im Basttheile vor.

Die Holzfasern bilden die fibrosen Elemente des Holzes, liegen in der Richtung der „Faser“ des Holzes, sind stets stark verholzt, führen alsbald Luft und nur selten einen körnigen Inhalt, der dann nur aus spärlichen Stärkekörnchen besteht.

Es lassen sich zwei Arten von Holzfasern unterscheiden: Tracheiden und Libriformfasern. Die Tracheiden (Fig. 43, *t*) sind meist nur mässig verdickt und mit Hoftüpfeln, selten mit Schraubenbändern versehen. Die Sculptur der Tracheidwand stimmt mit jener der später zu betrachtenden Gefässe (Tracheen) überein. Daher auch ihr Name.

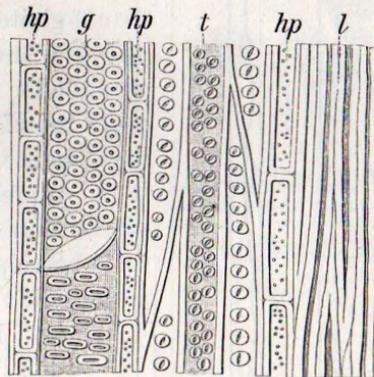
Die Libriformfasern (Fig. 43, *l*) sind hingegen in der Regel dickwandig und blos mit — gewöhnlich spaltenförmigen — Poren versehen.

Das Holz der Coniferen enthält von Holzfasern blos Tracheiden, das der Laubbäume aber gewöhnlich Tracheiden und Libriformfasern (z. B. Eichenholz).

Die Bastfaser (Fig. 44) unterscheidet sich von der Libriformfaser in Gestalt und Wandverdickung nur sehr wenig. Die erstere ist nicht selten (Jutefaser) ungleichmässig verdickt. Auch sind die Bastzellen in der Regel länger als die Libriformfasern. Bezüglich der Verholzung bestehen eigentlich auch nur graduelle Unterschiede, da die Bastfaser wohl in der Regel nicht (Flachsbastfaser) oder nur wenig (Hanfbastfaser), in manchen Fällen (Jutefaser) aber so stark wie eine Holzfaser verholzt erscheint. Das charakteristische der Bastfaser ist ihr hohes Tragvermögen, welches im besten Falle jenes des Stahles sogar übertrifft. Dieser Faser fällt in der Pflanze auch vorwiegend eine mechanische Leistung zu, weshalb sie in die Kategorie der mechanischen Zellen gestellt wird.

36. Schliesslich sind hier noch jene Zellen-Abkömmlinge zu besprechen, welche allgemein als Gefässe bezeichnet werden und die aus mehreren, gewöhnlich in eine Reihe geordneten

Fig. 43.

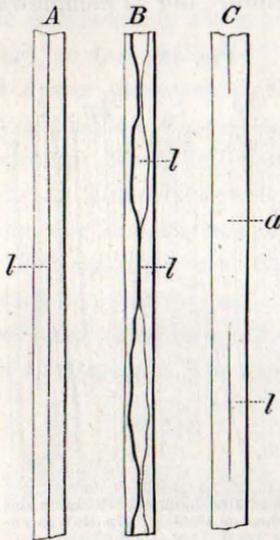


Vergr. 300. Radialer Längsschnitt durch das Holz der Eiche. *G* Gefässe, *Hp* Holzparenchym, *t* Tracheiden, *l* Libriform.

Zellen dadurch entstehen, dass die Querwände vollkommen oder theilweise resorbirt werden, während die Seitenwände eine für Zellen gewöhnliche Ausbildung annehmen.

Es lassen sich die Gefässe in Holz-, Bast- und Milchsaftgefässe eintheilen.

Fig. 44



Vergr. 300. Bruchstücke isolirter Bastzellen. *l* Lumen der Zelle. *A* von *Linum usitatissimum* (Leinenfaser), *B* von *Corchorus capsularis* (Jute-faser) ungleichmässig verdickt, *C* von *Sponia Wightii*, stellenweise (*a*) vollständig verdickt, *d. i.* ohne Lumen.

Die Holzgefässe Fig. 43, *G*), auch kurzweg Gefässe oder Tracheen, auch Holzhöhren oder Spiroiden genannt, finden sich im Holztheile des Gefässbündels als gewöhnliche Begleiter der Holzfasern vor; ihre Wände sind meist mit Hoftüpfeln, oder mit schraubigen, ring- oder netzförmigen Verdickungen versehen und demnach werden sie als getüpfelte, Schrauben-, Ring- oder Netz-Gefässe angesprochen. Die Skulptur ihrer Wände tritt stets mit Schärfe hervor, weshalb sie im Längsschnitte des Gefässbündels leicht kenntlich sind; auch bilden sie in der Regel die weitlumigsten Bestandtheile des Gefässbündels und springen dann auch im Querschnitte der Organe sofort in's Auge. Im Holze erscheinen sie uns meist luftgefüllt; seltener tritt als Füllmasse Gummi, Harz, kohlen-saurer Kalk oder ein Gewebe auf,

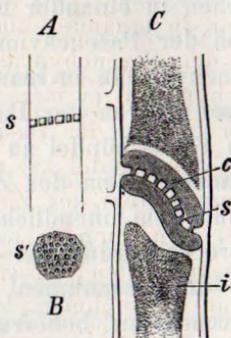
welches die Gefässe oft auf weite Strecken erfüllt, dessen Elemente Thyllen oder Füllzellen genannt wurden. Die Thyllen sind parenchymatische, sich gegenseitig meist abplattende Zellen, welche aus den Nachbargeweben durch die Hoftüpfel in den Gefässhohlraum hineinsprossen und dort zu ansehnlicher Entwicklung kommen. Stehen die Querwände der Zellen, aus denen die Gefässe hervorgehen, senkrecht auf den Seitenflächen, so werden sie meist vollkommen resorbirt; bei schiefer Stellung ist die Resorption gewöhnlich unvollständig und tritt in Form von Perforationen, leiterförmigem Durchbruch, ja selbst in Gestalt von Tüpfeln auf.

Die Holzgefäße waren schon Malpighi (1670) bekannt, die Bastgefäße, gewöhnlich Siebröhren genannt, sind erst in neuerer Zeit (Th. Hartig, 1853) entdeckt worden. Sie treten im Basttheil des Gefässbündels auf, fallen bei weitem nicht so in's Auge, wie die Holzgefäße, und bilden mit Protoplasma erfüllte, auch kleine Stärkekörnchen führende Schläuche, welche durch siebartig durchlöchernte Querwände gegliedert sind. Diese „Siebplatten“ nehmen später einen callösen Charakter an, wodurch die Siebporen geschlossen werden (Fig. 45). Selbst in völlig ausgebildeten Siebröhren lässt sich das Protoplasma in Form eines Schlauches noch durch Contraction zur Anschauung bringen.

Die Milchsaftgefäße sind Fusionsgebilde mit dünnen Seitenwänden und einer weissen oder gefärbten (bei *Chelidonium* gelben, bei *Sanguinaria* rothen) Emulsion, dem

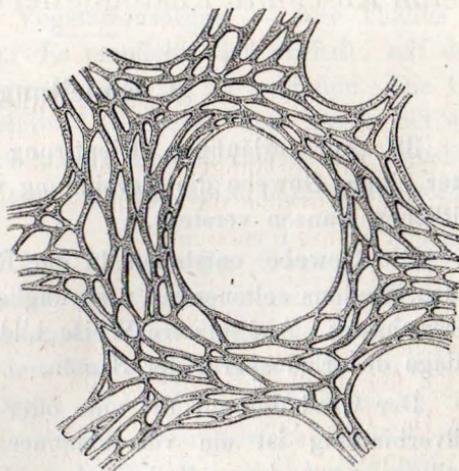
bekanntem Milchsaft, welcher als Inhaltsstoff dieser häufig netzartig gestalteten Bildungen auftritt. Der Milchsaft führt ausser Wasser an festen Einschlüssen gewöhnlich noch Stärke, Harzkörnchen, Kautschukballen etc. Es scheint, dass ein Theil der Substanz des Milchsaftes von den Gefässwänden herrührt. Der Milchsaft tritt in vielen Pflanzen auch in langgestreckten Zellen (Milchzellen, z. B. in den Wolfsmilcharten), oder in besonderen intercellularen Räumen (Milchsaftgängen in den milchenden Theilen von *Rhus typhina* etc.) auf. —

Fig. 45.



Vergr. A, B 300, C 750. Fragmente von Siebröhren. A, B aus dem Phloëm von *Quillaja Saponaria*, C von *Vitis vinifera*, s Siebplatte im Durchschnit, s' von der Fläche gesehen, c Callus, i Innenschlauch (Hüllschlauch).

Fig. 46.



Vergr. 150. Milchsaftgefässnetz aus dem Fruchtknoten des Mohns.

37. Die hier aufgeführten typischen Zellformen (und Zell-derivate) gehen theils aus Cambiumzellen, wie die Bestandtheile der Gefässbündel, theils aus Jungparenchym hervor. Einige dieser Formen sind scharf präcisirt, wie die Gefässe, andere gehen in einander über. So lässt sich ein allmäliger Uebergang von der Parenchymzelle sowohl zur Collenchym- als zur Sklerenchymzelle in manchen Geweben constatiren. Die Libriformfaser ist von der Bastfaser in vielen Fällen nur durch die Lage im Gefässbündel zu unterscheiden. Man darf überhaupt von einem System der Zellformen nicht zu viel verlangen; keines kann dem unendlichen Formenreichthum der Natur vollkommen gerecht werden; ist es einfach und leicht übersichtlich, so leidet es an Ausnahmen, trachtet es hingegen alle aufgefundenen Formen zu beherrschen, so wird es complicirt, verliert an Uebersichtlichkeit und damit an praktischer Brauchbarkeit.

Zweiter Abschnitt. Anatomie der Gewebe (Histologie).

I. Einleitung.

38. Zur vorläufigen Orientirung sei bemerkt, dass man unter einem Gewebe die Verbindung von Zellen zu einem einheitlichen Ganzen versteht.

Die Gewebe entstehen in der Regel durch Theilung von Zellen, weitaus seltener aus ursprünglich getrennten Zellen durch Verwachsung. Auf letztere Weise bildet sich beispielsweise die Anlage des Endosperm der Samen.

Der Grad der auf die eine oder andere Art entstandenen Zellverbindung ist ein verschiedener. Es können die durch Theilung entstandenen Zellen einen bloß interimistischen Verband eingehen, dessen Elemente sich später trennen und selbständig weiterleben. Solche Zellverbände hat man Zellcolonien genannt. Die Hefe und zahlreiche andere einzellige Pilze und Algen gehen solche zeitweilige Vereinigungen ein. Die Verbindung kann, aber um gleich das entgegengesetzte Extrem

zu nennen, eine so innige sein, dass die Individualität der Zelle verschwindet. Solche, durch partielle oder totale Verschmelzung von Zellen entstandene Vereinigungen werden als Zellfusionen bezeichnet. Hierher gehören alle Arten von Gefässen, copulirende (Zygosporen bildende) Pilz- oder Algenfäden, die Plasmodien der Myxomyceten etc. Im gewöhnlichen Falle sind die Zellen zu ständigen, bis an's Lebensende währenden Verbindungen verknüpft und bilden Gewebe im engeren Sinne des Wortes.

Die älteren Anatomen, z. B. Unger, versuchten sämtliche Zellverbindungen auf Colonien, Fusionen und Gewebe im engeren Sinne zurückzuführen. Diese Eintheilung ist aber wieder aufgegeben worden, da sie keine Uebersicht gewährt; denn fast alle Zellverbindungen sind unter die Gewebe sens. strict. zu stellen. Auch mussten zu heterogene Dinge unter den Begriff der Fusionen gebracht werden. Nichtsdestoweniger benützt man auch heute noch die Ausdrücke Colonie und Fusion im Sinne der älteren Autoren.

Bei allen mit Blättern, Stengeln und Wurzeln versehenen Gewächsen treten die Gewebe in weit schärfer ausgeprägten, unter einander viel differenteren Formen auf, als bei den bloss mit einem gleichartigen Vegetationsorgan — dem Thallus — versehenen Lagerpflanzen. Es empfiehlt sich deshalb, mit dem Gewebe der ersteren unsere Darstellung zu beginnen. Die Gewebe der Thallophyten bieten, abgesehen von ihrem viel einfacheren Baue, auch noch andere Besonderheiten dar, weshalb dieselben erst später in einem eigenen Capitel besprochen werden sollen.

39. Der Zellenbau des Blattes, des Stammes und der Wurzel lässt stets eine innere Gliederung erkennen, indem die Elementarorgane leicht unterscheidbare natürliche Complexe — Gewebe — bilden. An jedem Blatte findet man stets drei solcher Zellcomplexe, ein das Organ umkleidendes Hautgewebe, das die Blattnerven zusammensetzende Stranggewebe, endlich eine gleichartige zellige Grundmasse, das Grundgewebe. Auch die Stengel und Wurzeln lassen die gleiche innere Gliederung erkennen. Sachs (1868) erkannte zuerst diese Uebereinstimmung im inneren Bau der Organe und nach seinem Vorschlage werden die Gewebe der höheren, nämlich der mit Blättern versehenen Pflanzen eingetheilt in Haut-, Grund- und Stranggewebe.

In der nachfolgenden Darstellung werden wir uns zunächst an dieses sehr einfache, eine rasche Uebersicht über die Gewebe eines Organs gewährende System halten.

Nicht alle beblätterten Pflanzen zeigen eine gleich scharfe Differenzirung in Gewebe. Namentlich wird man bei den niedersten Pflanzen dieser Kategorie — den Moosen — am allerwenigsten eine deutliche innere Gliederung der Organe in Gewebe erwarten. Hier tritt uns ein allmäliger Uebergang zu den Thallophyten entgegen: im Lager der niedersten Lebermoosformen verschwinden die Unterschiede zwischen Haut-, Grund- und Stranggeweben, und bei den höheren Thallophyten lassen sich bereits Andeutungen einer solchen inneren Differenzirung erkennen.

40. Die drei genannten Gattungen von Geweben treten in den mannigfaltigsten Formen auf, die wir später im Einzelnen betrachten werden. Alle diesen Kategorien unterzuordnenden Gewebeformen aber sind Dauergewebe; sie dienen nicht mehr der Zellvermehrung, sondern anderen physiologischen Functionen, und haben, diesen entsprechend, bestimmte äussere Formen und eine bestimmte innere Organisation angenommen.

Die Dauergewebe gehen aus Meristemen (Bildungsgeweben) hervor, die sich allerdings als Jugendzustände der ersten repräsentiren. Auch giebt sich die Zusammengehörigkeit der Meristeme und des aus denselben hervorgegangenen Dauergewebes mehr in der Lage als im Baue zu erkennen. Es zeigen aber die Meristeme unter einander doch eine so grosse Uebereinstimmung und sie unterscheiden sich von den Dauergeweben so auffällig, dass denselben an dieser Stelle eine kurze Betrachtung gewidmet werden muss.

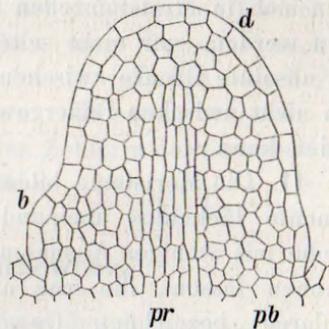
Die Meristeme sind zunächst ausgezeichnet durch die Elementarorgane, welche diese Gewebe constituiren und die bereits oben (S. 61) besprochen wurden, ferner durch lückenlose Verbindung ihrer Zellen.

Es müssen zwei Arten von Meristemen strenge auseinandergehalten werden, das Urmeristem und die sogenannten Folgermeristeme; ersteres geht aus einer oder mehreren Meristemzellen hervor, letzteres bildet sich unter bestimmten Umständen aus einem noch protoplasmaführenden Dauergewebe. Als Beispiel des Urmeristems sei die Stengelspitze (Vegetationspunkt) der Phanerogamen, als Beispiel des Folgermeristems das

Phellogen, nämlich jenes Gewebe genannt, aus dem das die Oberhaut ersetzende Korkgewebe hervorgeht.

Neuen, von Hanstein (1868) unternommenen Forschungen zufolge, lässt das Meristem der Vegetationsspitze eine bestimmte Gliederung in mehrere Gewebsschichten erkennen, welche bei der Darlegung des anatomischen Baues der Organe eingehender erläutert werden soll. Hier genüge die Bemerkung, dass dasselbe meist in drei Schichten: Dermatogen, Periblem und Plerom zerfällt. Das Dermatogen bildet stets eine einzige Zellenlage, da in diesem Meristem die Neubildung von Zellen nur durch Theilungswände erfolgt, welche senkrecht zur Fläche des Gewebes stehen.

Fig. 47.



Vergr. 300. Stammspitze von *Zea Mais*. Längsdurchschnitt. *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pr* Plerom, *b* Blattanlage.

Das Periblem besteht aus einer oder mehreren Lagen von Zellen, welche zum Dermatogen concentrisch angeordnet sind. Den Kern der Vegetationsspitze bildet das Plerom, dessen Elemente meist eine Tendenz zur Längsstreckung erkennen lassen.

Aus dem Urmeristem gehen jene Formen von Bildungsgeweben hervor, die man nach der schon besprochenen Form ihrer Elemente als Jungparenchym und Cambium bezeichnet.

Es soll hier nur noch betont werden, dass man gewöhnlich nicht im Zweifel darüber sein wird, ob ein Gewebe als Meristem oder als Dauergewebe zu deuten ist, dass aber nichtsdestoweniger eine scharfe Grenze zwischen Meristem und Dauergewebe nicht besteht. So kann bei den niedersten Pflanzen ein strenger Unterschied zwischen Meristemzelle und Dauerzelle nicht gemacht werden, da eine durch Neubildung entstandene Zelle sofort zur gewöhnlichen Vegetationszelle heranzuwachsen befähigt ist, während die eigentlichen Meristemzellen durch eine bestimmte Zeit hindurch fortwährend ihresgleichen durch Theilung erzeugen und dann erst zu Dauerzellen werden. Auch ist hier noch auf einen andern Fall aufmerksam zu machen. Es

giebt Dauerzellen, welche, ohne sich gerade in ein Folgemeristem umzuwandeln, in ihrem Innern neue Zellen durch Theilung, also Meristemzellen bilden, die sofort zu Dauerzellen werden, z. B. die Collenchymzellen und die Librifasern, welche durch den angegebenen Vorgang sich in gefächerte Collenchymzellen und gefächerte Librifasern verwandeln. Dass vollends Dauerzellen sich in Meristemzellen rückbilden können, ein, wie wir sehen werden, gar nicht seltener Fall, zeigt eindringlich, dass eine absolute Grenze zwischen diesen beiden Zellformen, mithin auch nicht zwischen Dauergewebe und Meristemgewebe gezogen werden kann.

41. Die Meristeme bilden stets dichtgefügte Gewebe, deren Elemente lückenlos aneinanderschliessen, während die Dauergewebe mit wenigen Ausnahmen Hohlräume zwischen den Zellen erkennen lassen, die man als Intercellularräume (Intercellularen) bezeichnet. Gewöhnlich bilden sie schmale, luftgefüllte Gänge zwischen den Zellen und heissen dann Intercellulargänge (Luftgänge, Luftcanäle). Sind die Intercellularen mit Gummi, (ätherischem) Oel, Harz, Milchsafft etc. erfüllt, so werden sie als Gummi-, Oel-, Harz-, Milchsafftbehälter etc. bezeichnet. (S. das Capitel: Secretbehälter.)

Alle diese Hohlräume entstehen entweder durch Auseinanderweichen der Zellen, also durch mechanische Trennung in Folge ungleichen Wachstums, oder durch Auflösung bestimmter Gewebspartien, und dem entsprechend unterscheidet man schizogene und lysigene Intercellularen. Die gewöhnlichste Form, die in jedem Parenchym anzutreffenden luftführenden Intercellulargänge sind schizogene Bildungen, entstanden durch Auseinanderweichen der Mittellamellen an den Kanten der Zellen, während die Flächen verbunden bleiben. Die in Dauergeweben, z. B. in der Föhrenrinde, entstehenden Harzgänge sind lysigener Natur.

Die schizogenen Intercellularen entstehen zwischen Zellen, welche noch im Wachstum begriffen sind. Auch manche lysigene Hohlräume bilden sich aus jugendlichen Zellen. Man fasst alle in jungen, noch wachsenden Geweben entstehenden Intercellularen als protogene zusammen, im Gegensatze zu jenen, welche aus ausgewachsenen, häufig schon am Lebensende angekommenen Gewebstheilen hervorgehen und die man als hysterogene Intercellularen bezeichnet.

42. Die Gewebe bestehen entweder aus gleichartigen oder doch nur unwesentlich von einander verschiedenen, durch Uebergänge verbundenen Zellen, oder aus Elementen ganz verschiedener Art. Die Zellen eines Gewebes sind also entweder monomorph, wie im Marke der meisten Pflanzen, oder polymorph, wofür die gewöhnliche Oberhaut ein gutes Beispiel bietet. Die Mehrzahl der Dauergewebe besteht aus polymorphen Elementen. Man hat die Polymorphie der Zellen eines Gewebes auch in anderer Weise zum Ausdrucke gebracht, nämlich durch Aufstellung des Begriffes *Idioblasten*. Hierunter versteht man eigenartige, von der vorherrschenden Zellform des Gewebes auffällig unterschiedene Elementarorgane.

II. Das Grundgewebe.

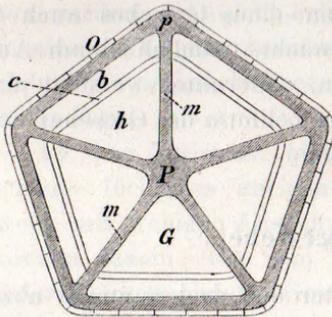
43. Das Grundgewebe ist unter den drei nunmehr abzuhandelnden Gewebegattungen am einfachsten gebaut; es besteht oft bloß aus parenchymatischen Zellen. Doch nehmen nicht selten nebenher auch sklerenchymatische und collenchymatische Elemente an dessen Zusammensetzung Theil. Nur in verhältnismässig wenigen Fällen besteht das ganze Grundgewebe aus Sklerenchym- oder aus Collenchymzellen.

Da die drei genannten Zellformen schon früher beschrieben wurden, so erübrigt, behufs vorläufiger Charakterisirung des Grundgewebes, nur noch hinzuzufügen, dass die parenchymatischen Elemente der Grundgewebe stets von Intercellularen, die ein zusammenhängendes Canalsystem bilden, durchsetzt sind, während die sklerenchymatischen oder collenchymatischen Antheile des Grundgewebes kein solches zusammenhängendes Intercellularsystem besitzen und ihre Elemente oft nahezu, manchmal vollkommen lückenlos aneinanderschliessen.

Im Stamme der Dicotylen und Gymnospermen gliedert sich das Grundgewebe in einen centralen, von den Gefässbündeln umgebenen Theil, *Mark* genannt, in von diesem strahlenförmig ausgehende Gewebzüge, welche zwischen den in einen Kreis gestellten Gefässbündeln auftreten, es sind dies die primären *Markstrahlen* (Fig. 48); endlich in eine periphere, zwischen dem Hautgewebe und den Aussengrenzen der Gefässbündel gelegene Partie, dem Grundgewebe der *Rinde* (primäre Rinde).

Der Monocotylenstamm beherbergt das Grundgewebe als eine Füllmasse, in der die Gefässbündel zerstreut liegen, in der Peripherie des Stammes aber dichter als gegen das Stamminnere zu auftreten, weshalb das Grundgewebe gegen die Axe des Stammes zu reichlicher entwickelt erscheint.

Fig 48.



Querschnitt durch einen jungen Dicotylenstamm. Schematisch. *o* Oberhaut, *p* primäre Rinde, *m* primäre Markstrahlen, *bch* eines der fünf Gefässbündel (*b* Phloëm, *c* Cambium, *h* Xylem), *P* Mark.

Grundparenchym genannt — wird als dichtes und lockeres unterschieden, je nachdem die Zellen bloß durch Luftgänge oder durch weite Interzellularen von einander geschieden sind. Das Mesophyll gliedert sich sehr häufig in dichtes und lockeres Grundparenchym, von welchem das erstere der oberen, das letztere der unteren Blatthälfte angehört. Lockeres Grundparenchym mit regelmässig angeordneten Interzellularräumen hat man regelmässiges Parenchym genannt. (Mark des Stammes von *Juncus* und *Cyperus papyrus*. S. Fig. 3, p. 16.)

Besteht das Grundgewebe bloß aus monomorphen Elementen, so sind dieselben gewöhnlich parenchymatisch (Kartoffelknolle), seltener sklerenchymatisch (Cocosschale) und nur in den seltensten Fällen collenchymatisch (Stamm von *Ceratophyllum*). Die Polymorphie der Zellen des Grundgewebes kömmt nicht nur durch das Auftreten von Sklerenchym und Collenchym neben Parenchym, sondern auch dadurch zu Stande, dass das letztere dort, wo es an die Oberhaut oder an das Gefässbündel angrenzt, charakteristische, mit dem übrigen Parenchym nicht durch Uebergänge verbundene Formen annimmt. So kömmt, um ein ecla-

In den Blättern tritt stets parenchymatisches Grundgewebe auf, besonders reichlich in fleischigen. Man nennt das oft eigenthümlich gestaltete Grundgewebe des Blattes Mesophyll. Sklerenchymzellen finden sich im Blatte nur selten vor (z. B. im Blatte von *Camellia*); häufiger, namentlich im Blattstiele, treten Collenchymschichten auf.

44. Wie schon früher bemerkt, bildet das Collenchym und Sklerenchym ein dichtes, fast lückenlos gefügtes Gewebe. Das parenchymatische Grundgewebe — auch

tantes Beispiel zu nennen, unterhalb des Hautgewebes der Luftwurzel von *Hartwegia comosa* eine aus schmalen, in die Länge gezogenen, an den radialen Wänden gewellten Zellen bestehende Gewebeschichte (Endodermis) vor, und eine aus ähnlich geformten Elementen bestehende Zellschichte (Gefässbündelscheide) liegt im Umkreis der Gefässbündel. Die Gefässbündelscheiden sind aber häufig in anderer Weise von den übrigen Grundgewebeelementen verschieden, z. B. durch stärkere und eigenthümliche Wandverdickungen (Farne) etc., sind jedoch stets durch relative Längsstreckung der Elemente ausgezeichnet. Die Polymorphie der Grundgewebszellen findet aber nicht selten ihren Ausdruck darin, dass Zellen oder Zellgruppen mit charakteristischem flüssigen oder halbflüssigen, gewöhnlich aus Harzgemischen oder ätherischen Oelen bestehendem Inhalte (sogenannte innere Drüsen), oder lange, harzerfüllte oder Milchsaft führende Schläuche das Grundparenchym durchsetzen. Sehr schöne, schon mit freiem Auge sichtbare Harzschläuche finden sich im Hollundermarke vor.

In den Intercellularräumen des Parenchyms entwickeln sich bei manchen Gewächsen (z. B. im Blatte von *Nymphaea* etc.) Zellen, welche in Form und sonstiger Ausbildung Haaren gleichen. Man kann sie als Grundgewebshaare bezeichnen.

Die subepidermalen Schichten des Grundgewebes werden, wenn sie sich von dem übrigen Grundgewebe unterscheiden, Hypoderma genannt. Die gewöhnlichste Form derselben ist das Collenchymgewebe. Auch die Endodermis und noch einige andere Gewebsarten gehören hierher.

Das ganze Grundgewebssystem eines Organs geht in der Regel aus Meristem hervor; nur ausnahmsweise (z. B. in den Stämmen von *Dracaena*, *Aloë* etc.) bildet sich aus dem Grundparenchym ein Folgemeristem, das zum Theil in Grundgewebe, zum Theil in Gefässbündelgewebe umgewandelt wird. —

Näheres über die Ausbildungsweise des Grundgewebes folgt unten in dem Capitel über die gegenseitige Anpassung der Gewebe und im Abschnitte über die Anatomie der Organe.

III. Die Hautgewebe.

45. Im Vergleiche zum Grundgewebe erscheinen die Hautgewebe bedeutend vielgestaltiger, sowohl was den Zellenbau der einzelnen Formen, als was die Arten dieser Gewebe betrifft.

Das Hautgewebe grenzt nach aussen an Luft, Wasser oder Erde, nach innen an das Grundgewebe. Mit der Luft oder dem Boden in Berührung, differenzirt es sich auf das schärfste gegen das benachbarte Grundgewebe; weniger scharf hebt es sich von demselben ab, wenn es im Contacte mit Wasser steht, und namentlich an allseits von Wasser umgebenen Organen zeigt sich häufig nur eine geringe Differenz zwischen beiden Geweben, sowohl in Bezug auf die Form als den Inhalt der zusammensetzenden Elemente.

Es lassen sich drei typische Arten des Hautgewebes unterscheiden: die einfache, die zusammengesetzte Oberhaut und das Periderm. Die beiden ersten Arten gehen unmittelbar aus dem Meristem der Vegetationsspitze, und zwar aus dem schon oben genannten Dermatogen (S. 71) hervor. Die Blätter sind — einige seltene Ausnahmefälle abgerechnet — stets nur mit einer dieser Arten von Hautgeweben bedeckt. Das Periderm entsteht hingegen aus einem Folgermeristem und tritt an Stämmen und Wurzeln als Ersatz der Oberhaut auf, wenn dieselbe dem Dickenwachsthum des Organs nicht mehr zu folgen vermag. Man kann die Oberhaut, da sie stets das erste, die Vegetationsorgane bedeckende Hautgewebe bildet, auch als primäres, das ihr erst nachfolgende Periderm als secundäres Hautgewebe bezeichnen.

Die einfache Oberhaut besteht immer nur aus einer einfachen Zellenlage, welche unmittelbar aus dem Dermatogen durch Umwandlung der Meristem- in Dauerzellen hervorgeht.

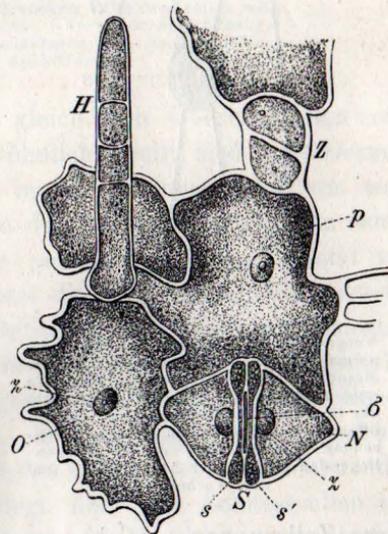
Es lassen sich drei Formen der einfachen Oberhaut unterscheiden: das Epithel, die Epidermis und das Epiblem.

46. Das Epithel bildet das Hautgewebe zartbleibender Pflanzentheile, z. B. der Blumenblätter, Staubfäden etc. Es besteht aus zarten, entweder platten oder papillös vorgewölbten Zellen (s. Fig. 17, p. 29), deren Aussenwände nur wenig stärker als die übrigen Zellwände verdickt, stets aber von einer sehr dünnen, meist scharf gezeichneten Cuticula bedeckt sind (Fig. 17). Die später zu betrachtenden Spaltöffnungen, welche der Epi-

dermis fast nie fehlen, kommen im Epithel nur selten und dann nur spärlich vor; oft fehlen die Haare, auch stimmen die Epithelialzellen untereinander gewöhnlich überein, so zwar, dass die Elemente sehr vieler Epithelien durch völlige Monomorphie ausgezeichnet sind, ein, wie schon bemerkt, unter den Geweben selten vorkommender Fall. Stets schliessen die Epithelialzellen lückenlos aneinander. Junge Epithelialzellen führen Kern und Protoplasma. In ausgebildeten Epithelialzellen kommen als Inhaltsstoffe kleine Protoplasma-reste, ein farbloser oder gefärbter Zellsaft immer, feste Einschlüsse hingegen nur selten vor.

47. Die Epidermis bedeckt die oberirdischen Vegetationsorgane: Blätter und Stengel; die ersteren bis an's Lebensende, die letzteren gewöhnlich aber bloß in der ersten Vegetationsepoche. Dieses Gewebe zeichnet sich durch die Mannigfaltigkeit seiner Ausbildung aus. Sehr selten besteht die Epidermis bloß aus monomorphen Elementen, und zwar aus den schon oben skizzirten Oberhautzellen; gewöhnlich enthält sie aber auch Spaltöffnungen u. Haare oder diesen verwandte Bildungen, und schon dadurch wird eine sehr ausgesprochene Polymorphie der Zellen dieses Gewebes erzielt. Die Polymorphie der Oberhautelemente kömmt aber dadurch zu noch schärferem Ausdrucke, dass auch die Epidermiszellen verschiedene Gestalten annehmen. So finden sich z. B. in der Oberhaut der Grasblätter neben den gewöhnlichen Epidermiselementen Reihen langgestreckter Oberhautzellen, welche die Nerven —

Fig. 49.

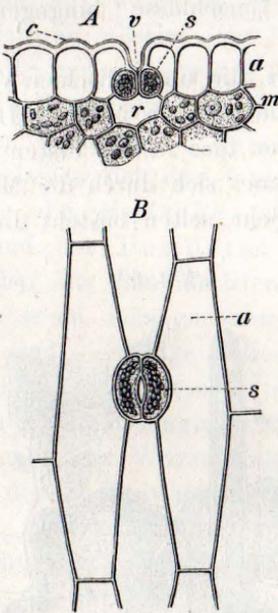


Vergr. 380. Oberhautstück eines jungen Scheidenblattes des Maiskolbens. *O* Oberhautzelle (tafelförmige), *S* Spaltöffnungen mit den beiden Schliesszellen *s* und *s'*, der Spalte *σ* und den Nebenzellen *N*. *H* Haar, *Z* Zwergzellen, *z* Zellkern, *p* Protoplasma.

direct oder von ihnen durch Parenchym geschieden — überdecken; zudem bleiben bestimmte Oberhautzellen in ihrer Längen-

entwicklung auffallend zurück und weisen dann gewöhnlich auch eine sehr starke Verkieselung auf (Zwerg- oder Kieselszellen). Eine Cuticula überzieht die Oberhaut stets; meist erscheint sie als eine glatte Haut (namentlich an derben glänzenden Blättern), seltener trägt sie ein ähnliches Gepräge wie die Cuticula des Epithels. Immer erscheint sie, und dies gilt auch für die letztere, als ein zusammenhängendes Häutchen, welches im fertigen

Fig 50.



Vergr. 300. *A* Querschnitt durch die untere Oberhaut und das anstossende Mesophyll *m* des Blattes von *Hartwegia comosa*. *B* zugehörige Flächenansicht der Oberhaut, *a* Oberhautzellen, *s* Spaltöffnung mit den beiden chlorophyllführenden Schliesszellen, der dazwischenliegenden Spalte, der Athemhöhle *r* und dem Vorhofe *v*.

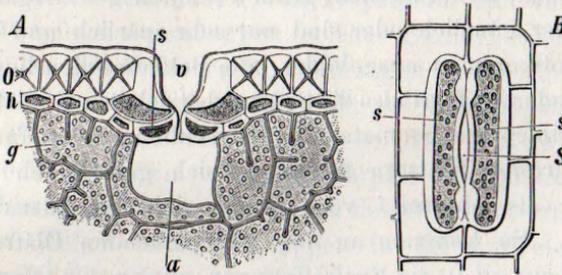
Zustande seine Entstehung aus mosaikförmig nebeneinanderstehenden Zellwandstücken nicht oder doch nur undeutlich mehr erkennen lässt (Fig. 41, *c*, p. 63). Der Inhalt der Epidermiszellen ist dem der Epithelialzellen gleich. Chlorophyll findet sich wohl nicht selten, aber in kleiner Menge und meist nur vorübergehend vor. Nur ausnahmsweise treten in der Oberhaut grosse stationäre Chlorophyllkörner auf, so z. B. in den Oberhautzellen der Farnblätter, vielen grünen submersen Organen u. s. w.

48. Die Epidermiszellen schliessen stets lückenlos aneinander; zwischen denselben finden sich aber Zellgruppen vor, die sich wohl enge an die Epidermiszellen anschliessen, aber zwischen sich einen luft-erfüllten Hohlraum freilassen, welcher mit den Intercellularen des Grundgewebes communicirt.

Diese Zellgruppen, welche augenscheinlich den Zweck haben, die inneren Lufträume der Organe mit der Atmosphäre in Communication zu bringen, nennt man Spaltöffnungen (stomata). In der Regel besteht eine Spaltöffnung aus zwei Zellen, Schliesszellen, unterhalb welcher im Parenchym ein grösserer Luftraum sich befindet, der, obgleich dem Grundgewebe angehörig, mit der Spaltöffnung sich bildet, sich ihr adaptirt

und zu ihr gerechnet wird. Es ist dies die Athemhöhle. Die Schliesszellen haben gewöhnlich eine halbmondförmige Gestalt und unterscheiden sich von den Epidermiszellen dadurch, dass sie nicht nur nach aussen, sondern auch an allen übrigen freien Seiten relativ stark verdickt sind; ferner durch das Auftreten von stationärem Chlorophyll in Form deutlich ausgebildeter Körner.

Fig. 51.



Vergr. 300. A Durchschnitt durch die Oberhaut und die benachbarten Gewebe des Blattes von *Pinus Laricio*. O Oberhaut, h Hypoderm, g grünes Parenchym; s Schliesszellen mit Chlorophyllkörnern, a Athemböhle, v Vorhof der Spaltöffnung. B Oberflächenansicht der Spaltöffnung. ss Schliesszellen, S Spalte der Spaltöffnung.

Die Schliesszellen gehen gleich den Oberhautzellen aus dem Dermatogen hervor. Gewöhnlich theilt sich eine Dermatogenzelle in eine grössere und in eine kleinere Zelle, von welchen die letztere zur Mutterzelle der beiden Schliesszellen wird. Die Theilungswände sind häufig gekrümmt; ja es kömmt vor (z. B. bei manchen Farnen), dass die Spaltöffnungs-Mutterzelle so aus einer hervorwachsenden Dermatogenzelle herausgeschnitten wird, dass sie in letzterer wie der Pfropf im Flaschenhalse steckt. — Die Schliesszellen liegen anfänglich stets in der Ebene der Epidermis; später können sie ihre Lage ändern und erscheinen dann im Vergleiche zu den Nachbarzellen gehoben oder gesenkt. Im letzteren Falle liegt über den Schliesszellen ein Hohlraum in der Epidermis, den man Vorhof genannt hat. Die Vorhofbildung ist bei Schliesszellen etwas gewöhnliches. Nicht selten werden die Schliesszellen von charakteristisch geformten Oberhautzellen begleitet, welche mit den ersteren eine natürliche Gruppe bilden. Man nennt diese, gewissermassen zur Spaltöffnung gehörigen Elemente Nebenzellen der Spaltöffnung (Fig. 49).

Die Spaltöffnung gehört also, wie nunmehr leicht zu ersehen ist, zum Theile dem Hautgewebe, zum Theile dem Grundgewebe an und besteht in der Regel aus zwei eigenthümlich ausgebildeten Schliesszellen, welche zwischen sich einen Hohlraum — die Spalte — frei lassen, und der im Grundgewebe liegenden Athemhöhle.

Am reichlichsten treten die Spaltöffnungen an grünen, mit Luft in Contact stehenden Organen auf. An submersen oder unterirdischen, ferner an nicht grünen (einjährigen) Organen fehlen sie entweder gänzlich oder sind nur sehr spärlich und dann auch meist unvollkommen ausgebildet: die Schliesszellen liegen knapp nebeneinander, es fehlt also die Spalte, desgleichen die Athemhöhle; solche rudimentäre Stomata sind begreiflicherweise functionslos.

An grünen Blättern finden sie sich gewöhnlich unterseits reichlicher als oberseits vor. Doch giebt es Ausnahmen von der Regel. So kommen an den schwimmenden Blättern (z. B. bei *Nymphaea alba*) die Spaltöffnungen nur an der Oberseite vor; an der mit Wasser in Berührung stehenden Unterseite wären sie ja ganz zwecklos; aber auch an den beiderseits mit Luft in Berührung stehenden Blättern von *Passerina hirsuta* findet sich die gleiche Vertheilungsart vor. Die Anordnung der Spaltöffnungen an der Blattepidermis hängt von dem anatomischen Bau des Mesophylls ab, weshalb diese Verhältnisse erst später bei Betrachtung der Anatomie des Blattes genauer in's Auge gefasst werden können. — Gewöhnlich kommen an den Blättern 100 bis 200 Spaltöffnungen pr. Quadrat-Millim. vor, an manchen Blättern steigt ihre Zahl bis 700; an Orobanchen kommt hingegen eine auf mehrere Quadrat-Millim.

Die Spaltöffnungen erscheinen entweder zerstreut oder in bestimmte Gruppen geordnet, entweder in Reihen (Stamm von *Equisetum*, Coniferennadeln) oder paarweise, sogenannte Zwillingsspaltöffnungen bildend (Blätter von *Carex* und *Begonia*, Keimblätter des Hanfes), oder endlich in bestimmt differenzirten Complexen, z. B. an den Blättern der *Saxifraga sarmentosa*, wo die Spaltöffnungen mit den sie umschliessenden kleinen Oberhautzellen Inseln im übrigen Hautgewebe bilden.

Die gewöhnlichen Spaltöffnungen haben die Fähigkeit, durch Ausdehnung und Zusammenziehung der Schliesszellen die Spalte zu verengern und zu erweitern. Im starken Lichte erweitern, im Finstern verengern oder schliessen sich die Spalten.

Mit Wasser in Berührung, tritt Verengung ein. Die schon genannten functionslosen Stomata reagiren weder auf Licht noch auf Benetzung. Es giebt aber noch eine Kategorie von Spaltöffnungen, die auf die genannten Einflüsse nicht reagiren, die sogenannten Wasserspaltöffnungen, welche im Ganzen wie die erstgenannten gebaut, gewöhnlich nur grösser als diese, nicht dem Gasaustausche, sondern der Ausscheidung von Flüssigkeiten dienen. Solche Stomata kommen an den Blättern von vielen Aroideen, von *Tropaeolum* etc. vor. Die bekannten Tropfenausscheidungen solcher Blätter erfolgen durch dieselben. Die gewöhnlichen Spaltöffnungen an manchen Organen (junge Grasblätter) fungiren zeitweilig als Wasserspaltöffnungen.

49. Haare und verwandte an der Epidermis auftretende Bildungen. Die Polymorphie der Epidermis spricht sich sehr häufig darin aus, dass neben den Oberhaut- und Schliesszellen noch Zellen oder Zellgruppen in ihr auftreten, welche sich über die Oberfläche der Haut mehr oder weniger erheben und als Haare bezeichnet werden.

Während in den Epithelien die Papille vorherrscht und das echte Haar seltener auftritt, findet sich in der Epidermis das Gegentheil.

Die dicotylen Pflanzen sind sehr häufig behaart, succulente und submerse Dicotylen, Equiseten und Coniferen aber stets kahl. Bei Monocotylen gehört eine augenfällige Haarbedeckung zu den Seltenheiten; indess kommt selbst an kahl erscheinenden Gräsern, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, fast regelmässig Haarbildung vor.

Schon die mit freiem Auge wahrnehmbaren Formen der Haarbedeckung lassen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Morphologie der Haare vermuthen. Der Formenreichthum ist aber weit grösser als man annehmen sollte. Es kann hier nur auf die charakteristischen Formen hingewiesen werden.

Einzellige Haare sind sehr häufig. Selbst sehr lange Haare, wie die Baumwollenfasern, welche eine Länge bis 60 Millimeter erreichen, gehören in diese Kategorie. Gewöhnlich sind solche Haare kegelförmig und erscheinen dann entweder als eine einfache Ausstülpung der Aussenwand einer Oberhautzelle, oder die Haarzelle gliedert sich durch eine in der Oberfläche der Epidermis gelegene Querwand ab. Viele Haare sind mehr- bis vielzellig, ohne im Hauptumriss eine andere als die conische

Form erkennen zu lassen. Meist nehmen aber die mehr- bis vielzelligen Haare besondere eigenthümliche Formen an. Sehr häufig kömmt es vor, dass der Grund oder das freie Ende mächtiger wird als der übrige Haarkörper; im ersteren Falle entstehen die Zwiebel-, im letzteren die besonders häufig vorkommenden Köpfchenhaare. Astförmige, sternförmige, büschelweise vereinigte Haare sind nicht selten und werden diesen Formen entsprechend benannt.

Eine besondere Form der Haare sind die Schuppen, welche aus einem auf der Oberhaut senkrechten Stiele und einer flächenförmigen, zu jener parallelen Gewebsplatte bestehen.

Die Haare gehen oft allmählig in Stacheln und Warzen über, welche im Allgemeinen den Haarbildungen unterzuordnen sind.

Auch die sonstige Beschaffenheit der Haare, abgesehen von der Form, giebt Veranlassung zur Unterscheidung mancher Haarformen. — Bilden sich in den Haaren eigenthümliche, gewöhnlich durch Geruch ausgezeichnete Flüssigkeiten oder halbflüssige harzige Massen aus, welche dann meist nach aussen abgeschieden werden, so spricht man solche Gebilde als Drüsenhaare an. Die Köpfchenhaare sehr vieler Pflanzen gehören in diese Kategorie, und es ist dann gewöhnlich das Köpfchen, welches die Drüse vorstellt. —

Sind die Haare steif und in diesem Falle wohl stets verholzt, so nennt man sie Borsten. Haben sie eine brüchige Spitze und entlassen sie bei Verletzung eine ätzende Flüssigkeit, so werden sie als Brennhaare bezeichnet. Hierher gehört beispielsweise das Haar der Nessel, welches bei Abbruch der Spitze Ameisensäure austreten lässt. (Vergl. unten bei Emergenzen.)

Die einzelligen Haare und die vielzelligen nach aussen abgrenzenden Zellen verhalten sich im Allgemeinen so wie Oberhautzellen, sind wie diese mit einer Cuticula überdeckt und führen neben Protoplasmae-resten anfänglich Zellsaft, später meist Luft; Chlorophyll, Stärke und Krystalle treten nur ausnahmsweise im Inhalte auf. Die inneren Zellen zusammengesetzter Haare sind in die Kategorie der Parenchymzellen zu stellen; Chlorophyllkörner finden sich in denselben nicht selten vor.

Die Haare entstehen stets in der Fläche der Oberhaut, wie die Spaltöffnungen; aber wie diese bei späterer Entwicklung oft eine erhöhte oder vertiefte Lage im Vergleiche zu den Epidermiszellen einnehmen, so auch die Haare, welche sehr

häufig mit einem Stück der Epidermis und dem darunterliegenden Parenchym sich erheben, seltener in kleine Grübchen der Oberhaut eingesenkt erscheinen. In diesen Fällen sind die den Grund des Haares umgebenden Epidermiszellen eigenartig gestaltet, bilden dann häufig ein scharf umschriebenes, ringförmiges Gewebestück, dessen Elemente man als Nebenzellen des Haares bezeichnet hat.

Die Haare und analoge Bildungen (Borsten, Schuppen, Stacheln, Warzen) gehen meist aus dem Dermatogen hervor; ja sehr viele dieser Anhangsgebilde der Epidermis lassen sich geradezu auf eine einzige Dermatogenzelle zurückführen. Neuere, sorgfältige Untersuchungen haben gelehrt, dass die Ansicht, als könnten alle Haarbildungen auf das Dermatogen zurückgeführt werden, nicht allgemein richtig ist, indem an dem Aufbau derselben manchmal auch das unterhalb des Dermatogens befindliche Meristem Antheil nimmt, so dass auch ein Stück des Grundgewebes in diese Bildung eintritt. Die Stacheln der Frucht von *Datura stramonium* und *Aesculus hippocastanum* bergen sogar Gefässbündel. Man unterscheidet nunmehr Haarbildungen, welche ganz aus dem Dermatogen hervorgehen, mithin echte Epidermoidalbildungen sind, von jenen, an deren Aufbau auch Grund-, und sogar Gefässbündelgewebe Antheil nehmen. Erstere nennt man Trichome, letztere Emergenzen. Die meisten Stacheln und Warzen gehören zu diesen, die meisten Haare, Borsten und Schuppen zu jenen. Doch giebt es hier mancherlei Ausnahmen; so sind die Stacheln der *Rubus*-Arten als Trichome, die Brennhare der Nessel und selbst die Schuppen einiger Pflanzen (*Hemitelia capensis*) hingegen als Emergenzen aufzufassen.

An Stengeln und Blättern entstehen die Haare gewöhnlich sehr frühe, lange bevor das Längenwachsthum dieser Organe beendet ist. In der Oberhaut der Blätter bilden sich die Haare meist früher als die Spaltöffnungen. An Stengeln werden die Haare manchmal früher, manchmal später als die Blätter angelegt.

Es ist bekannt, dass viele Blätter sehr frühzeitig ihren oft sehr dichten Haarüberzug verlieren. Die sich lostrennenden Haare sind dann gewöhnlich vertrocknet und collabirt. Aber auch sonstige Haargebilde lösen sich manchmal ab; so besteht der mehlig, leicht ablösbare Beschlag der grünen Organe von *Chenopodium* und *Atriplex* aus kurzgestielten, in eine blasenförmige

Zelle endenden Haargebilden. Häufig persistiren indess die Haare; ihre Zellen führen dann gewöhnlich nur Luft.

Die Haare der oberirdischen Organe fungiren an der Pflanze häufig noch, wenn sie schon abgestorben sind, schützen beispielsweise die Blätter und Stengel vor starker Verdunstung, den Wirkungen raschen Temperaturwechsels etc.

50. Die Epidermis ist häufig mit einem der Cuticula aufliegenden Ueberzuge bedeckt, welcher gewöhnlich als Wachsüberzug bezeichnet wird, da die Substanz desselben in manchen Eigenschaften (Schmelzpunkt, Löslichkeitsverhältnissen etc.) dem Bienenwachs sich nähert.

Meist treten diese Ueberzüge in Form eines zarten „Reifes“ auf, wie an Pflaumen, Kohlblättern; seltener in Krusten, wie an der Wachsbeere (Früchte von *Myrica*-Arten), am Stamme der Anden-Wachspalme (*Ceroxylon andicola*). Zwischen diesen Extremen bewegen sich die übrigen Fälle. Manchmal liegen die Wachsüberzüge nur an ganz bestimmten Stellen der Organe. So sind z. B. die beiden weissen Streifen an der Rückseite der Tannennadeln solche local ausgebildete Wachsüberzüge.

Die Wachsüberzüge finden sich in der Regel nur an den Oberhautzellen, fehlen den Schliess- und Nebenzellen der Spaltöffnungen gewöhnlich und sind an Trichomen und Emergenzen bis jetzt noch niemals beobachtet worden.

Morphologisch betrachtet, lassen sich mehrere Formen dieser Wachsüberzüge unterscheiden: 1. der Körnchen-, 2. der Stäbchenüberzug, 3. die Wachskruste, endlich 4. die „Glaser“. — Der Körnchenüberzug besteht aus kleinen Körnchen und constituirt den „Reif“, der jedoch bei reichlicherer Ablagerung ein Haufwerk von Körnchen und kleinen Stäbchen bildet. Der Stäbchenüberzug besteht aus parallel nebeneinander und senkrecht auf der Epidermis stehenden, manchmal gewundenen Stäbchen, und findet sich u. a. am Halme des Zuckerrohrs und an den Blättern der brasilianischen Wachspalme. Die „Glaser“ bildet eine völlig homogen erscheinende Lage über der Cuticula und überdeckt die Cuticula als continuirliche Haut (Blätter von *Sempervivum tectorum*) oder in eckigen Blättchen (Blätter von *Taxus*, Stämme von Opuntien).

Da die geformten Wachsüberzüge (alle mit Ausschluss der Glaser) sich doppeltbrechend erweisen, aus den Lösungen

herauskrystallisiren, ferner bei der trockenen Destillation die Akroleinreaction geben, so sind sie als krystallinische Fettefflorescenzen der Oberhaut anzusehen. Die Substanz dieser sogenannten Wachsüberzüge entsteht in der Zellwand und ist hier sehr häufig, selbst in jenen Fällen nachweisbar, in welchen kein Fettüberzug vorhanden ist.

Alle mit Wachsüberzug versehenen Organe sind durch Wasser unbenetzbar. Da alle cuticularisirten Epidermen, auch wenn sie solche Ueberzüge nicht besitzen (Aeste von *Sophora japonica*, Blätter von *Hoja carnososa*), die gleiche Eigenschaft besitzen, so wird angenommen, dass das sogenannte Wachs ein constanter Begleiter des Cutins (Suberin der Cuticula) sei.

Auch andere, sowohl amorphe, als krystallinische Efflorescenzen finden sich an manchen Oberhäuten vor. So sind die Beschläge auf den Gold- und Silberfarnen (Gymnogrammen) krystallinische Efflorescenzen einer und derselben gelben, seiden-glänzenden, noch nicht näher untersuchten, aber gewiss nicht zu den echten Fetten (Glyceriden) gehörigen Substanz.

51. Das Epiblem besteht aus Zellen, welche mit den Epidermiszellen vielfach übereinstimmen, aber gewöhnlich schwächer verdickt und weniger abgeplattet sind als diese. Durch Mangel an Spaltöffnungen und durch höchst charakteristische Haare — Wurzelhaare — unterscheidet sich das Epiblem von der Epidermis in weit schärferer Weise. Die Wurzelhaare sind stets einzellig und präsentiren sich als einfache, unabgegliederte Ausstülpungen der Epiblemzellen. Trotzdem erreichen sie beträchtliche Längen. Gewöhnlich sind sie völlig unverzweigt und führen, ihrer Function als Organe zur Aufnahme flüssiger Nahrung aus dem Boden entsprechend, durch lange Zeit Protoplasma und Zellsaft. Saftleer geworden, collabiren sie und gehen alsbald zu Grunde. Die Wurzelhaare sind gleichen Ursprungs wie die Epiblemzellen. Sie entstehen relativ später, nämlich gewöhnlich erst knapp vor Sistirung der Längsstreckung der Wurzeln, während die Epidermishaare lange vor Beendigung des Längenwachsthums der Blätter oder Stengel angelegt werden.

52. Die zusammengesetzte Oberhaut besteht aus mehreren übereinanderliegenden Zellschichten, die indess alle wie die einfache Oberhaut aus dem Dermatogen sich hervorbilden.

Während das Dermatogen in der Regel bei der Theilung einschichtig bleibt, indem die hierbei entstehenden Wände durchwegs senkrecht zur Oberfläche des Gewebes stehen, kömmt es ausnahmsweise vor, dass die im Dermatogen entstehenden Theilungswände theils senkrecht zur Oberfläche, theils parallel zu derselben gelegen sind. Es bildet sich auf diese Weise zunächst ein mehrschichtiges Dermatogen und aus diesem die zusammengesetzte Oberhaut. Mit dieser Form des Hautgewebes sind beispielsweise die Blätter vieler *Ficus*-Arten bedeckt. Nach Form und Inhalt unterscheiden sich die Zellen derselben nicht wesentlich von gewöhnlichen Oberhautzellen; die äusserste Schichte dieses Gewebes stimmt aber in jeder Beziehung mit der einfachen Oberhaut überein. Die Elemente der zusammengesetzten Oberhaut sind chlorophyllos, schliessen lückenlos aneinander und unterscheiden sich dadurch von dem darunterliegenden Grundgewebe. Die zusammengesetzte Oberhaut nimmt auch Spaltöffnungen zwischen sich auf.

53. Periderm. Krautige Pflanzentheile bleiben in der Regel zeitlebens mit der Oberhaut bedeckt. Die Stämme und Wurzeln der Holzgewächse zeigen ein anderes Verhalten. Das primäre Hautgewebe solcher Organe, die Oberhaut, hält mit den übrigen Geweben in der Entwicklung nur so lange gleichen Schritt, bis diese Organe ihr Längenwachsthum beendet haben. Die Oberhaut stirbt dann bald ab und wird durch ein secundäres Hautgewebe, das Periderm (Korkgewebe im weitesten Sinne des Wortes), ersetzt. Letzteres geht stets aus einem Folgeremistem, dem Phellogen, hervor. Auch nicht verholzende unterirdische Pflanzentheile (z. B. die Kartoffelknollen, Runkelrüben etc.) bilden Periderme.

Nur ausnahmsweise erhält sich das primäre Hautgewebe an Aesten und Stämmen durch mehrere oder gar viele Vegetationsperioden, und wächst dann in die Fläche, während die Organe an Dicke gewinnen. Es zeigt sich dieser Ausnahmefall häufig schon äusserlich an dem Grünbleiben der Stammoberfläche. Der Stamm von *Viscum album*, *Citrus Aurantium*, ganz besonders aber der von *Acer striatum*, welcher sich bis über das fünfzigste Jahr peridermfrei erhalten kann, bilden typische Ausnahmefälle.

Das Periderm wird an den Trieben der Holzgewächse gewöhnlich schon am Ende der ersten Vegetationsepoche ange-

legt, erscheint mithin schon am einjährigen Spross. Noch früher ersetzen Knollen (z. B. die Kartoffelknolle) und fleischige Wurzeln (z. B. die Runkelrübe) ihr Epiblem durch ein secundäres Hautgewebe.

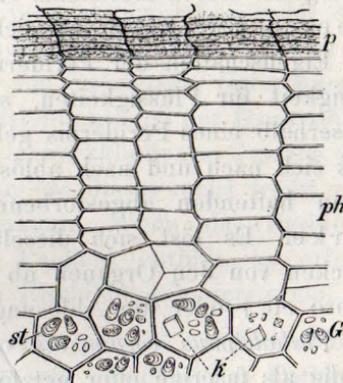
An Blättern entwickelt sich nur äusserst selten ein Periderm; z. B. an den Knospendecken der Rosskastanie und einiger anderer Bäume.

Gewöhnlich wird die Epidermis eines Organs in ihrer ganzen Ausdehnung durch Periderm ersetzt. Seltener ist die Korkbildung vorerst nur eine locale. So entsteht an den bekanntlich vierseitigen Stämmen von *Econymus europaeus* der Kork zuerst an den Kanten und springt in Form von Leisten vor, während die Seitenflächen des Zweiges noch grün und mit Epidermis bedeckt sind.

54. Das Periderm überzieht die Pflanzentheile meist in Form von Häuten oder Krusten. Die Kartoffelknolle, der Stamm und die Zweige der Birke sind mit Korkhäuten, Stamm und Zweige der Korkeiche und Korkulme mit Korkkrusten bedeckt.

Das Korkgewebe setzt sich entweder ausschliesslich oder doch vorwiegend aus den schon oben beschriebenen Peridermzellen zusammen, welche fast immer in streng radial geordneten Reihen stehen. Die Korkzellen eines bestimmten Periderms stimmen entweder in den morphologischen Verhältnissen mit einander überein, oder es werden verschiedene Peridermzellen gebildet, gewöhnlich Zellen zweierlei Art, z. B. bei der Birke, deren Stämme abwechselnd von dünn- und dickwandigen Peridermlagen bedeckt sind. Die bekannte Abblätterung der Birkenrinde vollzieht sich in zartwandigen Schichten, welche beim Dickerwerden des Stammes zerreißen, während die derbwandigen sich in zusammenhängenden Stücken loslösen.

Fig. 52.



Vergr. 300. Periderm der Kartoffel im Durchschnitte. p-Periderm, ph Phellogen, g parenchymatisches Grundgewebe mit Stärke st und Krystalloiden k.

Neben den Peridermzellen finden sich in vielen Korken noch Sklerenchymzellen, z. B. im gewöhnlichen Korce (der Korkeiche), wo diese Elemente hauptsächlich in der Nähe der später zu betrachtenden Lenticellen auftreten. In ganzen Nestern vorkommend, fallen sie aus dem Gewebe häufig heraus, was den schlechten Sorten des Bouteillenkorkes den eigenthümlichen porösen Charakter verleiht.

Das Phellogen entsteht nur in seltenen Fällen in der Epidermis (Stamm vom *Nerium Oleander*); viel häufiger bildet es sich in dem unmittelbar an die Oberhaut anstossenden Grundgewebe (Parenchym oder Collenchym) oder in Zellen, welche in der Nähe der Epidermis gelegen sind. In allen diesen Fällen entstehen sogenannte Oberflächen-Periderme. Es scheint hier, als bilde es sich in der Peripherie des Organs, was indess nicht ganz richtig ist, da die Korkschichte hier entweder von der Oberhaut oder von dieser und einer dünnen Lage von Grundgewebszellen überdeckt ist.

In nicht wenigen Fällen geht das Phellogen aus Zellschichten hervor, die mehr oder weniger tief unterhalb der absterbenden Oberhaut gelegen sind. Das durch die zellbildende Thätigkeit dieses Meristems entstehende Dauergewebe wird als inneres Periderm bezeichnet. Vergegenwärtigt man sich die Eigenschaften der Peridermzellen, namentlich ihre Undurchlässigkeit für Flüssigkeiten, so wird es ganz klar, dass alle ausserhalb eines Periderms gelegenen Gewebe absterben müssen. Das sich nach und nach ablösende innere Periderm sammt den daran haftenden abgestorbenen Geweben bezeichnet man als Borke. Es löst sich dieselbe entweder in schuppenförmigen Stücken von den Organen ab (Schuppenborke der Platane, Föhre etc.) oder die Ablösung erfolgt rundum (Ringelborke bei *Philadelphus coronarius* etc.). Die Ringelborke löst sich häufig als faserige oder netzförmige Masse vom Stamme ab und wird dann als Faserborke (*Clematis*, Weinrebe) oder Netzborke (*Broussonetia papyrifera*) bezeichnet.

Während manche Bäume nach dem Absterben der Epidermis zeitlebens nur ein gewöhnliches Periderm (Oberflächenperiderm) erzeugen, welches von aussen abstirbt und von innen her regenerirt wird, z. B. die Rothbuche, bildet die weitaus grössere Mehrzahl der Holzgewächse anfänglich ein gewöhnliches Periderm und erst in späteren Lebensperioden Borke, z. B. Eichen

und Föhren, deren Stämme vom zweiten Jahre an anfänglich mit einer Korkhaut und erst viel später mit Borke bedeckt sind.

Das Phellogen tritt in den betreffenden Dauergeweben gewöhnlich in sehr dünner, häufig einzelliger Lage auf. Durch tangentielle Theilungen erfolgt Vermehrung der Zellen und ein regelmässig fortschreitender Umsatz des Meristems in Dauergewebe. Im gewöhnlichen Falle bilden die Phellogenzellen nach aussen hin Peridermelemente. Die ältesten Korkzellen liegen dann zu äusserst, die jüngsten nach innen zu, am Phellogen. Die gewöhnliche Peridermbildung geht also in centripetaler Richtung vor sich (Periderm der Kartoffel). Seltener ist die Folge der sich bildenden Dauerzellen eine centrifugale oder eine reciproke; im ersteren Falle theilt sich jede Meristemzelle so, dass die innere zur Dauerzelle wird, die äussere Meristemzelle bleibt als solche erhalten; im letzteren werden abwechselnd nach aussen und innen zu Dauerzellen aus dem Phellogen gebildet.

55. Die aus dem Phellogen hervorgehenden Dauergewebe sind nicht immer ausschliesslich Periderme. Bei manchen Holzgewächsen entsteht durch die Thätigkeit des Phellogens nach aussen Periderm, nach innen ein parenchymatisches (oder collenchymatisches), chlorophyllführendes Parenchym, das Phellderm (so z. B. an den Stämmen von *Salisburya*, *Salix purpurea* etc.). Bei der centripetalen Entstehungsfolge der Dauerzellen scheidet das Phellogen auch oft ein korkähnliches Gewebe mit suberinfreien Membranen ab. Man hat dieses meist leicht zerreissliche Gewebe Phelloïd genannt. Wenn das Periderm ausser echten Korksichten noch Phelloïd enthält, so erfolgt die Ablösung der Schichten durch Rissbildung in letzterem.

Schreitet die Korkbildung strenge parallel zur Stammoberfläche vor, so bildet sich entweder ein gewöhnliches Periderm oder Ringelborke; entsteht aber das Periderm in verschiedener Tiefe des Rindengewebes, so werden ganze Borkeschuppen von der Peripherie des Stammes aus abgeschnitten; es entsteht die schon oben genannte Schuppenborke. Hier, wie bei der Borkebildung überhaupt, kann das Phellogen bis in den Basttheil des Gefässbündels vordringen und Bastfaserbündel zum Absterben bringen, welche dann in der Borke zu finden sind (Borke der Eiche, des Weinstocks etc.).

56. Wie die Epidermis gewöhnlich von Spaltöffnungen durchsetzt ist, welche eine Communication der inneren Gasräume der Pflanzenorgane mit der Atmosphäre herzustellen haben, so kommen im Periderm zu gleichem Zwecke Bildungen vor, die man seit längerer Zeit als Lenticellen kennt.

Die Lenticellen haben gewöhnlich eine linsenförmige Gestalt und erscheinen an ihrer Aussenseite häufig von einem klaffenden Spalt der Länge nach durchsetzt. Sie erheben sich häufiger über die Oberfläche des Periderms, seltener sind sie in demselben eingesenkt oder liegen in der gleichen Fläche. Manche sind, mit freiem Auge gesehen, punktförmig klein (an den Aesten der Platane), meist sind sie bedeutend grösser, manche mehr als centimeterlang (so an älteren Aesten und Stämmen der Birke und des Hollunders) und dann sehr augenfällig. Sie sitzen quer (Birke) oder der Länge (Hollunder) nach am Stamme.

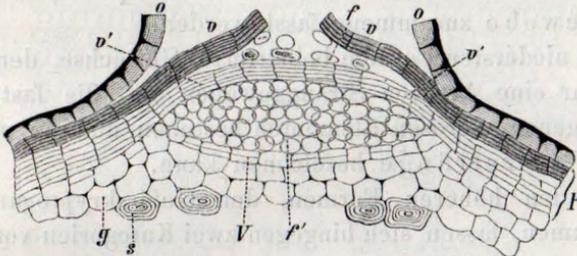
An peridermbildenden Gewächsen finden sie sich fast regelmässig vor, sowohl an den Stämmen als an den Wurzeln. Seltener kommen sie an Blättern vor, z. B. an den Blattstielen der Rosskastanie. Auch an Früchten sind sie zu beobachten. — An nicht verticalen Aesten kommen sie an der Unterseite reichlicher als an der Oberseite vor.

Die Lenticellen entstehen in der Regel früher als das Periderm. Man findet sie an manchen ganz jungen, noch im Wachstum begriffenen Stengeln, welche noch mit der Epidermis bedeckt sind (sehr deutlich an etiolirten Kartoffeltrieben).

Die Lenticelle besteht anfänglich aus einem runden, flachen oder gewölbten Meristemstücke (Verjüngungsschichte), von welchem aus sich das gewöhnliche Phellogen entwickelt und alsbald Periderm bildet, so dass die Verjüngungsschichte gewissermassen in das Periderm eingesetzt erscheint. Durch die Thätigkeit dieses Meristems entsteht nach aussen ein rundzelliges, von Intercellularen durchsetztes Parenchym (Füllgewebe), nach innen zu oft ein manchmal stark entwickeltes Phelloderm. Ersteres zerfällt gewöhnlich in seine Elemente (Füllzellen), deren Membranen in hohem Masse quellbar sind; in Folge dessen scheint aus einer mit Wasser benetzten Lenticelle häufig eine Gallerte hervorzuströmen. Gegen den Herbst zu bildet die Verjüngungsschichte ein dünnes Periderm (die Verschlusschichte),

welche die Lenticelle den Winter über verschlossen hält. Wächst die Lenticelle weiter (Birke, Hollunder), so entsteht in der nächsten Vegetationsperiode ein Füllgewebe, welches die Verschlusschichte durchbricht, und nun wiederholen sich die Vorgänge des Vorjahres, oft mit solcher Regelmässigkeit, dass man aus der Zahl der geborstenen Verschlusschichten noch das Alter der Lenticelle bestimmen kann.

Fig. 53.



Vergr. 200. Durchschnitt durch eine Lenticelle von *Gleditsia* (Stamm). *o* Oberhaut, *P* Periderm sammt Phellogen, *G* Grundgewebe mit Sklerenchymzellen des Stammes. *v v'* Verschlusschichten, *f f'* Füllzellen, *V* Verjüngungsschichte. Die Verschlusschichte *v* ist bereits geborsten und die Füllzellen *f* schon aus dem Verbande getreten.

Während der Vegetationsruhe ist die Lenticelle für Luft nahezu undurchgängig, während der Vegetationszeit kann hingegen Luft leicht aus- und einströmen, was voraussetzt, dass nicht nur die Dauergewebe der Lenticelle, sondern auch das Meristem — ein merkwürdiger Ausnahmefall — von Luftgängen durchsetzt sind.

Die Lenticellen werden gewöhnlich unter einzelnen grösseren oder einer Gruppe kleinerer Spaltöffnungen angelegt; nur selten entsteht an einer mit Epidermis oder sogar Periderm bedeckten Stelle ein Lenticellen-Meristem.

57. Periderme entstehen als pathologische Bildungen überall dort, wo wachstumsfähige krautige oder überhaupt saftige, parenchymreiche Pflanzentheile verletzt werden, z. B. an Stengeln, Blattstielen, Früchten, Knollen etc. Die verletzten Zellen sterben ab, aber die unmittelbar folgenden Elemente bilden durch Theilungswände, welche etwa der Wundfläche parallel laufen, ein Folgermeristem, das einem Phellogen gleichwerthig ist, indem dasselbe Peridermzellen bildet. Die Peridermbildung schreitet so lange fort, bis die Wunde verschlossen ist. Sowohl

aus Parenchym- als aus Collenchymzellen, ja selbst aus zartwandigen protoplasmführenden Elementen des Phloëms (s. unten p. 93) kann „Wundkork“ hervorgehen.

IV. Die Stranggewebe.

58. Die Organe der beblätterten Pflanzen beherbergen strangförmige, im Grundgewebe eingebettete, aus Zellen und meist auch aus Gefäßen bestehende Complexe, welche als Stranggewebe zusammengefasst werden.

Den niedersten Formen beblätterter Gewächse, den Moosen, kömmt nur eine Art von Stranggeweben zu, die fast gänzlich aus homogenen, fibrosen Elementen bestehen und die man kurzweg als Faserstränge bezeichnen kann.

Bei den höheren Formen, den Gefässkryptogamen und Phanerogamen, lassen sich hingegen zwei Kategorien von Stranggeweben unterscheiden: einfache und zusammengesetzte. Die ersteren bestehen aus gleichwerthigen und nur selten aus ungleichwerthigen Zellen, welche aber stets zu homogen erscheinenden Strängen vereinigt sind. Ein zusammengesetztes Stranggewebe besteht hingegen aus ungleichartigen Elementen, die zu einem aus unterscheidbaren Bündeln bestehenden gemeinschaftlichen Stränge verbunden sind.

59. Zu den einfachen Stranggeweben gehören die Collenchym-, Bast- und Siebröhrenstränge.

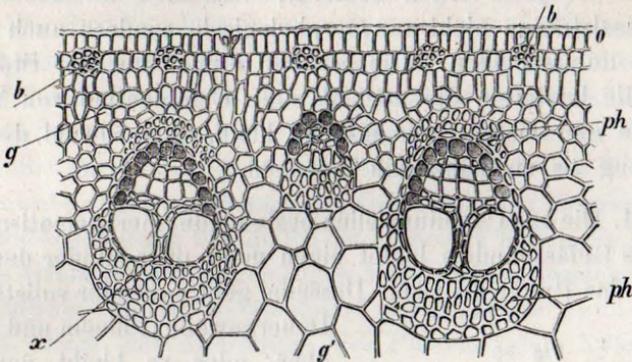
Die Collenchymstränge treten gewöhnlich in Form von Rippen auf, welche knapp unter der Oberhaut, seltener tiefer im Grundgewebe liegen und dann entweder einen geschlossenen Hohlzylinder (Stengel einiger *Althaea*-Arten) oder isolirte, solide Stränge bilden (Stengel von *Levisticum officinale*). Alle diese Stränge bestehen aus mehr oder minder langgestreckten Collenchymzellen. Werden diese Zellen kürzer, so nehmen sie nach Form und gewöhnlich auch nach Inhalt einen parenchymatischen Charakter an. Aus solchen Elementen zusammengesetzte Gewebe gleichen nur mehr wenig eigentlichen Strängen und verlieren sich im Grundgewebe. Die subepidermalen Rippen der Stengel von *Chenopodium*, *Atriplex* und *Rumex* sind schöne Beispiele von Collenchymsträngen.

Die Baststränge bestehen blos aus Bastzellen und treten in Form von meist subepidermalen Rippen an Blättern und

Stämmen vieler, namentlich monokotyler Pflanzen auf, woselbst ihnen gleich den Collenchymsträngen eine wichtige, erst später zu erörternde mechanische Rolle zufällt.

Eigene Siebröhrenstränge sind erst in neuerer Zeit, aber mit Sicherheit z. B. im Marke einiger Melastomaceen aufgefunden worden. Neben Siebröhren führen sie noch parenchymatische Zellen.

Fig. 54.



Vergr. 300. Querschnitt durch den Stamm von *Cyperus papyrus*. o Oberhaut, b isolirte Baststränge, x Xylem, ph Phloëm der Gefässbündel, gg' Grundgewebe.

60. Häufiger als einfache treten zusammengesetzte Stranggewebe auf. Es sind dies die Gefässbündel im weitesten Sinne, die an den Organen häufig schon äusserlich erkennbar sind und den Nerven oder Adern der beschreibenden Botanik entsprechen.

Stets besteht das Gefässbündel aus zwei scharf geschiedenen Theilen, dem Phloëm und Xylem. Ersteres ist charakterisirt durch Siebröhren und parenchymatische Zellen, die alle zu einem Bündel — Siebröhrenstrang oder Weichbast genannt — vereinigt sind. An dasselbe lehnt häufig noch ein Bastfaserstrang, weshalb das Phloëm auch als Basttheil des Gefässbündels bezeichnet wird. Das Xylem ist durch Gefässe (Holzgefässe) charakterisirt, die in manchen Fällen durch Tracheiden substituirt werden. Da die Xyleme die überwiegende Hauptmasse des Holzes der Bäume bilden, so nennt man sie auch Holztheile der Gefässbündel.

Es müssen zwei Arten von Gefässbündeln unterschieden werden: die Mestomstränge und die Fibrovasalstränge. Das Phloëm der ersteren ist blos aus Weichbast ausgebildet,

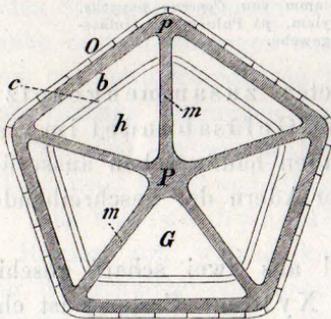
das der letzteren besteht hingegen aus Bastbündeln und Weichbast. Im Xylem sind beide nicht verschieden.

Im Stamme der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen herrschen Fibrovasalstränge vor, selten (z. B. im Stamme der Cucurbitaceen) kommen Mestomstränge vor. Umgekehrt verhalten sich die Wurzeln. Die Gefäßbündel der Blätter sind fast durchgängig Fibrovasalstränge.

Es sei jetzt schon bemerkt, dass sich die Mestom- und Fibrovasalstränge nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch unterscheiden. Die ersteren dienen nur der Stoffbewegung, die letzteren, die man als eine Combination von Mestomsträngen und Bastbündeln ansehen kann, aber sowohl der Stoffbewegung als mechanischen Zwecken.

61. Die aus Cambiumzellen bestehende (meristematische) Anlage des Gefäßbündels bildet einen mehr oder minder deutlichen Strang, das Procambium. Dasselbe geht entweder vollständig in

Fig. 55.



Querschnitt durch einen jungen Dicotylenstamm. Schematisch. *O* Oberhaut, *p* primäre Rinde, *m* primäre Markstrahlen, *bch* eines der fünf Gefäßbündel (*b* Phloëm, *c* Cambium, *h* Xylem), *P* Mark.

Dauergewebe (Phloëm und Xylem) über, oder es bleibt noch eine Schichte von Cambiumzellen als Cambium zwischen dem Holz- und Basttheile des Gefäßbündels übrig, aus welchem in den aufeinanderfolgenden Vegetationsepochen stets neue Dauergewebe hervorgehen. Die erste Art von Gefäßbündeln findet sich in den Organen der Gefäßkryptogamen und Monocotylen, ferner in den Blättern der Gewächse vor und wird als geschlossenes Gefäßbündel bezeichnet. Die zweite, auf Stamm und Wurzel der Dicotylen

und Gymnospermen beschränkte Art des Gefäßbündels hat man ungeschlossenes oder offenes Gefäßbündel genannt. Im offenen Gefäßbündel sind mithin drei Schichten: Phloëm, Cambium und Xylem zu unterscheiden (s. Fig. 55).

62. Das Phloëm des Gefäßbündels besteht, je nachdem es einem Mestom- oder einem Fibrovasalstrange angehört, entweder bloß aus Siebröhren und zarten, parenchymatischen, etwas

in die Länge gestreckten Elementen, dem Phloëmparenchym (Bastparenchym) oder es enthält ausserdem noch Bastzellen.

Neben dem Phloëmparenchym oder statt desselben tritt nicht selten ein zartes, dem Cambium ähnliches Dauergewebe auf, das Cambiform.

Das Xylem führt in der Regel Gefässe und Tracheiden, häufig auch Librifasern, ferner parenchymatische, den Holzfasern parallel angeordnete Zellen (Holzparenchymzellen). Das Xylem des Nadelholzstammes ist, wenn vom ersten Jahrringe abgesehen wird, frei von Gefässen. Auch der Gegenfall, dass die Tracheiden fehlen, findet sich nicht selten realisiert. Im Gefässbündel treten auch Markstrahlen auf, die sich im Wesentlichen nur durch die Art ihres Vorkommens von den dem Grundgewebe zugehörigen analogen Gewebspartien unterscheiden. Form und Orientirung der Zellen ist in beiden Fällen die gleiche. Die dem Grundgewebe angehörigen Markstrahlen bezeichnet man als primäre, die im Gefässbündel liegenden als secundäre.

63. Nach der Anordnung des Phloëms und Xylems im Gefässbündel lassen sich drei Typen unterscheiden: das collaterale, das concentrische und das radiale Gefässbündel.

Im collateralen Gefässbündel liegen Phloëm und Xylem tangential hintereinander, also im Stamme ein Theil gegen die Rinde, der andere gegen das Mark, im Blatte ein Theil gegen die Oberseite, der andere gegen die Unterseite gekehrt. Stets wendet sich im Stamme das Phloëm eines collateralen Bündels rinden-, das Xylem markwärts (s. Fig. 55), und in der Regel liegt im Blatte das Xylem oben, das Phloëm unten.

Die collateralen Gefässbündel sind entweder offen oder geschlossen. Der Stamm der Dicotylen beherbergt fast immer, der der Gymnospermen ausnahmslos ein collaterales, offenes Gefässbündel. Hier liegt (wie schon bemerkt) zwischen Phloëm und Xylem eine zu diesen beiden parallele Cambiumplatte, welche alljährlich nach aussen Phloëm, nach innen Xylem bildet.

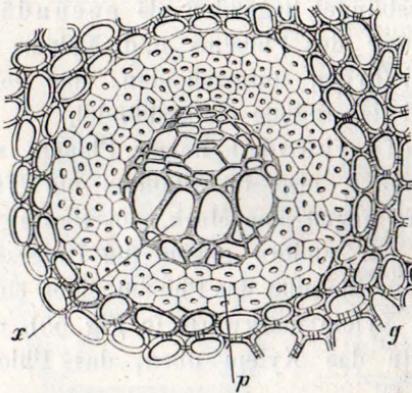
Geschlossen ist das collaterale Gefässbündel der Dicotylen- und Gymnospermenblätter und das des Equisetenstammes.

Das collaterale Gefässbündel bildet die ersten Dauerelemente in den peripheren Theilen. Das erste, was sich aus dem Procambium hervorildet, sind die Gefässe; diese entstehen im Stamme an der Markseite, im Blatte an der gegen die obere

Oberhaut am meisten vorgeschobenen Partie der Gefässbündelanlage. Der Umsatz der Meristemzellen in Dauerelemente erfolgt im Phloëm in centripetaler, im Xylem in centrifugaler Richtung.

Nur selten führen die collateralen Gefässbündel zwei Cambien, ein äusseres, welches, dem gewöhnlichen Cambium entsprechend, nach aussen Phloëm und nach innen Xylem entwickelt, ferner ein inneres, das sich an das Xylem anlehnt und gegen das Mark zu ein zweites Phloëm erzeugt. Solche bicollaterale Gefässbündel kommen im Stamme von *Cucurbita*, *Nerium*, *Nicotiana* u. m. a. Pflanzen vor. Das innere Phloëm dieser Bündel ist gewöhnlich als Weichbast ausgebildet, seltener, wie z. B. bei *Viscum album*, enthält es auch Bastfasern, die sich unmittelbar an das Mark anlehnen.

Fig. 56.



Vergr. 300. Querschnitt durch das concentrische Gefässbündel des Stammes von *Dracaena*. x Xylem, p Phloëm, g parenchymatisches Grundgewebe.

Das concentrische Gefässbündel besteht in typischer Ausbildung entweder aus einem Xylemstrang, der von einer Phloëmröhre umgeben ist, oder aus einem Phloëmstrang, der ringsum vom Xylem begrenzt wird. Im Stamme der Monocotylen finden sich beide Fälle, besonders häufig aber der erstere vor; hier treten indess auch so wie im Stamme mancher Dicotylen Uebergangsformen vom concentrischen zum

collateralen Bündel auf. Im Stamme der Gefässkryptogamen herrscht das concentrische Bündel mit centralem Xylem vor. Die Dauerelemente des concentrischen Gefässbündels gehen in der Regel in centripetaler Folge aus dem Cambium hervor.

Die radialen Gefässbündel sind durch die radiale Anordnung sowohl ihrer Xyleme als Phloëme ausgezeichnet. Rechts und links vom Xylem eines Gefässbündels liegen die zugehörigen, in der Regel als Weichbast ausgebildeten Phloëme. Die Gefässbündel vieler Wurzeln, namentlich monocot-

tyler Gewächse, gehören in diese Kategorie. Uebergänge vom radiären zum concentrischen Bündel kommen nicht selten vor. Die am auffälligsten von allen Bestandtheilen eines radiären Gefässbündels ausgebildeten Gefässe entstehen in centripetaler Folge. —

Die drei genannten Typen von Gefässbündeln lassen sich unschwer auf das concentrische zurückführen. Denkt man sich, dass an einem im Stamme gelegenen concentrischen Bündel das Phloëm an der Rinden- und Markseite verschwindet, so geht ersteres in ein radiäres über; denkt man sich hingegen, dass die an den Flanken des Xylems gelegenen Phloëmtheile verschwinden, so geht es in ein bicollaterales über. Geht an diesem auch der markständige Theil verloren, so entsteht das collaterale Gefässbündel. Thatsächlich findet man auch alle Uebergänge vom concentrischen zum radiären und zum collateralen in der Pflanzenwelt realisirt.

64. Es ist auffällig, dass die Bastfaserbündel häufig fehlen und das gewöhnliche Gefässbündel zum Mestomstrange wird. Ebenso auffällig ist es, dass die Bastfaserbündel zu den anderen Theilen der Gefässbündel eine höchst verschiedene Lage einnehmen. Zu dieser grossen Mannigfaltigkeit in der Lage der Bastfaserstränge zum Gefässbündel kömmt noch die schon erwähnte Thatsache, dass auch ganz isolirte Bastfaserstränge im Stamme und im Blatte der Gewächse auftreten.

Man wusste früher die höchst wechselvolle Anordnung isolirter und mit dem Gefässbündel verbundener Baststränge nicht zu deuten. In neuerer Zeit ist aber von Schwendener gezeigt worden, dass die Bastbündel als Constructionsbestandtheile der Pflanzenorgane aufzufassen sind, welche eben nur dort vorkommen, wo die Baumechanik des Pflanzentheils ihre Gegenwart erfordert, und dort fehlen, wo sie überflüssig sind. So bildet in vielen Stämmen das Phloëm nur so lange Bastfaserbündel, als das Organ biegungsfest zu sein braucht, also bloß in den Jugendstadien, so lange es dünn ist und, durch den Wind hin und her geworfen, auf Biegung in Anspruch genommen wird. In späteren Jahren, wenn der Stamm durch Holzbildung an Dicke gewonnen, nimmt die Bildung von Bastfasern ab. So bei der Ulme und Rosskastanie. Bei *Rhus Cotinus*, *Cornu sanguinea* hört aber der Bast noch früher auf, Bastzellen zu bilden.

65. Die Stämme der Pflanzen besitzen entweder ihre eigenen Gefässbündel (stammeigene Gefässbündel), oder es treten hier Gefässbündel auf, welche dem Stamme und dem Blatte gemeinschaftlich angehören (Blattspurstränge).

Im Stamme der Monocotylen sind beide Arten, in dem der Dicotylen und Gymnospermen in der Regel blos Blattspurstränge vorhanden.

Der im Blatte befindliche Theil des Gefässbündels eines Blattspurstranges ist analog diesem gebaut, die Bast- und Holztheile des einen schliessen direct an die des andern an, so dass im Blatte das Phloëm gegen die Unterseite, das Xylem gegen die Oberseite des Blattes gewendet ist. Nichtsdestoweniger ist bei den Dicotylen im Blatte ein geschlossenes, im Stamme ein offenes Gefässbündel vorhanden; genauer gesagt: der Blatttheil des Gefässbündels ist geschlossen, der Stammtheil offen.

66. An jedem Gefässbündel hat man Stamm und Enden zu unterscheiden. Bis jetzt haben wir nur die Stämme des Gefässbündels bezüglich ihres Baues betrachtet. Die Enden sind in der Regel anders gebaut. Wir finden sie in den Blättern als letzte Endigungen der sogenannten Adern (Blattgefässbündel), in den feinsten Auszweigungen der Wurzeln und nur sehr selten in Stämmen, wo sie in der Rinde oder im Marke in Form feiner Stränge verlaufen.

Im Blatte endigen die Gefässbündel mit Gefässen oder mit Tracheiden, die entweder unmittelbar das Grundgewebe berühren, manchmal auch von bastartigen Zellen oder zarten Cambiformelementen umkleidet sind. Häufig verbreitert sich das Ende des Gefässbündels in eine keulenförmige Gruppe von Gefässen.

In den Wurzeln endigt das Gefässbündel mit einem zarten Strang von Cambiumzellen.

V. Secretbehälter.

67. Viele Pflanzentheile sondern im Laufe ihres Lebens flüssige oder feste Stoffe aus, welche im Stoffwechsel keine Verwendung mehr finden, immerhin aber dem Organismus von Nutzen sein können. Solche Stoffe, z. B. ätherische Oele, Harze, Gummi etc. werden Secrete, die dieselben ausscheidenden Organe Secretionsorgane genannt.

Diese Organe bieten in morphologischer Beziehung eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit dar. Bald sind sie Oberhäute, wie die mit Wachsüberzügen bedeckten Epidermen, bald bestimmt abgegrenzte Stücke der Oberhaut, oder Haare, Emergenzen, eigenthümlich umgestaltete Spaltöffnungen, oder Lappen eines Blattes u. s. w. Die Ausbildungsweise ist eine so verschiedene, dass es unmöglich erscheint, all' diese Gebilde einfach und doch auch naturgemäss zu gruppiren.

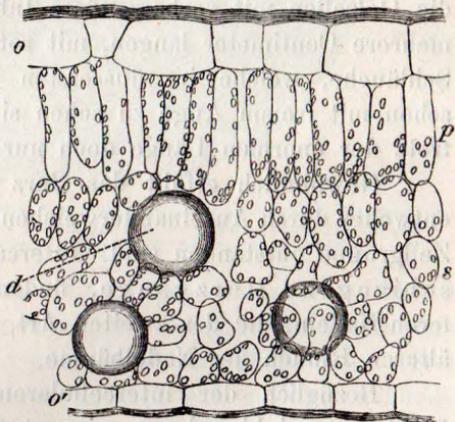
Hingegen lassen sich die Secretbehälter leicht auf bestimmte anatomische Typen zurückführen. Man versteht darunter alle jene scharf abgegrenzten Theile der Gewebe, welche mit Secreten ganz oder zum grössten Theile erfüllt sind. Anatomisch betrachtet, sind dieselben meist Zellen oder Zellgruppen oder scharf umschriebene Gewebstücke, oder auch Zellfusionen, ja selbst intercellulare Bildungen. Man hat viele dieser Secretbehälter — wohl alle mit Ausschluss der milchsaftführenden — auch als Drüsen bezeichnet.

Sie finden sich am häufigsten im Grundgewebe und nur selten in den Stranggeweben. In den Hautgeweben treten sie oft, und zwar in Form von Drüsenhaaren auf (S. 82).

Als die wichtigsten hierhergehörigen Typen sind anzusehen die Oel-, Schleim-, Gummi-, Harz-, Gerbstoff-, Krystall- und Milchsaftbehälter.

68. Die Oelbehälter (Oeldrüsen) enthalten vorwiegend ätherische, im unveränderten oder auch halbverharzten Zustande befindliche Oele und sind entweder als Drüsenhaare ausgebildet oder treten in Form einzelner Zellen (im Blatte des Kampferbaumes, Fig. 57) oder kleiner Zellgruppen auf, welche entweder erhalten bleiben oder nach Auflösung der Wände einen von ätherischem Oel erfüllten Interzellularräum bilden (Oelgänge der Orangenschale).

Fig. 57.



Vergr. 300. Durchschnitt durch das Blatt von *Camphora officinarum*. *o o'* Oberhaut, *p* Pallisadenparenchym, *s* Schwammparenchym, darin drei einzellige, das ätherische Kampferöl enthaltende Drüsen *d*. (Nach Unger.)

69. Die Schleim- und Gummibehälter sind einzellige Gebilde oder Zellgruppen, die sich wie die analogen Oelbehälter verhalten. Manche dieser Behälter, z. B. die Schleimzellen des echten Zimmtes (*Cinnamomum zeylanicum*), geben durch den Schichtenbau der eingeschlossenen Schleimmasse das Entstehen der letzteren aus der Zellmembran zu erkennen. Der in den grossen, von stärkeführenden Parenchymzellen umgebenen Schleimzellen der Orchisknollen befindliche Schleim geht hingegen aus dem Zellinhalte hervor. In der Rinde der Linden verschmelzen mehrere schleimführende Zellen zu einem mit Schleim erfüllten Interzellularraum. Ein sehr häufiger Begleiter des in besonderen Behältern auftretenden Schleims ist krystallisirter oxalsaurer Kalk. — Letzterer erfüllt in manchen schleimführenden Geweben einzelne, zumeist selbst schleimreiche Zellen, welche man Krystallschläuche genannt hat.

70. Eine sehr grosse Verbreitung weisen die in sehr mannigfaltiger Weise ausgebildeten Harzbehälter auf. Einzelne harzerfüllte Zellen kommen nur selten vor, man müsste denn die Oelzellen mit verharzendem Inhalte hierherzählen. Die oft mehrere Centimeter langen, mit rother harziger Masse erfüllten Schläuche, welche im äussersten Theile des Hollundermarkes schon mit freiem Auge zu sehen sind, gehören hierher, da sie trotz der enormen Länge doch nur einzelne Zellen sind.

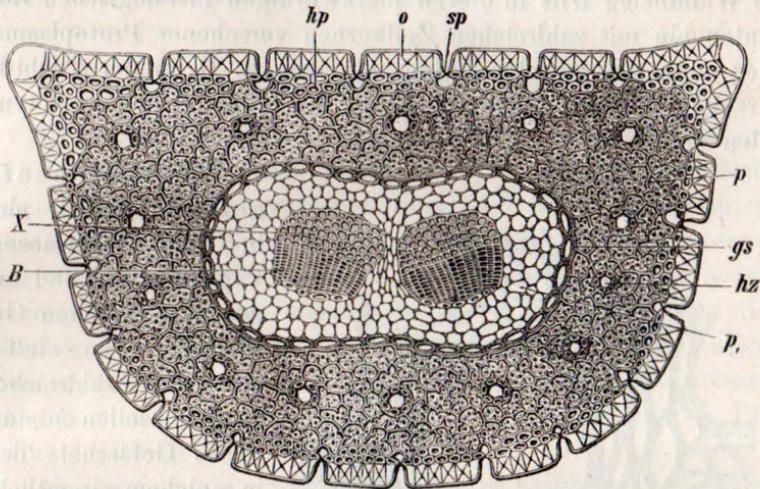
Gewöhnlich erfüllt das Harz Lücken im Gewebe, welche entweder durch Auseinanderweichen oder durch Auflösung einer Zellgruppe entstanden sind. Interzellularräume der ersteren Art, schizogene Harzgänge, finden sich in den meisten Coniferen-Nadeln, die der zweiten Art, lysigene Harzgänge, in älteren Rinden der Nadelbäume.

Bezüglich der interzellularen Harz- und Secretbehälter überhaupt sei hier daran erinnert (S. 72), dass dieselben entweder aus Meristem- oder aus Dauerzellen entstehen, und dementsprechend als protogene oder als hystero gene (secretführende) Interzellularräume bezeichnet werden. In der Rinde von *Pinus sylvestris*, *Abies pectinata* und anderen Nadelhölzern entstehen anfänglich protogene Harzlücken, die später, zur Zeit der Borkebildung, durch hystero gene ersetzt werden. Es sind dies die früher erwähnten lysigenen Harzgänge älterer Coniferenrinden. Dieselben zeigen auch die Besonderheit, mit dem fortschreitenden Alter des Baumes bis zu einer bestimmten Grenze

an Grösse zuzunehmen, so dass sie häufig schon für das freie Auge erkennbar werden.

Als Inhalt mancher Harzbehälter, z. B. der Schläuche im Marke des Hollunders, kömmt auch Gerbstoff vor. Im Weichbast mancher Papilionaceen, z. B. der *Robinia Pseudoacacia*, treten langgestreckte Zellen auf, deren hauptsächlicher Inhalt Gerbstoff ist. Auch diese Gerbstoffzellen (Gerbstoffschläuche) rechnet man zu den Secretbehältern.

Fig. 58.



Vergr. 150. Querschnitt durch das Blatt von *Pinus silvestris*. *o* Oberhaut mit Spaltöffnungen *sp*, *hp* Hypoderm, *p* grünes Parenchym mit Harzgängen *hz*, *gs* Gefässbündelscheide, *p'* farbloses Parenchym, *X* Xylem, *B* Phloem der Gefässbündel.

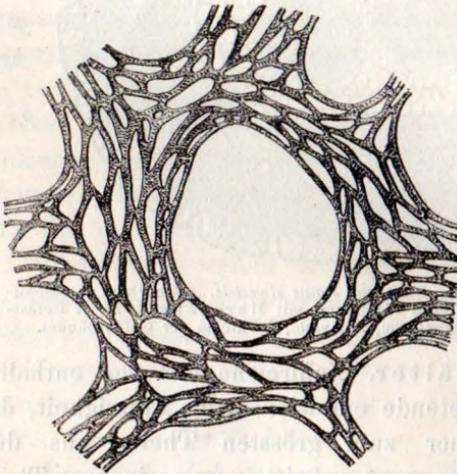
71. Milchsaftbehälter. Zahlreiche Pflanzen enthalten eine bei Verletzung austretende emulsionsartige Flüssigkeit, den Milchsaft (S. 67), welcher zum grössten Theile aus dem Inhalte jener Zellen, in denen er auftritt, zum geringeren Theile aus der Substanz der inneren Zellwandschichten hervorgeht. Nur in seltenen Fällen, wenn er nämlich Interzellulargänge erfüllt, entsteht er in Parenchymzellen und wird aus diesen in den Milchgang secernirt (Milchsaftgänge im Blatte von *Alisma Plantago*).

Die Milchsaftbehälter sind entweder Zellen (Milchzellen) oder entschiedene Fusionen (Milchsaftgefässe) oder schizogene Interzellularen (Milchgänge).

Manche milchenden Pflanzen, z. B. die Euphorbien, führen den Saft in Milchzellen, welche vorwiegend im Rindenparenchym

knapp am Phloëm und der Hauptsache nach diesem parallel verlaufen, aber nach verschiedenen Richtungen Auszweigungen treiben. Diese Milchzellen entstehen sehr frühzeitig aus einer Meristemzelle, gehen durch mehrere Internodien des Stammes und können, namentlich in den baumartigen Formen der Wolfsmilcharten, riesige Längen erreichen. Sie verzweigen sich und treiben durch die Markstrahlen Seitenäste in's Mark hinein. Ihre Wand unterscheidet sich durch Weichheit und ausserordentliche Elasticität von den gewöhnlichen unverholzten Zellmembranen. Als Wandbeleg tritt in diesen merkwürdigen histologischen Elementen ein mit zahlreichen Zellkernen versehener Protoplasma-beleg auf. In manchen Pflanzentheilen, z. B. in der Turbithwurzel (*Ipomaea Turpethum*) kömmt der Milchsaft in Parenchymzellen vor.

Fig. 59.



Vergr. 150. Milchsaftgefässnetz aus dem Fruchtknoten des Mohns.

Die Milchsaftgefässe finden sich in den Cichoriaceen, Papaveraceen und anderen milchenden Gewächsen. Sie stellen ein aus zahlreichen Meristemzellen entstandenes Gefässnetz dar, in welchem sämtliche Querwände entweder vollständig resorbirt wurden (Cichoriaceen) oder bloß eine Perforirung erfuhren. Die Milchsaftgefässnetze liegen stets dem Gefässbündel parallel, ge-

wöhnlich aussen am Phloëm, und senden Seitenzweige in die benachbarten Gewebe. Bei *Carica Papaya* liegen die Milchsaftgefässe im Xylem selbst. Niemals stehen diese oder überhaupt welche Milchsaftbehälter mit Gefässen oder Tracheïden in directer Verbindung, obwohl dies manchmal den Anschein hat, denn es wurde häufig in echten Gefässen Milchsaft gefunden. Derselbe gelangte aber nur beim Anschnitt der milchenden Gewebe hinein, und zwar auf folgende merkwürdige Weise. Die Gefässe

führen, wie im physiologischen Theile dieses Buches näher auseinandergesetzt werden wird, in der Regel Luft von einer Spannung, welche geringer ist, als die der atmosphärischen Luft. Beim Durchschneiden der Gewebe tritt der Saft aus den Milchsaftbehältern reichlich aus und wird durch den äusseren Luftdruck in die Gefässe gepresst. Da die Wände der Milchsaftbehälter wohl häufig mit Poren besetzt sind, niemals aber eine so scharf ausgeprägte Sculptur wie die Gefässwände zeigen, so kann eine Verwechslung von milchsafthaltenden Gefässen und echten Milchsaftbehältern nicht eintreten.

VI. Gegenseitige Anpassung der Gewebe.

72. Jedes Gewebe eines Organs wird durch ein zweites, mit ihm sich gleichzeitig entwickelndes, in morphologischer Beziehung beeinflusst, was zunächst dort, wo sie in unmittelbarem Contact kommen, zum Ausdrucke kömmt. Diese Anpassung kann so weit gehen, dass ein Gewebe das andere in seiner Function unterstützt, ja sogar substituirt oder Theile eines Gewebes in Verbindung mit Theilen des andern Vereinigungen eingehen, die als besondere Organe aufgefasst werden müssen, wenn sie auch aus histologisch ganz ungleichwerthigen Elementen bestehen.

Es kann hier nur auf die wichtigsten Erscheinungen gegenseitiger Anpassung der Gewebe hingewiesen werden.

73. Es ist schon früher (S. 78) hervorgehoben worden, dass die dem Gasaustausche und der Wasserverdunstung dienenden Spaltöffnungen Organe sind, welche strenge genommen sowohl dem Hautgewebe als dem Grundgewebe angehören; dem ersteren die Schliesszellen (und die Nebenzellen), dem letzteren die Athemhöhle. Es adaptirt sich also ein Stück des Grundgewebes einem Theile des Hautgewebes, und beide Theile zusammen bilden erst das Organ: die Spaltöffnung.

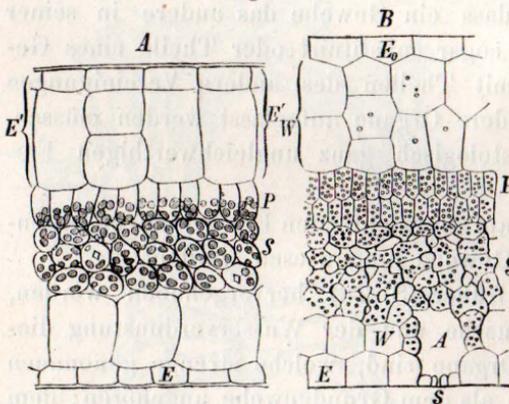
74. Sehr häufig tritt eine Anpassung des Grundgewebes und gewisser Stranggewebe (Collenchym- und Baststränge) an das Hautgewebe ein, mit dem Zwecke, entweder die Oberhaut in ihrem Geschäfte, die Wasserverdunstung des Organs einzunengen, zu unterstützen oder das Hautgewebe mechanisch zu verstärken. Man hat diese und ähnliche subepidermale, dem Grund- oder dem Stranggewebe angehörige Gewebsschichten,

welche augenscheinlich eine Verstärkung der Hautgewebe bedingen, mit dem Collectivnamen Hypoderma bezeichnet.

Die gewöhnlichste Form des Hypoderma in den oberirdischen Organen (Stamm, Blattstiel, manchmal auch in der Spreite) ist das Collenchym, welches entweder in Strängen (an den Kanten des Stammes) oder in Form eines Hohleylinders auftritt. Im ersteren Falle dient es wohl vor allem der mechanischen Construction, im letzteren unterstützt es aber auch die Oberhaut in der Function, die Transpiration des betreffenden Organs zu verringern, wozu es um so mehr befähigt ist, als seine Elemente entweder ganz lückenlos aneinanderschliessen oder nur durch sehr enge und nur unvollständig communicirende Intercellularen von einander getrennt sind.

Das Collenchym zeigt seine Anpassung an die Oberhaut auch dadurch, dass es nur an den spaltöffnungsfreien Stellen der Oberhaut anzutreffen ist. —

Fig. 60.



Vergr. 150. *A* Querschnitt durch das Blatt von *Begonia manicata*. *E* zusammengesetzte Oberhaut, *P*, *S* Mesophyll, *P* Pallisadenparenchym, *S* Schwammparenchym. *B* Querschnitt durch das Blatt von *Tradescantia disco'or.* *E* untere Oberhaut mit Spaltöffnungen (*s*), *E*₀ obere Oberhaut; beide einfach. *W* als Wassergewebe ausgebildete Hypoderma. *P*, *S* wie oben, *A* Athemböhle der Spaltöffnung *s*. (Nach Pfitzer.)

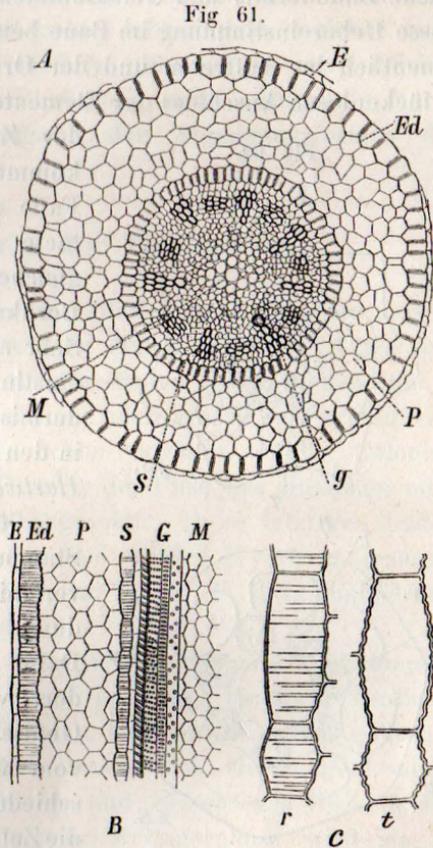
Eine besondere Form des Hypoderma ist das Wassergewebe, welches in den Blättern von *Tradescantien* und anderen Gewächsen als grosszelliges, zwischen oberer Epidermis und grünem Mesophyll gelegenes Gewebe auftritt. Die Zellen des Wassergewebes, obgleich zum Grundgewebe gehörig, schliessen wie die Epidermiszellen lückenlos aneinander und führen gleich diesen farblosen

Zellsaft; beiden fehlt Chlorophyll. Das darunterliegende Mesophyll besteht aus sehr chlorophyllreichen, reichlich von Intercellularen durchsetzten, in der Regel auch kleineren Elementen, und hebt sich also auf das schärfste von dem Hypoderm ab. Im fertigen Zustande ist das Wassergewebe von der zusammengesetzten Oberhaut (Fig. 60) nicht zu unterscheiden.

In den meisten, vielleicht allen jungen Wurzeln tritt unter dem Epiblem eine Grundgewebsschichte auf, welche aus lückenlos aneinanderstossenden, mit verkorkter Zellmembran versehenen Zellen besteht, die schon in Folge dieser beiden Eigenthümlichkeiten als physiologisch, d. i. der Function nach, zum Hautgewebe gehörig, sich erweist. Diese stets nur aus einer Zellenlage zusammengesetzte Form des Hypoderma ist die Endodermis (Fig. 61, *Ed*). In den Luftwurzeln verstärkt sie die primäre Oberhaut, in den Bodenwurzeln unterstützt sie anfänglich das Epiblem in seiner Function, später substituirt sie es häufig, indem das eigentliche Hautgewebe im Contacte mit der Erde oft zugrunde geht und nunmehr die Endodermis die Wurzel nach aussen abgrenzt.

Zu den schon angeführten charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Endodermis gesellt sich häufig noch ein anderes sehr merkwürdiges morphologisches Verhältniss: die Wellung der radialen Wände (Fig. 61, *C*).

75. Eine sehr augenfällige Umgestaltung erfährt das Grundgewebe häufig (besonders im Stamme der Monocotylen und Gefässkryptogamen) im Contacte mit dem Gefässbündel; es bildet sich hier zur Gefässbündelscheide (Schutzscheide) um. Dieselbe besteht gewöhnlich nur aus einer Zellenlage, deren Elemente lückenlos aneanderschliessen.



E Vergr. 100, *C* 300. Durchschnitte durch die Luftwurzel von *Hartwegia comosa*. *A* Querschnitt, *B* radialer Längsschnitt, *E* Epidermis, teilweise abgeworfen, *Ed* Endodermis, *P* Rindenparenchym, *S* Gefässbündelscheide, *G* Gefässe der radiären Gefässbündel, *M* Mark, *C* Endodermiszellen, *r* im radialen Längsschnitt (wie in *B*), *t* im tangentialen Längsschnitt.

Die Zellen sind in der Regel in der Richtung des Gefässbündels in die Länge gestreckt, führen oft Stärke, manchmal sogar auch Chlorophyll (Gefässbündelscheide im Stamme der Equiseten). In den Zellwänden tritt neben Cellulose Holzsubstanz, manchmal merkwürdiger Weise auch Suberin auf. Sehr häufig erscheinen die radialen Wände der Schutzscheidezellen in demselben Sinne wie die Endodermiszellen gewellt (s. Fig. 61, S).

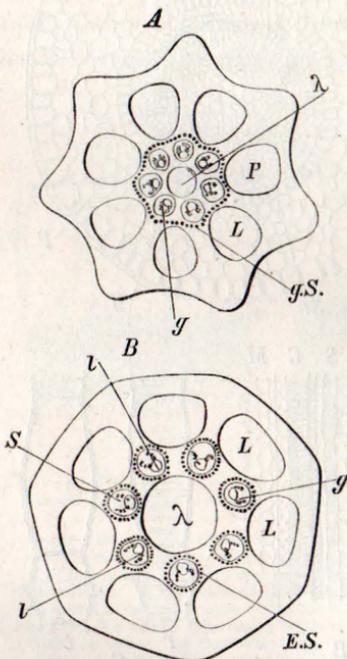
Es wurde die Wahrnehmung gemacht, dass in Organen, welche Endodermis und Gefässbündelscheiden besitzen, sich eine grosse Uebereinstimmung im Baue beider zu erkennen giebt, was namentlich im Auftreten und der Orientirung der Wellung und im lückenlosen Anschluss der Elemente, ferner im Suberingehalte

der Zellwände zum Ausdrucke kömmt. Es erfährt also in diesem Falle das Grundgewebe im Contacte mit dem Hautgewebe die gleichen Veränderungen, wie in Berührung mit dem Gefässbündel. Sehr schön zeigt sich die Uebereinstimmung im Baue von Endodermis und Gefässbündelscheide in den Luftwurzeln der bekannten *Hartwegia comosa*.

76. Wenn die Xyleme eines Stammes zu einem Holzkörper sich vereinigen, so unterbleibt die Bildung einer Gefässbündelscheide. Dafür sieht man oft das Mark dort, wo es an die Holztheile der Gefässbündel sich anlehnt, einen vom übrigen Grundgewebe verschiedenen Charakter annehmen: die Zellen werden kleiner oder dickwandiger. Man hat diesem Theile des Grundgewebes, welches bei den meisten Holzgewächsen, aber auch bei manchen krautigen Pflanzen sehr deutlich entwickelt ist, den Namen

Markscheide gegeben. Unter demselben Namen, aber auch als Markkrone, versteht man noch etwas ganz anderes, nämlich

Fig. 62.



Vergr. 26. A Querschnitt durch einen Stamm von *Equisetum palustre*, B durch einen unterirdischen Stamm von *E. litorale*. L L periphere Luftgänge, LL Luftgänge in den Gefässbündeln gg. λ centraler Luftgang, gS gemeinschaftliche Schutzscheide, ES Schutzscheide um die einzelnen Gefässbündel S. Schematisch. (Nach Pfitzer.)

die ersten, meist in's Mark vorspringenden und im Contacte mit diesem sich bildenden Xylemanlagen im Stamme der Dicotylen und Gymnospermen, welche bezüglich ihres inneren Baues sich anders als die später auftretenden Holztheile des Gefässbündels verhalten. Im Stamme der Coniferen enthält die Markkrone Gefässe, welche in den folgenden Xylemen fehlen und durch Tracheiden substituirt sind, im Stamme der Dicotylen hingegen Spiral- und Ringgefässe, die in den anderen Holztheilen nicht mehr anzutreffen sind. Die Markkrone bildet nur einen Theil des erstjährigen Xylems (des ersten Jahrsringes), welcher nicht nur an seiner Innengrenze, sondern oft auch an den seitlichen Grenzen mit dem Marke in Berührung steht. Auch die Markkrone gehört in die Kategorie der Anpassungsformen der Gewebe.

VII. Das Gewebe der Thallophyten.

77. Viel einfacher als die Blattpflanzen sind die Lagerpflanzen (Thallophyten) gebaut, zu denen die Pilze, Algen und die als Combination beider aufzufassenden Flechten gehören.

Unter den Pilzen kommen auch einzellige Formen vor, z. B. die Hefe, welche, wie schon erwähnt, häufig Colonien bildet. Gewöhnlich ist das Gewebe der Pilze aus einfachen oder verzweigten Zellfäden zusammengesetzt. Diese letzteren bilden das Formelement des Pilzthallus und werden Hyphen genannt. Bei den einzelligen Pilzen tritt die Hyphe in ihrer einfachsten Form, als einzelne Zelle, auf.

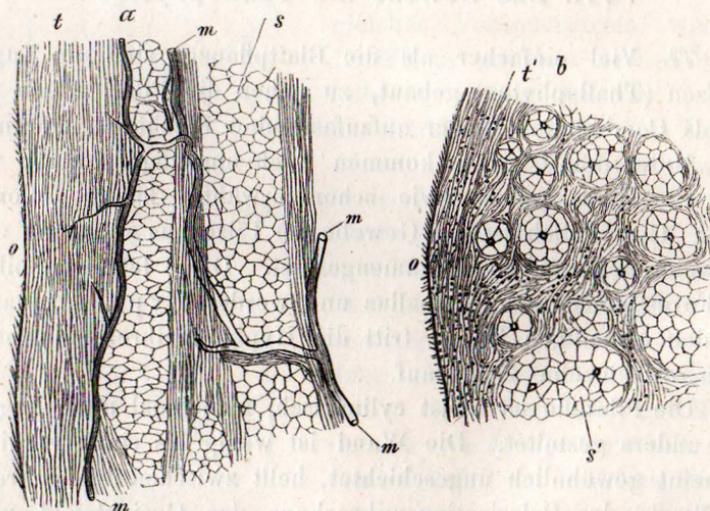
Die Pilzzelle ist meist cylindrisch, manchmal auch kugelig oder anders gestaltet. Die Wand ist wenig bis stark verdickt, erscheint gewöhnlich ungeschichtet, hellt zwischen den gekreuzten Nicols des Polarisationsmikroskops das Gesichtsfeld nicht auf, verhält sich mithin isotrop und besteht aus Pilzcellulose (s. oben S. 34). Durch chemische Metamorphose wird sie in Färbung, Consistenz etc. geändert, niemals unterliegt sie der Verholzung. Als Inhalt findet man in den Zellen der Pilzhyphen Protoplasma, welches wohl stets Vacuolen, aber in der Regel keinen Zellkern umschliesst. Organisirte Inhaltkörper, wie Chlorophyll und Stärkekörner, fehlen stets. Hingegen kömmt oxalsaurer Kalk im Inhalte von Pilzzellen vor. Viel häufiger haftet indess dieser Körper aussen den Zellwänden an.

Die einzelligen Formen der Pilze bilden häufig Colonien. Die Gewebe der Pilze bestehen entweder aus durcheinander geschlungenen, mehr oder minder fest mit einander verbundenen Hyphen (Filzgewebe, *tela contexta*), oder die letzteren vereinigen sich zu einem dichten parenchymartigen Complexe (Scheinparenchym, Pseudoparenchym), in welchem aber jeder Zellfaden sein eigenes Wachstum besitzt.

Die Verbindung der Hyphen ist in Folge Agglutinirung der ganz jungen Elemente oft eine so innige, dass man erst durch Maceration in heissem oder alkalisch gemachtem Wasser eine Trennung der benachbarten Fäden erzielen kann.

In der *tela contexta*, seltener im Scheinparenchym, finden sich mehr minder grosse Luftlücken vor. Die Elemente des Thallusgewebes sind gewöhnlich monomorph, seltener polymorph.

Fig. 63.



Vergr. 90. a Längsschnitt, b Querschnitt durch die äussere Region des Stieles von *Lactarius subdulcis*. o Oberfläche mit Hyphenenenden, m Milchsaft führende Zellen. s s' Scheinparenchym, tt' *tela contexta*. (Nach De Bary.)

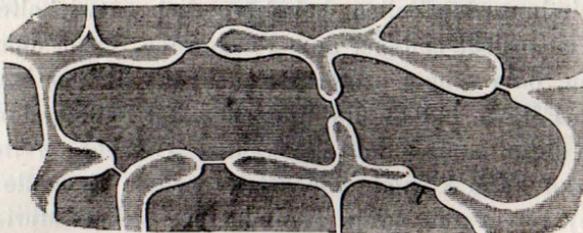
Die Polymorphie der Elemente giebt sich in den Milchblätterschwämmen durch lange einzellige, milchsaffführende Schläuche, die zwischen gleichartigen Hyphen auftreten, bei vielen Formen (*Phallus*) in dem Auftreten kugeliger, oft mit Krystallen von oxalsaurem Kalk erfüllter Elemente zwischen cylindrischen Zellen zu erkennen u. s. w.

Die Gewebe der Pilze unterscheiden sich von den Geweben höherer Pflanzen in auffälligster Weise auch dadurch, dass den Dauerzuständen keine eigentlichen Meristeme vorausgehen, indem die neu entstandene Zelle sofort den Charakter einer gewöhnlichen Vegetationszelle annimmt, und während sie sich theilt, auch schon die Functionen der letzteren übernimmt.

Eine innere Differenzirung des Thallus in besondere Gewebe ist bei den Pilzen nur angedeutet. Die Hyphen schliessen in der Peripherie dichter zusammen, als im Innern des Gewebes, oder bilden nach innen zu ein Filzgewebe, nach aussen ein Scheinparenchym, wozu sich auch noch Besonderheiten in Bezug auf Färbung etc. gesellen, und so erscheint hier ein Hautgewebe (Rinde) und ein inneres Gewebe (Mark) angedeutet.

78. Auch unter den Algen finden sich einzellige Formen. Die Gewebe der Algen bauen sich aus Elementen auf, die sich von den Pilzzellen wesentlich unterscheiden. Die Form der ersteren ist wohl auch sehr häufig cylindrisch, variirt aber weit mehr als die der letzteren. Die Wand der Algenzelle zeigt bereits häufig geschichteten Bau und Verdickungsformen, wie solche sonst nur bei den Zellen der höheren Pflanzen vorkommen, z. B. äussere Vorsprungsbildungen, sogar (unbehöft) Tüpfel (z. B. bei *Fucus*-Arten). Die Membran der Algenzelle

Fig. 64.



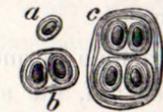
Vergr. 600. Einfache Tüpfel *t* in den Zellwänden von *Fucus vesiculosus*. (Nach Reinke.)

besteht aus gewöhnlicher Cellulose, ist anisotrop, verhält sich also im Wesentlichen wie die Zellhaut der höheren Pflanzen. Durch chemische Metamorphose verwandelt sich die Cellulose der Wand häufig in Schleim. Verholzung ist an Algen-Zellmembranen nie beobachtet worden. Die Zellmembranen vieler Algen, z. B. der Diatomaceen, sind stark verkieselt, die anderen stark mit kohlensaurem Kalk imprägnirt, so dass solche Organismen

starr und spröde sind und nicht selten äusserlich den Korallen gleichen.

Der Inhalt der Algenzelle ist von dem der Pilzzelle im Allgemeinen wesentlich verschieden. Das Vorkommen von Zellkernen bildet die Regel; nur bei den niedersten Formen fehlen sie. Chlorophyll tritt gewöhnlich auf, häufig als eigentümlicher Chlorophyllkörper, von schraubiger, perlschnur-, sternförmiger Gestalt (s. Fig. 38 auf S. 59), auch in Form von Körnern oder das ganze Protoplasma der Zelle tingierend. Stärkekörnchen finden sich ebenfalls vor.

Fig. 65.



Vergr. 400. *Gloeocapsa*. a einzelne Zelle, b, c Colonien, h Hüllhaut.

Die einzelligen Algen bilden gleich den einzelligen Pilzen häufig Colonien. Viele dieser Colonien zeigen einen besonderen Bau, indem die Zelle, bevor sie zur Theilung schreitet, ihre Membran durch eine mächtige Schichte verdickt, welche „Hüllhaut“ mit den innerhalb derselben durch Theilung entstandenen Zellen weiterwächst. Bei neuen Theilungen wiederholt sich der Vorgang und so sieht man oft zahlreiche dieser einzelligen Algen in sehr regelmässiger Weise ineinander geschachtelt. Sehr schön findet sich diese Form der Zellecolonie bei der Gattung *Gloeocapsa* ausgeprägt (s. Fig. 65).

Die Gewebe der Algen bilden Fäden, Flächen oder Körper. Die Verbindung der Zellen bei körperlich entwickelten Algengeweben entspricht seltener dem Filzgewebe, meist dem Pseudoparenchym, oder einem echten Parenchym. In den beiden erstgenannten Fällen sind es die Endzellen der Fäden, durch deren Theilung diese und damit das ganze Gewebe weiterwächst; im letzteren Falle kömmt eine relativ grosse Endzelle (Scheitelzelle) vor, durch deren Theilung ein wahres Meristem entsteht, aus dem sich nach mehrfach wiederholten Theilungen ein echtes Dauergewebe hervorbildet. Indem man von den niedersten Algenformen zu den höchsten fortschreitet, sieht man eine Vervollkommnung in der Gewebsanlage sich successiv ausbilden, welche in dieser Beziehung die Algen den Muscineen nahebringt; und so schliessen sich die niederen Pflanzenformen an die höheren auch bezüglich ihrer Gewebebildung an.

Die Algen bieten uns, wenigstens in den höheren Formen, eine schärfere Gewebsdifferenzirung dar, als die Pilze. Nicht

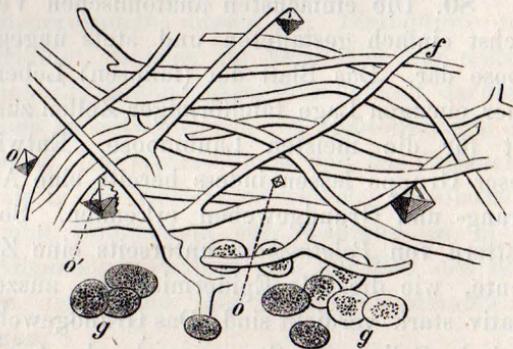
selten sind die peripheren Zellen der Algenkörper ähnlich den Oberhautzellen ausgebildet, indem ihre Wände nach aussen stärker als nach innen und nach den Seiten verdickt sind, während die Zellen des inneren Gewebes eine allseits gleiche Verdickung zeigen.

79. Das Gewebe der Flechten wird erst verständlich, wenn die Natur dieser merkwürdigen Organismen beachtet wird. Nach einer neuen, wohlbegründeten Ansicht sind die Flechten nicht als eigenartige Lagerpflanzen, sondern als eine organische Combination von Alge und Pilz aufzufassen. Die beiden Componenten treten in der Flechte in ein Genossenschaftsverhältniss (Symbiose, nach De Bary), ähnlich wie der Parasit zu seinem Wirthe.

Dieser merkwürdige symbiotische Charakter der Flechten spricht sich auch in der Gewebebildung aus. Vor allem ist klar, dass es keine einzelligen Flechtengewebe geben kann. Der Flechtenthallus gliedert sich in einen Pilz- und einen Algenantheil. Gewöhnlich besteht der Flechtenkörper aus einer äusseren nichtgrünen Schichte (Rinde) und

einer inneren, gleichfalls nichtgrünen (Mark), welche zwischen sich eine aus chlorophyllhaltigen Zellen bestehende Mittelschicht (Gonidien, gonimische Schicht) aufnimmt. Mark und Rinde entsprechen dem Pilze, die gonimische Schicht der Alge des Consortiums. Die Hyphen unterscheiden sich in nichts von den Pilzhyphen. Ihre Wand besteht aus Pilzcellulose und enthält nebenher häufig Lichenin, einen direct schon durch Jodlösung sich blau oder violett färbenden Körper, der indess auch in den Hyphen mancher Pilze aufgefunden wurde. Den Flechtenhyphen

Fig. 66.



Vergr. 300. Gewebe der Orsilleflechte (*Roccella tinctoria*), mit den Nadeln aufgelockert, um die Formbestandtheile besser unterscheiden zu können. *f* Fasern des Pilzgewebes, *o* unverletzter, *o'* corrodirtcr Krystall von oxalsaurem Kalk, *g* Gonidien.

haften aussen, gleich denen vieler Pilze, Krystalle von oxalsaurem Kalke an.

Die Gonidien der Flechten sind zum Theile bereits auf freilebende Algenformen zurückgeführt. Sie bilden chlorophyllhaltige, runde oder polyedrische Zellen, die im Thallus entweder vereinzelt oder in Ketten oder astförmig gestalteten Gruppen auftreten.

Dritter Abschnitt. Anatomie der Vegetationsorgane.

I. Anatomie des Blattes.

80. Die einfachsten anatomischen Verhältnisse bieten die höchst einfach gestalteten und stets ungliederten Blätter der Moose dar. Das Blatt der (foliosen) Lebermoose setzt sich aus einer einzigen Lage tafelförmiger Zellen zusammen. Ein Gleiches gilt für die meisten Laubmoose. Entwickeltere Blattformen dieser Gruppe lassen indess bereits eine Andeutung von Haut-, Strang- und Grundgeweben erkennen. So findet man an den Blättern von *Polytrichum* unterseits eine Zellenlage, deren Elemente, wie dies die Epidermiszellen auszeichnet, nach aussen relativ stark verdickt sind. Das Grundgewebe ist durch parenchymatische Zellen, das Stranggewebe durch einen aus gleichartigen fibrösen Elementen zusammengesetzten Mittelnerv repräsentirt. Bei der Gattung *Mnium* gesellen sich zum Mittelnerv noch zwei mit diesem übereinstimmend gebaute Seitennerven.

81. In den Blättern der Gefässkryptogamen macht sich gewöhnlich bereits eine scharfe Differenzirung der Gewebe erkennbar. Eine meist klar ausgeprägte, schon von Spaltöffnungen durchsetzte Oberhaut umkleidet ein lockeres Mesophyll, welches gewöhnlich aus ziemlich gleichartigen, rundlichen, meist chlorophyllführenden Parenchymzellen gebildet wird, innerhalb welchem das Gefässbündel liegt. Eine Gliederung des Mesophylls in mehreren Gewebsschichten kömmt hier nicht vor oder ist nur angedeutet. Eine die Blätter der Farne und einiger *Lycopodiaceen* auszeichnende Besonderheit ist das Auftreten von

grossen, ausdauernden, in dieser Form sonst nur im Mesophyll vorkommenden Chlorophyllkörnern in den Oberhautzellen.

82. Noch complicirter ist in der Regel das Blatt der Phanerogamen anatomisch gegliedert, indem sehr häufig das Mesophyll in zwei scharf von einander getrennte Schichten zerfällt und sich nicht selten hiezu noch ein Hypoderm gesellt, welches gewöhnlich als Collenchym, manchmal als Wassergewebe ausgebildet ist.

Das Mesophyll besteht in der Regel ausschliesslich aus Parenchymzellen, seltener, z. B. im Blatte von *Camellia japonica*, gesellen sich hiezu noch sklerenchymatische Elemente.

Die Oberhaut der oberen Blattseite unterscheidet sich gewöhnlich im Baue von jener der Unterseite und enthält fast ausnahmslos Spaltöffnungen.

83. Das Blatt der Moose ist stets ungestielt. Hingegen findet man an den Blättern vieler Gefässkryptogamen (Farne) und der meisten Phanerogamen ausser der Blattspreite noch einen Blattstiel ausgebildet, welcher im Vergleiche zur ersteren in anatomischer Beziehung manche Eigenthümlichkeit darbietet. Die Oberhaut des Stiels ist entweder frei von Spaltöffnungen oder doch spaltöffnungsärmer. Das Gefässbündel und das Collenchym sind relativ stärker als in der Spreite entwickelt. Im Blattstiele mancher Blätter kömmt Collenchym vor, während es in der Spreite fehlt. Im Allgemeinen nähert sich der Bau des Stiels jenem der Blattrippe, in welcher gleichfalls Gefässbündel und Collenchym überwiegen.

Das Dominiren der mechanischen Elemente im Stiel und in den Rippen des Blattes ist ebenso augenfällig, wie das Zurücktreten, ja der Mangel an grünem (assimilirendem) Parenchym in diesem Theile des Blattes. Man sieht also, dass die Complication im Baue des Blattes die Localisirung der Functionen im Gefolge hat.

84. Eine grosse Mannigfaltigkeit giebt sich in der Gefässbündelvertheilung des Phanerogamenblattes zu erkennen, welche zum Theil in der „Nervatur“ der beschreibenden Botanik schon makroskopisch zum Ausdrucke kömmt. Es sei hier zunächst an die streifennervigen Monocotylenblätter erinnert, bei welchen die Hauptstämme der Gefässbündel nahezu parallel verlaufen, durch zartere Seitennerven aber untereinander verbunden sind, und an die verzweigt-nervigen Blätter der Dicotylen, bei denen

der Hauptstamm des Gefässbündels sich in immer kleinere und kleinere Seitenäste theilt.

Das Gefässbündel des Phanerogamenblattes ist stets verzweigt; selbst in jenen kleinen linearen Blättern, welche von den Systematikern als einnervig bezeichnet werden, kommen, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, Seitennerven vor.

Es hat häufig den Anschein, als träte aus dem Stamme nur ein Gefässbündelstrang in das Blatt über. Es sind hier aber meist getrennte Stränge vorhanden, und selbst die Seitennerven im Blatte, die uns stets einfach erscheinen, sind häufig (z. B. im Blatte von *Vitis vinifera*) aus mehreren Gefässbündeln zusammengesetzt. Indess ist es bei allen Blättern mit breitem Blattgrunde augenscheinlich, dass mehrere Stammstränge in das Blatt eintreten, oder, was dasselbe ist, da bei den Phanerogamen gemeinschaftliche Gefässbündel im Blatte und Stamme vorkommen, aus dem Blatte in den Stamm übergehen. — Die Mittelnerven der Abietineen-Blätter sind mit wenigen Ausnahmen aus zwei nebeneinander herlaufenden Gefässbündeln zusammengesetzt.

Die Enden der Gefässbündel liegen entweder nur am Blattrande oder in der Lamina oder sowohl in dieser wie an jenem. Sie sind frei oder zu einem Netze untereinander verbunden. Feine, am Rande des Blattes anzutreffende Auszweigungen der Gefässbündel werden häufig sympodial, d. h. verbinden sich untereinander, und bilden einen „Randnerv“ (Marginalnerv). Hiefür liefert das Blatt von *Buxus sempervirens* ein Beispiel.

Ist das Mesophyll in eine dichte Schichte (Pallisadengewebe) und eine lockere (Schwammparenchym) gegliedert, so liegen die Gefässbündel im letzteren, aber ziemlich nahe dem ersteren.

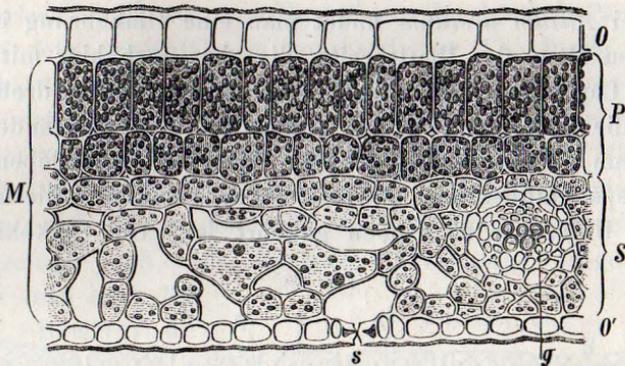
Das Gefässbündel der Phanerogamenblätter gliedert sich stets in einen Phloëm- und einen Xylemtheil, welche mit den correspondirenden Theilen des Stammgefässbündels direct verbunden sind. Dementsprechend liegt der Phloëmtheil an der unteren, der Xylemtheil an der oberen Seite des Blattes. Der feinere Bau der Gefässbündelstämme und Enden ist schon oben (S. 92—98) besprochen worden.

85. Gewöhnlich ist das Blatt der Phanerogamen folgendermassen anatomisch zusammengesetzt. Die äussere Umhüllung wird von einer Epidermis gebildet, welche oberseits anders als

unterseits gebaut ist. Die obere Oberhaut ist spaltöffnungsfrei oder doch ärmer an Spaltöffnungen als die untere. Von der Epidermis rings umschlossen liegt das Mesophyll, welches in seiner oberen Hälfte einen andern Bau als in seiner unteren aufweist (Fig. 67).

Die obere Hälfte bildet das Pallisadengewebe, die untere das Schwammgewebe. Ersteres besteht aus senkrecht zur Oberhaut gestellten, nur sehr schmale Luftgänge zwischen sich aufnehmenden Zellen; letzteres aus von grossen Luftlücken unter-

Fig. 67.



Vergr. 300. Durchschnitt durch das Blatt von *Cyclamen europaeum*.
O obere, *O'* untere Oberhaut, *s* Spaltöffnung, *M* Mesophyll, *P* Pallisadengewebe, *S* Schwammparenchym mit dem Gefässbündel *g*.

brochenen Elementen. Die Anpassung der oberen und unteren Mesophyllhälften an die obere und untere Oberhaut ist unverkennbar. Das Pallisadengewebe ist chlorophyllreicher als das Schwammgewebe, weshalb die Oberseite des Blattes eine intensiver grüne Farbe zeigt als die Unterseite.

Die meisten flachen, symmetrisch (bilateral) gestalteten Blätter zeigen den hier angegebenen Bau. Dieselben sind also nicht nur bilateral, sondern auch dorsiventral angelegt; es weicht nämlich die obere Hälfte im Baue von der unteren ab. Die erstere besteht aus der oberen Oberhaut und dem Pallisadengewebe, die letztere aus dem Schwammgewebe, dem Gefässbündel und der unteren Oberhaut.

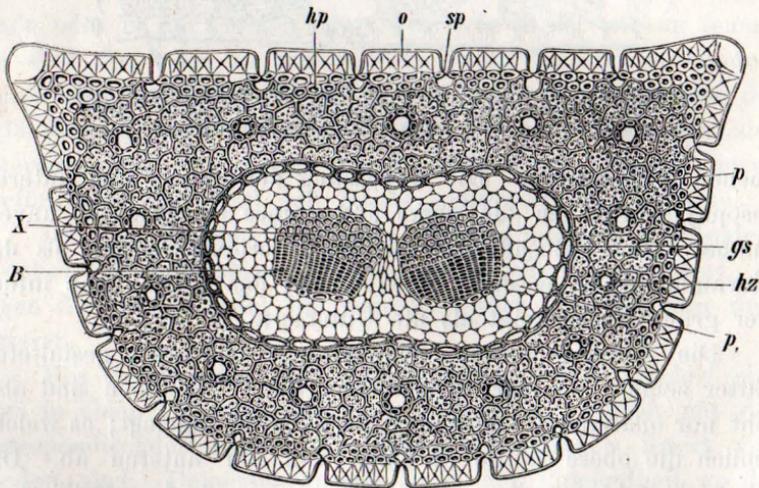
86. Eine Abweichung von diesem Typus ist bei solchen flachen, bilateralen Blättern anzutreffen, bei welchen, sei es durch Drehung des Blattstieles oder durch Einrollung des Blattes oder durch Neigung des Zweiges, die morphologische Oberseite

der Spreite zur Unterseite, die morphologische Unterseite zur Oberseite wurde.

Es rollt sich z. B. das aufrechte Blatt der *Passerina hirsuta* so ein, dass die natürliche Ordnung der Blattseiten umgekehrt wird. Diese Orientirung des Blattes hat nun eine Umkehrung des inneren Baues zur Folge: es entwickelt sich das Pallisadengewebe an der morphologischen Unterseite, das Schwammgewebe an der morphologischen Oberseite; die Oberhaut dieser Blattseite ist hier auch der ausschliessliche Träger der Spaltöffnungen (vergl. oben S. 80). Die gegenseitige Anpassung der Oberhaut an das Mesophyll kann wohl nicht klarer ausgeprägt sein.

Bei *Allium ursinum* findet man eine Umkehrung im anatomischen Baue der Blattspreite, die aber auch hier mit umgekehrter Lage dieses Blatttheiles correspondirt. Es drehte sich jedoch die junge, vertical aus der Knospe hervortretende Blattspreite am oberen Ende des Stiels in einer Verticalebene über die Knospe hinüber nach abwärts, so dass nunmehr die morphologische Unterseite nach oben gekehrt ist. Die Umkehrung in

Fig. 68.



Vergr. 150. Querschnitt durch das Blatt von *Pinus silvestris*. o Oberhaut mit Spaltöffnungen sp, hp Hypoderm, p grünes Parenchym mit Harzgängen hz, gs Gefässbündelscheide, p' farbloses Parenchym, X Xylem, B Phloem der Gefässbündel.

der Anordnung der Gewebe geht so weit, dass die Mittelrippe, welche an den Blättern sonst an der Unterseite vorspringt, hier an der morphologischen Oberseite, die erst durch die Bewegung der Blattspreite zur Unterseite geworden ist,

vorspringt. Der Blattstiel hält sich fortwährend aufrecht und damit in Uebereinstimmung bleibt auch dessen anatomischer Bau der normale.

87. Blätter, welche entweder cylindrisch gestaltet sind oder doch von der gewöhnlichen stark flachen Form abweichen, zeigen häufig, ähnlich dem Stamme, einen concentrischen Bau, wie dies bei den Nadeln der Föhre und vieler anderer Coniferen der Fall ist.

Die Nadeln der Föhre sind von einer Oberhaut umschlossen, an die sich nach innen zu an allen spaltöffnungsfreien Stellen ein faseriges Hypoderm anschliesst. Daran reiht sich concentrisch ein grünes, von Harzgängen durchsetztes Parenchym. Hierauf folgt gleichfalls in concentrischer Anordnung eine gemeinschaftliche Gefässbündelscheide, welche ein farbloses Parenchym umgiebt, in dessen Centrum die beiden — den Blattnerve des Föhrenblattes bildenden — Gefässbündel liegen (Fig. 68).

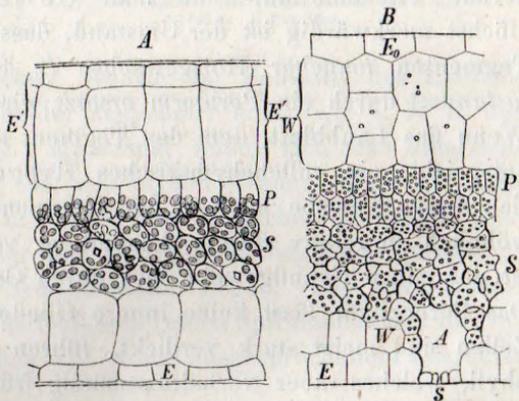
88. Grössere und dickere Blätter namentlich monocotyler Pflanzen sind durch eine mit der Oberhaut eng verbundene, dicht gefügte, oft sehr mächtige Gewebslage ausgezeichnet, welcher man auch den Namen Blattrinde gegeben hat.

Dieselbe ist entweder völlig chlorophylllos oder führt nur Spuren von Chlorophyll und hebt sich immer scharf von dem darunter liegenden chlorophyllreichen Mesophyll ab. Die Zellen dieses Gewebes führen Zellsaft.

Diese Blattrinde entspricht (z. B. im Blatte von *Begonia*) einer zusammengesetzten Oberhaut oder (z. B. im Blatte von *Tradescantia*

discolor) jener Form des Hypoderma, die wir oben (S. 104) als Wassergewebe kennen lernten.

Fig. 69.



Vergr. 150. A Querschnitt durch das Blatt von *Begonia manicata*. E zusammengesetzte Oberhaut, P, S Mesophyll, P Pallisadenparenchym, S Schwammparenchym. B Querschnitt durch das Blatt von *Tradescantia discolor*. E untere Oberhaut mit Spaltöffnungen (s), Eo obere Oberhaut; beide einfach. W als Wassergewebe ausgebildetes Hypoderma. P, S wie oben, A Athemhöhle der Spaltöffnung s. (Nach Pfitzer.)

Innerhalb der Blattrinde liegt das Mesophyll, welches auch in diesen Fällen in Pallisaden- und Schwammparenchym sich gliedert und im letztgenannten Theile das Gefässbündel beherbergt.

Doch giebt es viele Abweichungen von diesem Typus. So reichen z. B. im Blatte von *Phormium tenax* die mit dicken Bastbelegen versehenen Gefässbündel von der oberen Blattrinde bis zur unteren. In anderen grossen Blättern kommen subepidermal oder im Innern der Blattrinde isolirte Baststränge vor, welche im Dienste der Baumechanik des Organs stehen, u. s. w.

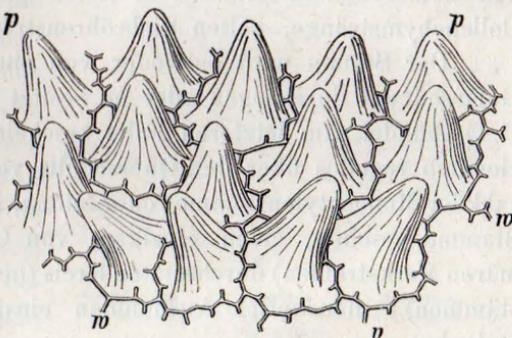
89. Im Anhang sei noch des anatomischen Baues einiger anderer Blattgebilde Erwähnung gethan. — Die Knospendecken (Tegmente) der Laubknospen sind bekanntlich rudimentäre Laubblätter und stimmen deshalb in anatomischer Hinsicht mit jenen Theilen des Laubblattes, denen sie entsprechen, in vielen Punkten überein. Die untere Oberhaut der Knospendecken besteht gewöhnlich aus stärker verdickten Elementen als die obere. Die Oberhaut secernirt häufig eine harzige Substanz (*Populus nigra*). Als Anhänge der Oberhaut treten an Knospendecken häufig eigenthümliche, Schleim und Harz absondernde Trichome auf, die man Colleteren genannt hat. Höchst merkwürdig ist der Umstand, dass die Oberhaut bei den Tegmenten mancher Holzgewächse (z. B. bei *Aesculus Hippocastanum*) durch ein Periderm ersetzt wird (vergl. oben S. 87). Wenn das Laubblatt, dem das Tegment als rudimentäres Organ entspricht, ein collenchymatisches Hypoderm führt, so findet sich dieses Gewebe auch in der Knospendecke, und zwar gewöhnlich in relativ starker Ausbildung vor. In einigen Fällen ist das ganze Grundgewebe bloß durch Collenchym repräsentirt. Das Parenchym lässt keine innere Gliederung erkennen, seine Zellen sind meist stark verdickt, führen allerdings oft Chlorophyll, welches aber verhältnissmässig frühe verschwindet. Die Gefässbündel der Knospendecken stimmen im Baue mit denen der Laubblätter ziemlich überein, namentlich was die histologische Zusammensetzung anlangt. — Die (grünen) Kelchblätter nähern sich vielfach den Laubblättern im anatomischen Baue. Die Oberhaut führt bloß unterseits Spaltöffnungen. Das Mesophyll lässt häufig eine Andeutung einer Gliederung in dichtes (oberes) und schwammiges (unteres) Parenchym hervortreten. Die Gefässbündel führen vorwiegend Gefässe und Weichbastelemente,

eigentliche Bastzellen kommen meist nur spärlich vor. — Die Blumenblätter (Perigon- und Corollblätter) bestehen aus einem lockeren, gleichförmigen Parenchym, welches von Gefäßbündeln durchzogen und von einem häufig papillösen Epithel bedeckt ist. Die Farbstoffe treten entweder in sämtlichen Zellen oder bloß im Epithel, oder bloß im Parenchym auf, gewöhnlich im Zellsafte gelöst, seltener in Form von Farbstoffkörpern. Stärkekörnchen und Krystalle von oxalsaurem Kalk finden sich im Mesophyll der Blumenblätter häufiger vor, als man vermuthen sollte.

Ätherische Oele bilden einen fast nie fehlenden Bestandtheil der Blumenblätter. Sie finden sich entweder in besonderen Secretbehältern (Drüsenhaaren, Oelzellen, Oelgängen) oder, und dies ist sehr häufig zu beobachten,

in Form kleiner Tröpfchen, welche im Zellsafte des Epithels, des Parenchyms oder beider suspendirt sind, wie z. B. in den Kronblättern der Linde. Manchmal findet sich das ätherische Oel in beiden Formen vor, wie in den Orangenblüthen, wo die Epithelzellen dasselbe in Form feiner Tröpfchen enthalten, während in dem knapp unter dem Hautgewebe liegenden Parenchym hysterogene ölerfüllte Secretbehälter liegen. Die Gefäßbündel bestehen vorwiegend aus Gefäßen (meist Spiralgefäßen), die von dünnwandigen Faserzellen mit wenig ausgesprochenem Charakter begleitet werden.

Fig. 70.

Vergr. 300. Epithel der Kronblätter von *Viola tricolor*. p Papillen.

II. Anatomie des Stammes.

90. Jeder Stamm besteht aus Haut-, Grund- und Stranggewebe.

Einjährige Stämme sind von einem primären Hautgewebe bedeckt, das in der Regel in Form einer einfachen Oberhaut auftritt; ausdauernde Stämme ersetzen dieses primäre

Hautgewebe, gewöhnlich von der zweiten Vegetationsperiode an, durch ein secundäres, nämlich durch ein Periderm. — Als Grundgewebe erscheint meist ein Parenchym, an welches sich nach aussen ein mit dem Hautgewebe auf's innigste verbundenes Hypoderm anschliesst. — Das Stranggewebe wird in der Regel durch ein Gefässbündel repräsentirt und nur bei den niedersten Formen, den Moosen, wo häufig selbst die Differenzirung in Gewebe noch eine unvollkommene ist, fehlt dasselbe und ist durch einfache Faserstränge repräsentirt. Neben den Gefässbündeln kommen in vielen Stämmen noch Bast- oder Collenchymstränge, selten Siebröhrenstränge vor (vergl. S. 92).

Der Stamm wird entweder von einem einzelnen centralen Gefässbündel durchzogen oder er besitzt mehrere bis zahlreiche Gefässbündel. Im letzteren Falle erscheinen dieselben entweder ziemlich regellos über den Querschnitt verbreitet (bei der Mehrzahl der Monocotylenstämme) oder bilden, im querdurchschnittenen Stamme gesehen, einen einzigen, von Grundgewebiszügen (primären Markstrahlen) durchsetzten Kreis (bei den meisten Dicotylenstämmen); mancherlei Ausnahmen einstweilen noch nicht zu gedenken.

Kommen zahlreiche Gefässbündel vor, so gliedern sie häufig das Grundgewebe in primäre Rinde und Mark; erstere liegt ausserhalb, letzteres innerhalb des Gefässbündelkreises. Tritt nur ein (centrales) Gefässbündel im Stamme auf, so entspricht das ganze Grundgewebe der primären Rinde.

91. Die Dauergewebe des Stammes gehen aus dem an der Stammspitze (Vegetationsspitze) gelegenen Meristem — dem Urmeristem — hervor. Inwieweit auch ein zwischen Dauergeweben eingeschlossener Rest von Meristemgeweben — das Cambium — an dem Aufbaue des Stammes Antheil nimmt, ist schon oben bei Besprechung des Gefässbündels dargelegt worden (S. 94). Die Mitwirkung von Folgerystemen an der Weiterentwicklung der Stämme kann erst unten erörtert werden.

Das Hervorgehen des Stammes und seiner Auszweigungen (Seitensprosse und Blätter) aus der Vegetationsspitze gehört in's Gebiet der Entwicklungsgeschichte der Organe und wird erst im zweiten Bande dieses Werkes zur Sprache kommen. In der Anatomie kann nur auf den Unterschied, welcher zwischen den Meristemen und den aus denselben hervorgehenden Dauergeweben besteht, hingewiesen werden.

Die Stammspitze der Moose und der meisten Gefässkryptogamen endet in eine relativ grosse, in lebhafter Theilung begriffene Meristemzelle, in die Scheitelzelle, durch deren Thätigkeit ein Bildungsgewebe entsteht, welches keine oder nur eine wenig deutliche Gliederung in ein äusseres und inneres Meristem erkennen lässt (Fig. 71).

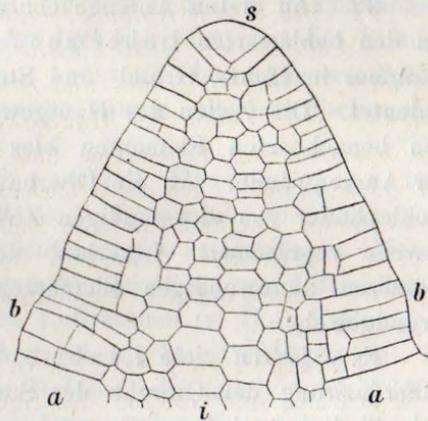
Hingegen setzt sich die Vegetationsspitze des Phanerogamenstammes, wie schon oben dargelegt wurde (S. 71), aus drei unterscheidbaren Meristemen, dem Dermatogen, Periblem und Plerom zusammen. Aus dem stets nur aus einer Zellenlage bestehenden Dermatogen geht das primäre Hautgewebe, aus

dem Periblem die primäre Rinde und das Phloëm des Gefässbündels, aus dem Plerom das Xylem des Gefässbündels und das Mark hervor. Collenchym-, Bast- und Siebröhrenstränge bilden sich, je nachdem sie ausserhalb oder innerhalb der Gefässbündel gelegen sind, aus dem Periblem oder dem Plerom hervor.

Wenn an der Stammspitze der Moose und Gefässkryptogamen zwei Meristeme unterscheidbar sind, so entspricht das äussere der Summe von Dermatogen und Periblem, das innere dem Plerom der Phanerogamen-Meristeme.

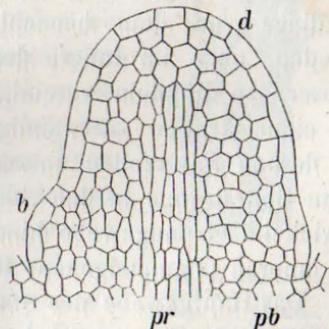
Die Stammspitze mancher Gefässkryptogamen, z. B. der Selaginellen, entbehrt der Scheitelzelle und wird gleich der Vegetationsspitze des Phanerogamenstammes durch ein kleinzelliges Meristem gebildet. So verbinden die Selaginellen bezüglich

Fig. 71.



Vergr. 300. Stammspitze von *Equisetum*.
s Scheitelzelle, *a* äusseres, *i* inneres Meristem,
b Blattanlage.

Fig. 72.



Vergr. 300. Stammspitze von *Zea Mais*.
 Längsdurchschnitt. *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pr* Plerom, *b* Blattanlage.

des Baues der Stammspitze die übrigen Gefässkryptogamen mit den Phanerogamen, wie die durch eine Scheitelzelle wachsenden Gefässkryptogamen und Moose sich an die höheren thallösen Pflanzen (s. oben S. 110) anschliessen, deren Scheitel durch eine grosse, Meristem erzeugende Endzelle gebildet wird.

92. Die ersten Anfänge echter Stammbildung finden sich bei den beblätterten Lebermoosen vor. Die Gliederung des Stammes in Haut-, Grund- und Stranggewebe ist hier bloß angedeutet. Die Zellen des Hautgewebes unterscheiden sich von den benachbarten Elementen bloß durch stärkere Verdickung der Aussenwände. An die Oberhaut schliesst sich ein dünner Hohlcyylinder von dickwandigen Zellen an, welcher das Stranggewebe repräsentirt. Innerhalb desselben findet sich ein aus grösseren dünnwandigen Elementen bestehendes Gewebe, das Grundgewebe.

Es existiren viele Laubmoose, welche keine schärfere Differenzirung der Gewebe des Stammes zu erkennen geben. Bei all' diesen niederen Stammformen geht das Stranggewebe allmählig in's Grundgewebe über. Andere Formen von Laubmoosen (z. B. *Hypnum*, *Mnium*) führen einen centralen Strang, welcher von einem nach innen scharf begrenzten parenchymatischen Grundgewebe umgeben ist, das aber in den äusseren Partien nur wenig vom Hautgewebe sich unterscheidet.

Die vollkommenste Ausbildung des Stammes unter den Laubmoosen findet sich bei *Polytrichum*. Das Hautgewebe ist allerdings von dem benachbarten Grundgewebe wenig verschieden, aber im Innern des Stammes liegt ein Hohlcyylinder fibroser, zu Bündeln vereinigter Zellen. Jedes Bündel besteht aus einer Gruppe zartwandiger Elemente (Cambiform), welche von derben Faserzellen umschlossen werden. Von den Blättern treten Spurstränge in den Stamm ein, welche durch das breitentwickelte Grundgewebe hindurch sich zum grossen Theile mit den inneren (stammeigenen) Bündeln vereinigen.

Das Hautgewebe des Stammes sämmtlicher Moose entbehrt noch der Spaltöffnungen und nur das flache Lager einiger Lebermoose, z. B. der Marchantien, welches wegen seiner blattartigen, an der Unterseite vorkommenden Anhänge (Amphigastria) einen Uebergang zur Stammbildung erkennen lässt, ist mit einer spaltöffnungsführenden Oberhaut überdeckt. Bemerkenswerth ist noch, dass die Elemente des Grundgewebes fast lückenlos

aneinanderschliessen, so dass dieses Gewebe, welches zudem Andeutung von collenchymatischer Verdickung zeigt, die Mitte hält zwischen einem Hypoderma und einem gewöhnlichen Parenchym.

93. Der Stamm der Gefässkryptogamen ist bereits von echten, gewöhnlich concentrischen und stets geschlossenen Gefässbündeln durchzogen, das Grundgewebe von den Stranggeweben scharf unterschieden und auch das schon mit Spaltöffnungen versehene Hautgewebe nimmt ein specifisches Gepräge an.

Im Stamme der Lycopodien, Rhizocarpeen und vieler Farne liegt ein centrales Gefässbündel, von einer verschiedenartig ausgebildeten Schutzscheide umschlossen, hieran reiht sich ein gewöhnlich parenchymatisches, von Intercellulargängen oder selbst grösseren Lufträumen (z. B. bei *Marsilia*) durchsetztes, von einer Oberhaut überdecktes Grundgewebe. In dem fast immer concentrischen Gefässbündel umgiebt das Phloëm das gefässreiche Xylem. Die Blätter senden Spurstränge in den Stamm, welche das centrale, stammeigene Gefässbündel gewöhnlich erreichen.

Abweichungen von dem genannten Typus finden sich namentlich unter den Farnen vor. Das compacte centrale Gefässbündel verwandelt sich bei vielen Farnen in einen Hohlcyllinder. Bei zahlreichen Farnen erscheint im Stamme statt des centralen ein peripher angeordnetes, netzförmig gestaltetes, stammeigenes Gefässbündel, von welchem aus dünne Seitenzweige in die Blätter eintreten. Durchschneidet man einen derartigen Farnstamm, so erscheinen die Gefässbündel isolirt und in einem Kreise angeordnet, wie im Stamme der Dicotylen. Bei der erwähnten netzförmigen Anordnung der Gefässbündel wird das Grundgewebe in Mark und Rinde gegliedert (s. Fig. 73).

Die markreichen Stämme mehrerer Farne (z. B. *Osmunda*) führen statt eines concentrischen ein collaterales Gefässbündel; wie im Stamme der Dicotylen liegt in diesem das Xylem des Bündels markwärts.

Fig. 73.



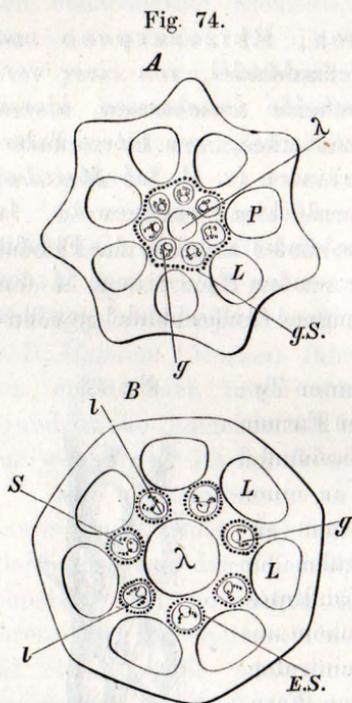
Schwache Vergrösserung.
Gefässbündelverlauf im
Stamme von *Blechnum bo-
reale*; a nach den Blät-
tern ablaufende Gefäss-
bündelzweige. (Nach
Unger.)

Bei vielen Farnen besteht die Gefässbündelscheide und oft auch das Hypoderma aus dickwandigen Faserzellen, welche sich zu einem geschlossenen Hohleylinder verbinden.

Ein secundäres Hautgewebe wird bei den Farnen nicht gebildet. Bei ausdauernden Stämmen vertritt das Hypoderm häufig die Stelle eines Periderms.

94. Sehr einheitlich im Vergleiche zu den übrigen Gefässkryptogamen ist der Stamm der Equiseten gebaut. Das Hautgewebe ist eine mit Spaltöffnungen versehene, kieselsäure-

reiche Epidermis, welche durch ein aus dickwandigen Faserzellen bestehendes Hypoderma verstärkt wird. Daran schliesst sich ein von Intercellulargängen durchsetztes chlorophyllführendes Parenchym, innerhalb welchem ein Kreis collateralen, geschlossener Gefässbündel liegt. Bei manchen Arten ist jedes Gefässbündel von einer besonderen, bei anderen alle Gefässbündel von einer einzigen Gefässbündelscheide umgeben (s. Fig. 74). Bei einigen Farnen kömmt auch eine doppelte gemeinschaftliche Gefässbündelscheide, eine äussere und eine innere vor. — Sehr charakteristisch sind auch die drei Arten von luftführenden Intercellularräumen im Equisetenstamme: ein Kreis von Lufträumen in der Peripherie des Stammes, ein grosser im Centrum des Stammes, endlich in jedem Gefässbündel einer. Die zuletztgenannten Intercellularen entstehen durch Zerreißen



Vergr. 26. A Querschnitt durch einen Stamm von *Equisetum palustre*, B durch einen unterirdischen Stamm von *E. litorale*. LL periphere Luftgänge, ll Luftgänge in den Gefässbündeln gg. λ centraler Luftgang, gS gemeinschaftliche Schutzscheide, ES Schutzscheide um die einzelnen Gefässbündel S. Schematisch. (Nach Pfitzer.)

von Gefässen, gehören stets dem Xylem an und sind von Gefässen umgeben (s. Fig. 74).

Die Gefässbündel der Equiseten sind Blattspurstränge. Von jedem Blattzahne aus geht ein Bündel in den Stamm ab, welches im nächsttieferen Internodium sich gabelt und mit den

dort eintretenden Blattspuren zu vereintläufigen Strängen sich verbindet (s. Fig. 75).

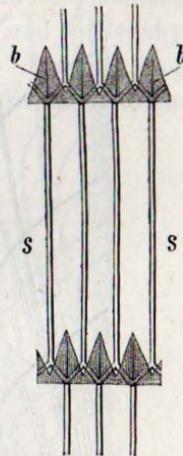
95. Der Stamm der Monocotylen unterscheidet sich, von einigen Ausnahmen abgesehen, von dem der übrigen Gewächse durch eine auffallend grosse Zahl von Gefässbündeln, welche über die ganze oder den grössten Theil der Querschnittsfläche des Stammes zerstreut erscheinen. Das Grundgewebe ist in der Regel ein Parenchym, das primäre Hautgewebe eine spaltöffnungsführende, relativ lange ausdauernde Oberhaut, die in späteren Vegetationsepochen von einem Periderm ersetzt wird, das häufig sklerenchymatische Elemente zwischen sich aufnimmt.

Die Vertheilung der Gefässbündel über die Querschnittsflächen des Stammes ist niemals eine vollkommen gleichmässige; in der Peripherie stehen sie dichter als gegen die Mitte zu. Sehr häufig ist das axile Grundgewebe völlig gefässbündelfrei, es ist als Mark ausgebildet. Dasselbe bleibt entweder im Laufe der Weiterentwicklung des Stammes erhalten oder wird durch einen Luftraum ersetzt, welcher in Folge ungleichen Wachstums der Gewebe durch Zerreissung des Markes entstanden ist.

96. In der Regel gehören die Gefässbündel des Monocotylenstammes in die Kategorie der concentrischen. Stets sind sie geschlossen. In jedem Stamme dieser Gewächse kommen Blattspurstränge vor, in manchen Fällen indess auch stammeigene Bündel. Treten beide Bündelformen auf, so bilden die ersteren gewöhnlich die überwiegende Mehrzahl, reichen jedoch nicht bis in die äussersten Partien des Grundgewebes, welche vielmehr von den stammeigenen Gefässbündeln eingenommen werden.

Die stammeigenen Gefässbündel des Monocotylenstammes verlaufen parallel, die Blattspurstränge hingegen schief zur Axe des Stammes. Von jedem Blatte treten in der Regel zahlreiche Blattspuren in den Stamm ein, was durch die Grösse der Blattbasis ermöglicht wird, die nicht selten den ganzen Stammumfang

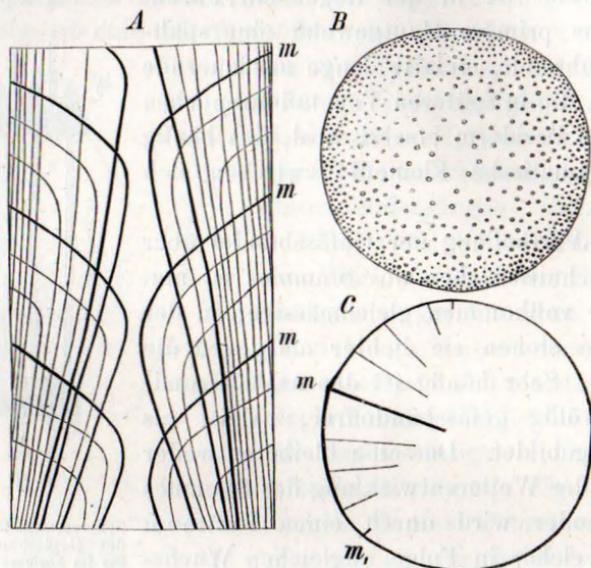
Fig. 75.



Schematische Darstellung des Gefässbündelverlaufes im Stamme von *Equisetum*. *ss* im Stamme, *bb* im Blatte verlaufende Theile des Gefässbündels (Blattspurstränge). Die schraffierte Partie bezeichnet die Blattzipfel.

einnimmt. Jede Blattspur wendet sich beim Eintritt in den Stamm stark gekrümmt gegen die Mitte des Organs, biegt flach ab und kehrt in schief absteigender Richtung wieder gegen die Peripherie des Stammes zurück, um dort frei zu enden (Fig. 76). Dies ist der gewöhnliche Fall. Seltener (z. B. bei *Lilium*, *Fritillaria*) verbindet sich das untere Ende einer Blattspur, ohne

Fig. 76.



Schematisch. Gefäßbündelverlauf im Monocotylenstamme. A radialer Längsschnitt, B Querschnitt, C horizontale Projection der Spurstränge eines Blattes, m Mediannerv, m' Marginalnerv.

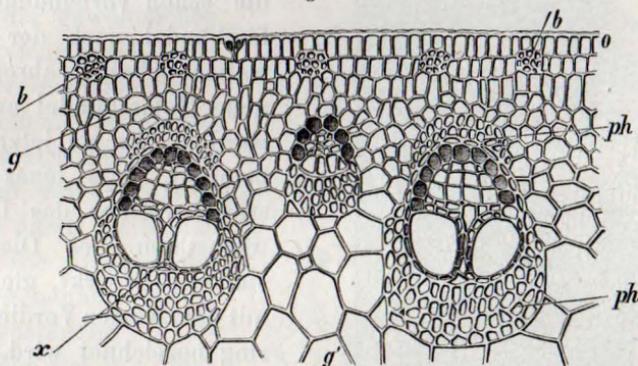
dass eine Zurückbiegung des Bündels gegen die Peripherie stattgefunden hätte, mit tieferen Blattspuren. Getrenntläufige Bündel bilden also im Stamme der Monocotylen die Regel, vereintläufige die Ausnahme.

Bezüglich der Lage der Blattspuren im Monocotylenstamme müssen noch zwei wichtige Momente hervorgehoben werden. — Die Tiefe, bis zu welcher eine Blattspur in den Stamm eindringt, ist selbst für die von einem und demselben Blatte abgehenden Stränge verschieden. Stets ist es der Mittelnerv (*Medianus*), welcher am weitesten gegen die Stammaxe vordringt; umgekehrt verhalten sich die Marginalnerven; alle übrigen Gefäßbündel des Stammes zeigen ein intermediäres Verhalten (Fig. 76, C). — Der eben geschilderte gekrümmte Verlauf der

Blattspuren vollzieht sich häufig in radialer Richtung; der Strang krümmt sich also in einer dem radialen Längsschnitt des Stammes entsprechenden Richtung. In manchen Monocotylenstämmen aber ist der Verlauf der Stränge ein ausgesprochen schiefer, der Richtung einer Schraube folgender; in diesem Falle kann die Blattspur die ganze Axe des Stammes umkreisen, ja sogar (z. B. im Stamme der *Chamaedorca elatior*) darüber hinausgehen. —

Ausser den Gefässbündeln kommen im Monocotylenstamme noch einfache Stranggewebe, nämlich Bast- und Collenchymstränge vor; erstere häufig, letztere selten. Zumeist liegen dieselben subepidermal und bedingen dann das Zustandekommen

Fig. 77.



Vergr. 300. Querschnitt durch den Stamm von *Cyperus papyrus*.
o Oberhaut, b isolirte Baststränge, x Xylem, ph Phloëm der Gefässbündel, g g' Grundgewebe.

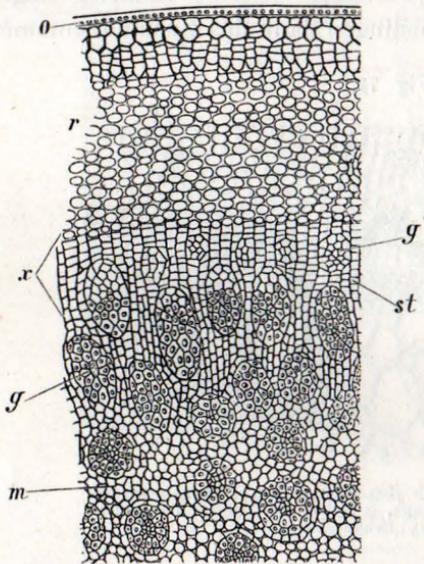
der Rippen des Stammes. Bei manchen Monocotylen kommen aber weit entfernt vom Hautgewebe, sogar in der Nähe der Stammaxe, also innerhalb der Gefässbündel, solche Stränge vor, so z. B. im Stamme von *Fimbristylis spadicca*. — In jedem Falle erfüllen diese Stränge mechanische Zwecke.

97. Viele Monocotylen weichen im Stammbaue von dem hier angeführten Typus ab, den man als den normalen anspricht, weil sich demselben die überwiegende Mehrzahl der hierhergehörigen Gewächse unterordnet. Es kann hier nur auf die am meisten in die Augen springenden Abweichungen vom normalen Typus hingewiesen werden.

In den ausdauernden Stämmen mancher Monocotylen (z. B. der *Dracaenen*) geht ein Theil der Dauergewebe aus einem

Folgermeristem hervor. Da dieses Theilungsgewebe durch Neubildung von Gefässbündeln und Grundgeweben den Stamm dieser Gewächse verdickt, so wird es als Verdickungsring bezeichnet. Es entsteht im Stamme ausserhalb der gewöhnlichen, nunmehr schon fertigen Gefässbündel in einer Schichte parenchymatischer Zellen und bildet einen meristematischen, in der Nähe der Peripherie gelegenen Hohlcylinder. In diesem Gewebe bilden sich Gefässbündel und dazwischen Parenchym. Durch die Thätigkeit dieses Bildungsgewebes verdickt sich der Stamm dieser

Fig 78.



Vergr. 200. Theil eines Querschnittes durch den Stamm einer *Dracaena* (20 Centim. unterhalb der Vegetationsspitze). *o* Epidermis, *r* Rindenschicht des Grundgewebes, *m* Mark, *g* primäre Gefässbündel, *x* Verdickungsring mit Gefässbündelanlagen *g'* und strahlenförmig verlaufenden Grundgewebstheilen *st*.
(Nach Sachs.)

Monocotylen in ähnlicher Weise, wie ein Dicotylenstamm; der Unterschied besteht aber darin, dass hier die schon vorhandenen Gefässbündel nach der Dicke weiterwachsen, während dort neue Gefässbündel angelegt werden. Es sei jetzt schon bemerkt, dass jenes Meristem, welches das Dickenwachstum des Dicotylenstammes bewirkt, gleichfalls mit dem Namen Verdickungsring bezeichnet wird. Aber schon die hier angestellte Betrachtung lehrt, dass der Verdickungsring des Dicotylenstammes etwas ganz anderes ist, als der des Monocotylenstammes.

Erwähnenswerth ist die Anordnung der Gefässbündel im Stamme der Tradescantien und der Commelineen überhaupt, weil der anatomische Aufbau dieser monocotylen Stämme in Folge des Gefässbündelverlaufes sich enge an die gewissen Dicotylenstämme (*Piperaceen* u. a.) anschliesst. So schwierig es sonst ist, im Stamme der Monocotylen stammeigene Gefässbündel aufzufinden, so leicht gelingt es hier. Es bilden dieselben einen peripher angeordneten, von den Blattspursträngen weit entfernt liegenden Kreis. Innerhalb dieses Kreises liegen die Blattspur-

stränge. Bei *Tradescantia albiflora* kommen zehn im Kreise gestellte stammeigene Gefässbündel und innerhalb derselben zweierlei Blattspurstränge vor: vier innere grosse, vereintläufige, und eine grössere Zahl schwächere, den stammeigenen sich nähernde (Fig. 79).

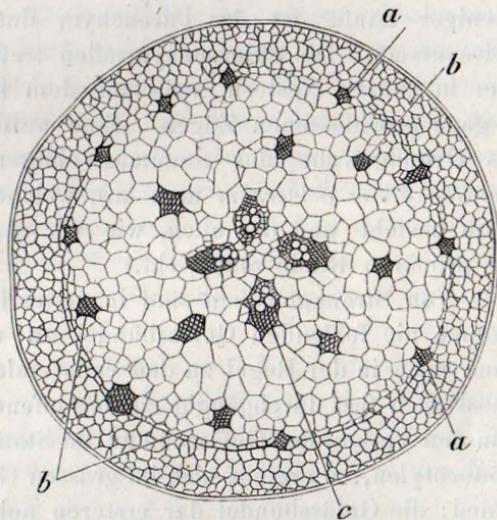
Die laubtragenden Stämme von *Dioscorea* und *Tamus* nähern sich in anatomischer Beziehung den normalen Dicotylenstämmen in auffälliger Weise, indem sie nämlich blos einen Kreis von Gefässbündeln (Blattspursträngen) führen. Hierdurch und durch die scharfe Gliederung des Grundgewebes in Mark und Rindenparenchym gewinnt der Querschnitt dieser Stengel ein mit dem der gewöhnlichen Dicotylenstengel sehr übereinstimmendes

Aussehen. Der Unterschied zwischen beiden scheint auf den ersten Blick darin zu liegen, dass die Bündel der hier genannten Monocotylenstämme verschieden tief in's Mark vordringen, wie dies ja im Stamme der Monocotylen Regel ist, während die Bündel der gewöhnlichen Dicotylenstämme sich der

Stammaxe niemals nähern. Aber man kennt Dicotylen, in deren Stämmen die Blattspuren radial schief verlaufen, sich also in ähnlicher Weise, wie bei *Dioscorea* und *Tamus*, dem Marke nähern. Man sieht daher, dass in anatomischer Beziehung Uebergänge vom monocotylen zum dicotylen Stamme nachweisbar sind.

98. Der Stamm der Dicotylen variirt im anatomischen Baue weitaus mehr, als die analogen Organe der übrigen Gewächse. Diese grosse Mannigfaltigkeit liegt namentlich im Verlaufe und in der Verbindungsweise der Gefässbündel. Sehen

Fig. 79.



Vergr. 40. Querschnitt durch ein junges Internodium von *Tradescantia albiflora*. aa stammeigene, bb getrenntläufige, c vereintläufige Blattspurstränge. (Nach De Bary.)

wir einstweilen von diesen beiden Verhältnissen ab, so lässt sich der Stammbau dieser Pflanzen leicht überschauen.

Der Dicotylenstamm ist — im fertigen Zustande — von einem primären Hautgewebe, in der Regel einer einfachen, spaltöffnungsführenden Oberhaut bedeckt. Dauert der Stamm aus, wie dies bei den Laubbälzern der Fall ist, so tritt an die Stelle der Oberhaut ein secundäres Hautgewebe, das Periderm. Der Wechsel im Hautgewebe ist gewöhnlich am zweijährigen Sprosse schon vollzogen.

Das Grundgewebe des Dicotylenstammes besteht der Hauptmasse nach aus Parenchym, die periphere, an das Hautgewebe gelehnte Partie aus Collenchym. Dies ist der gewöhnliche Fall. Weniger häufig ist das Parenchym durch Sklerenchym theilweise ersetzt. Die Sklerenchymzellen treten entweder vereinzelt oder in ganzen Nestern zwischen dem Parenchym auf, selten in ganz geschlossenen Zügen. Eine auffällige Ausnahme bildet das Grundgewebe des Stammes einiger submerser Dicotylen (*Ceratophyllum demersum* u. n. a.), welches gänzlich aus Collenchym besteht und das auch, wie wir gesehen haben, durchaus der primären Rinde entspricht.

Von Stranggeweben sind in erster Linie die im Dicotylenstamme nie fehlenden Gefässbündel zu nennen, welche ihrem Baue nach in der Regel zu den collateralen, ihrer Entwicklungsweise nach fast durchgängig zu den offenen gehören. Betrachtet man den Verlauf der Gefässbündel im Stamme der Dicotylen und Monocotylen, so ergibt sich im grossen Ganzen folgender Unterschied: die Gefässbündel der ersteren nehmen gewöhnlich einen tangential schiefen, d. i. zum Stammumfange parallel gegen die Axe geneigten, die der letzteren gewöhnlich einen radial-schiefen, d. i. einen im radialen Längsschnitte des Stammes gelegenen, gegen die Stammaxe geneigten Verlauf.

Von anderen, dem Dicotylenstamme zugehörigen Stranggeweben sind noch die Collenchym-, Bast- und Siebröhrenstränge zu nennen. Erstere kommen zumal an einjährigen Stämmen (*Rumex*, *Chenopodium*, *Labiaten*) nicht selten vor, und zwar in Form subepidermaler, schon äusserlich sichtbarer Streifen oder Rippen. Isolirte Baststränge sind bisher nur als subepidermale Bastrippen, und zwar blos in den Stämmen von *Casuarina* und *Russelia* angetroffen worden. Die Collenchym- und Baststränge dienen auch hier der Festigkeit des Stammes. Im Stamme der

Monocotylen sind es aber fast durchwegs Bast-, selten Collenchymzüge, hier beinahe immer Collenchym- und nur selten Bastzüge, welche unabhängig von den zug- und biegungsfesten Bestandtheilen der Gefässbündel (Bastbündel des Phloëms) dem genannten Zwecke dienen.

Siebröhrenstränge finden sich nur selten als selbständige, d. i. vom Gefässbündel unabhängige Gewebszüge im Stamme der Dicotylen vor (s. oben S. 93).

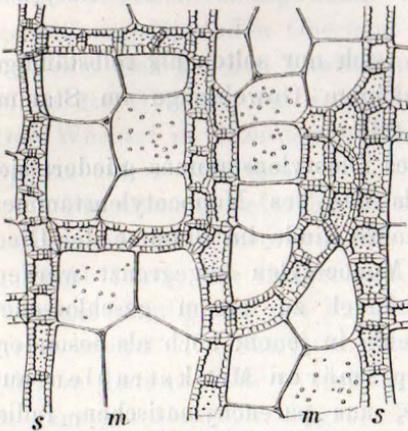
99. Das Grundgewebe des Dicotylenstammes gliedert sich in weit schärferer Weise, als das des Monocotylenstammes. Nicht nur, dass Mark und primäre Rinde im Stamme der Dicotylen schärfer als in dem der Monocotylen abgegrenzt werden, da im ersteren die Gefässbündel zu einem geschlossenen Hohlcylinder vereinigt sind, treten in jenem noch als besondere Theile des Grundgewebes die primären Markstrahlen auf. Es sind dies radial verlaufende, aus parenchymatischen, radial und senkrecht zur Stammaxe gestreckten Elementen bestehende Gewebepplatten, welche, zwischen den Gefässbündeln gelegen, Mark und primäre Rinde verbinden. Es sei hier daran erinnert, dass ähnliche, in gleicher Weise orientirte und aus übereinstimmend geformten Zellen bestehende Gewebe auch im Gefässbündel des Dicotylenstammes verlaufen; es sind dies die schon oben (S. 95) genannten secundären Markstrahlen. Die Markstrahlen gehören zu den charakteristischsten Eigenthümlichkeiten des ausdauernden Dicotylenstammes. Näheres über dieselben folgt in dem der Anatomie des Holzes und der Rinde gewidmeten Abschnitte.

Die primäre Rinde zarterer Stengel besteht meist blos aus Epidermis und chlorophyllhaltigem Rindenparenchym; kräftigere krautige Stengel führen überdies einen an die Oberhaut gelehnten subepidermalen Mantel von Collenchym oder die schon genannten Collenchymstränge. Sklerenchymatische Elemente kommen in der primären Rinde seltener vor; in späteren Altersstadien treten sie zwischen Rindenparenchym vereinzelt oder zu mehr oder minder grossen Nestern vereinigt (Eiche) häufiger auf.

Das Mark besteht gewöhnlich aus parenchymatischen Elementen, seltener gesellen sich hierzu noch Sklerenchymzellen. In letzterem Falle bildet das Sklerenchym entweder ein von zarten Parenchymzellen erfülltes Gerüste (Stamm der Rosenarten,

s. Fig. 80) oder es tritt mitten im Parenchym in Form von Nestern auf (Stamm von *Hoya carnosa*).

Fig. 80.

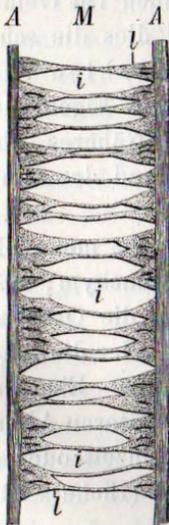


Vergr. 200. Mark der Rose im Längsdurchschnitt. *s* Gerüste aus Sklerenchym, *m* Markzellen.

Das Mark einjähriger Stengel und Triebe enthält häufig Chlorophyll, welches bei ausdauernden Stämmen mit der Zeit verschwindet. Im Inhalte der Markzellen auftretender oxalsaurer Kalk bleibt hingegen lange erhalten.

Niemals schliessen die Markzellen dicht aneinander, gewöhnlich sind sie durch schmale Intercellulargänge geschieden, weniger häufig entstehen im Marke, in Folge ungleichen Stammwuchses, grössere lufferfüllte Räume.

Fig. 81.



Natürl. Grösse. Längsdurchschnitt durch den Stamm von *Phytolacca decandra*. *A* Holz und Rinde, *M* Mark, *l* Lamellen desselben, *i* lufferfüllte Hohlräume.

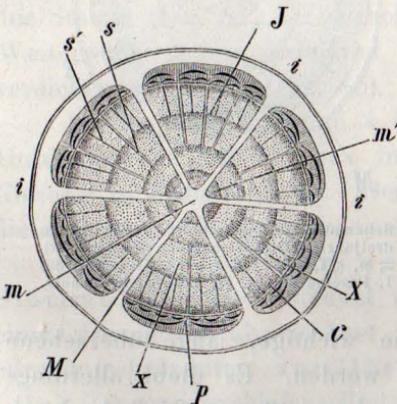
Das Hohlwerden der Stengel beruht auf dem mehr oder minder vollständigen Schwinden des Markes. Es lassen sich nach dem Grade der Beseitigung des Markes drei Fälle unterscheiden. 1. das Mark verschwindet vollständig (Blüthenschaft von *Taraxacum officinale*); 2. es verbleibt im Stengelknoten in Form einer Platte, während es im Internodium beseitigt wurde (Stengel vieler Umbelliferen); endlich 3. es wird innerhalb jedes Internodiums in zur Stammaxe senkrechte Lamellen zerklüftet (Stamm von *Phytolacca decandra* und *Juglans*) (s. Fig. 81).

Da das Mark schon in der ersten Vegetationsepoche vollkommen ausgebildet wird, so kann es später nur unwesentliche Veränderungen erleiden. Auf die Zerstörung des Chlorophylls ist schon hingewiesen worden. Formänderungen in Folge starken Druckes seitens der sich weiter entwickelnden Gewebe sind in den Stämmen einiger Gewächse con-

statirt worden. So z. B. bei *Aristolochia Siph*, wo das im ersten Jahre rundliche Mark im 6—Sjährigen Triebe zu einer dünnen, manchmal fast plattenförmigen Gewebsmasse zusammengepresst erscheint.

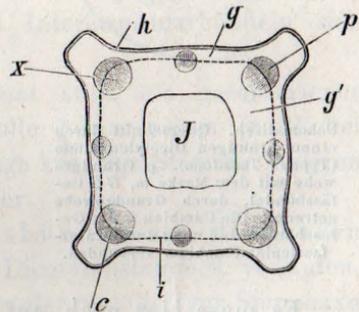
100. Anordnung der Gefässbündel im Dicotylenstamme. Wie schon erwähnt, stehen die Gefässbündel am querdurchschnittenen Stamme der Dicotylen in einem Kreise. Die einzelnen Bündel sind — einige Ausnahmefälle abgerechnet — collaterale und ungeschlossene Blattspurstränge; der Stamm kann mithin nach der Dicke durch die Weiterentwicklung der vorhandenen Gefässbündel wachsen; eine Neubildung von Gefässbündeln (etwa wie im Stamme der *Dracaenen*) ist zur Stammverdükung nicht nöthig. Es ist aber begreiflich, dass ein Weiterwachsen der primären Markstrahlen nur stattfinden kann, wenn die jüngsten Theile desselben mit einem Meristem in Verbindung stehen. Ein solches ist im ausdauernden Dicotylenstamme auch stets vorhanden, es verbindet die Cambien benachbarter Gefässbündel und wird deshalb Interfascicular-Cambium (Fig. 82, 83) genannt. Dieses bildet mit dem Cam-

Fig. 82.



Schematisch. Querschnitt durch einen dreijährigen Dicotylenstamm. x Xylem, p Phloem, c Cambium, i Interfascicular-Cambium, m Mark, m' Markkrone, M primäres Cambium, J Jahringrenze, s sekundäre Markstrahlen erster, s' zweiter Ordnung.

Fig. 83.



Schematisch. Querschnitt durch einen krautigen Dicotylenstamm. Typus: *Lamium*. h Hautgewebe, g g' Grundgewebe, x Xylem, p Phloem, c Cambium, i Interfascicular-Cambium, m Mark, J luftgefüllter Interzellularraum.

bium der Gefässbündel des Stammes einen völlig geschlossenen Cylindermantel, welcher die Verdükung des ganzen Stammes besorgt; es ist dies der schon oben berührte Verdüungs-

ring (Cambiumring) des Dicotylenstammes (vergl. oben S. 128). Aber nicht nur in ausdauernden, sondern auch in vielen annuellen Dicotylenstämmen, z. B. bei *Lamium*, kömmt ein Interfascicular-Cambium vor, was vom Standpunkte der Descendenzlehre von Interesse erscheint. Man sieht an solchen einjährigen Pflanzen deutlich, dass sie die Anlage zur Umwandlung in ausdauernde besitzen. Doch giebt es auch annuelle Dicotylenstengel, denen das Interfascicular-Cambium fehlt, und namentlich wird man unter den blüthentragenden Sprossen der Dicotylen viele finden, welche dieses Verhalten zeigen. Da der mit Blüthen abschliessende Spross überhaupt nicht weiter wachstumsfähig ist, so wäre an demselben die Anlage von Interfascicular-Cambium ganz zwecklos (s. Fig. 84).

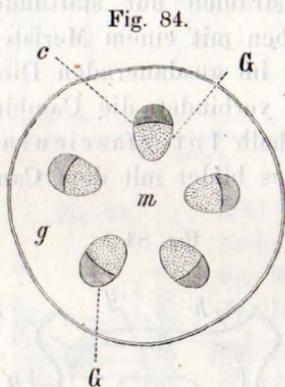


Fig. 84.
Schematisch. Querschnitt durch einen krautigen Dicotylenstamm (*Typus: Tussilago*). *g* Grundgewebe mit dem Marke *m*, *G* *G* Gefässbündel, durch Grundgewebe getrennt. Die Cambien *c* der Gefässbündel sind nicht durch Interfascicular-Cambium verbunden.

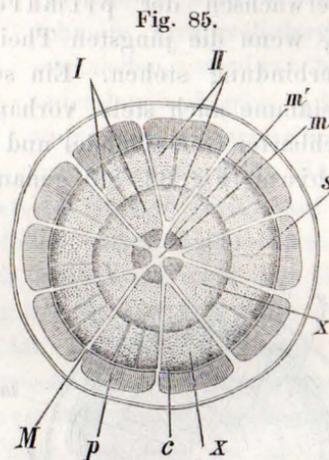


Fig. 85.
Schematisch. Querschnitt durch einen dreijährigen Dicotylenstamm (*Typus: Salix*). *x*, *p*, *c*, *i*, *m*, *m'*, *M*, *J*, *s*, *s'* wie in Fig. 82. I. Fascicularholz, II. Interfascicularholz.

Es muss hier noch auf eine wichtige, lange übersehene Thatsache aufmerksam gemacht werden. Es giebt allerdings zahlreiche dicotyle Holzgewächse, deren Stamm einfach durch die Weiterentwicklung der zuerst angelegten Gefässbündel weiterwächst; z. B. der Stamm der *Evonymus*-, *Berberis*-Arten (siehe Fig. 82). Bei anderen (z. B. *Salix*-Arten) wird nur ein Theil des Interfascicular-Cambiums zur Weiterentwicklung der primären Markstrahlen verwendet, der andere wird zur Anlage neuer Gefässbündel benützt, welche zwischen die zuerst angelegten eingeschoben werden. Es ist dies vor Allem bei jenen

Stämmen der Fall, welche in den oberen Theilen eine grössere Anzahl von Blättern tragen, als in den unteren, z. B. unten gegenständige, oben nach $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$ angelegte. Die grössere Blattzahl bedingt auch eine grössere Zahl von Gefässbündeln (Blattspursträngen) und das Plus von Gefässbündeln geht eben aus dem Interfascicular-Cambium hervor (s. Fig. 85). Diese neu eingeschobenen Bündel erzeugen jene Antheile des Holzes und Bastes, die man Interfascicularholz oder Interfascicularbast genannt hat, zum Unterschiede von dem aus den zuerst angelegten Bündeln entstandenen Fascicularholz und Fascicularbast. Aber auch in Stämmen, deren Blattstellung constant bleibt, entstehen in manchen Fällen, z. B. bei *Clematis*, aus dem Interfascicular-Cambium Zwischenstränge, welche aber, da sie ausser Verbindung mit den Blattspuren stehen, als stammeigene Bündel zu betrachten sind.

Der normale, durch einen Kreis von ungeschlossenen, collateralen Gefässbündeln ausgezeichnete Dicotylenstamm tritt somit in folgenden vier Typen auf: 1. krautiger Stamm ohne Interfascicular-Cambium (Fig. 84), 2. krautiger Stamm mit Interfascicular-Cambium (Fig. 83), 3. verholzender mehrjähriger, durch Weiterwachsen der primären Gefässbündel sich verdickender Stamm (Fig. 82), 4. verholzender mehrjähriger, durch das Weiterwachsen von primären und Interfascicularbündeln sich verdickender Stamm (Fig. 85).

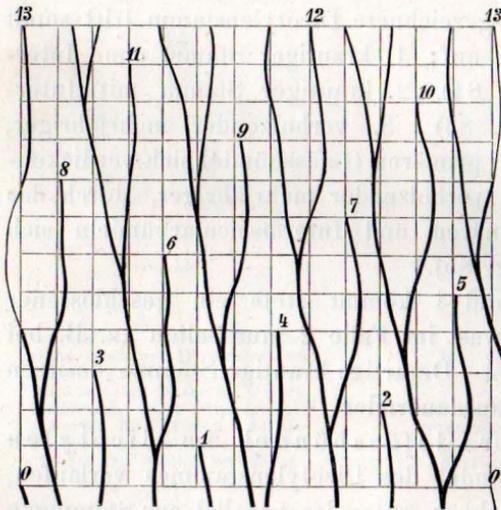
In den Fällen 3 und 4 kömmt stets ein geschlossener Holzkörper zu Stande, was im Falle 2 nur selten (z. B. bei *Galium*) zu beobachten ist. Derartige krautige Stämme besitzen die Anlage zur Bildung ausdauernder.

101. Verlauf der Gefässbündel im dicotylen Stamme. Die Gefässbündel des Dicotylenstammes verlaufen, einige Ausnahmen abgerechnet, entweder parallel zur Stammaxe oder in gekrümmter, zur Oberfläche des Organs paralleler (tangential-schiefer) Richtung. Sie bilden also mit den zwischen ihnen gelegenen primären Markstrahlen einen Hohlcyylinder. Der gerade Verlauf der Gefässbündel ist nicht so häufig zu beobachten, als der tangential-schiefe, und kommt hauptsächlich nur bei Gewächsen mit gegenständiger Blattstellung vor. Aber auch hier ist er insoferne nicht absolut vollkommen realisirt, als in den Knoten des Stammes die Bündel häufig eine quere Lage einnehmen und gerade verlaufende

Bündel häufig auch im Stengelglied sich gabeln. Bei tangential-schieferm Verlaufe folgen die Bündel wohl niemals genau der Richtung einer Schraubenlinie, sondern wenden sich, im Stamme absteigend, abwechselnd nach rechts und links; der Verlauf ist ein S förmiger und aus der Fig. 86 ersichtlich. —

Die Gefäßbündel des Dicotylenstammes sind, wie schon oben erwähnt, in der Regel Blattspurstränge, also dem Blatte und Stamme gemeinschaftliche Bündel. Sie treten aus dem Blatte in den Stamm ein und laufen von hier hinab. Selten steigt von einem Blatte nur ein Bündel in den Stamm hinab (einsträngige Blattspur), gewöhnlich zwei oder mehrere (mehrsträngige Blattspur). Die Bündel liegen im Stamme entweder einzeln oder nebeneinander und werden dann als getrenntläufig oder vereintläufig bezeichnet. Ein und derselbe Strang eines Stammes kann theilweise isolirt, theilweise mit anderen verbunden verlaufen (vgl. Fig. 87).

Fig. 86.



Schematische Darstellung des (tangentialschiefen) Strangverlaufes im jungen Laubspross von *Iberis amara*. Die in einer Cylinderfläche gelegenen Stränge erscheinen im Schema in einer Verticalebene ausgebreitet. 0, 1, 2 — die Stellen, an welchen die Spuren der Blätter in den Stamm eintreten. (Nach Nägeli.)

Schieben sich zwischen nebeneinanderliegenden Bündeln andere ein, so entsteht eine verschränktläufige Blattspur.

Die einfachsten Verhältnisse des Strangverlaufes finden wir in den zwischen den Keimblättern und der Wurzel eines Keimlings befindlichen hypocotylen Stengelgliedern. Bei *Lepidium sativum* ist die von den Cotylen ausgehende Blattspur einsträngig.

Gewöhnlich treten aber zwei Bündel in das hypocotyle Glied ein, welche entweder getrennt- oder vereintläufige Blattspuren bilden; im ersteren Falle wird das Stengelglied von vier, im letzteren Falle nur von zwei Strängen durchzogen. Indess kommen selbst auch hier schon

complicirtere Fälle vor, indem von den Cotylen mancher Pflanzen 4—8, ja noch mehr Blattspuren abgehen.

In den belaubten Stengeln sind die Verhältnisse des Gefässbündelverlaufes begreiflicherwise viel complicirter, als in Keimstengeln; auf diesen complicirten Gegenstand kann aber hier nicht näher eingegangen werden. —

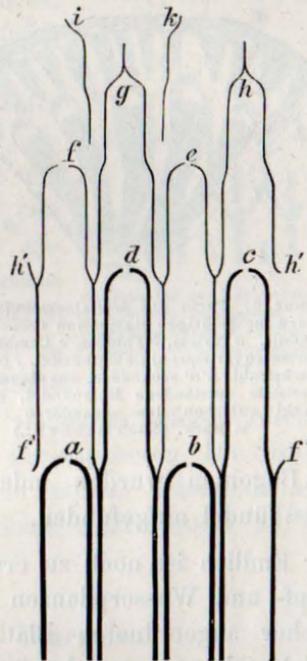
102. Abweichungen vom normalen Stammbaue bei Dicotylen. Es kann hier selbstverständlich nur auf die augenfälligsten Ausnahmen von der Regel aufmerksam gemacht werden.

Gewöhnlich ist das Phloëm im Vergleiche zum Xylem nur schwach entwickelt, was namentlich bei mehrjährigen Stämmen klar hervortritt, welche einen mächtigen Holzkörper, aber nur einen dünnen Bast aufweisen. Selten kömmt es vor, dass das Phloëm ebenso stark oder, wie im Stamme von manchen *Delphinium*-Arten, noch stärker ausgebildet ist, als das Xylem.

Es sei hier ferner an die Gefässbündel jener Dicotylen zurückerinnert, welche zwei Phloëme bilden (s. oben S. 96). Im Stamme dieser Pflanzen (*Nerium*, *Cucurbita*, *Nicotiana*, *Viscum* etc.) liegt innerhalb des Xylems ein Phloëm, welches entweder als Weichbast ausgebildet ist, oder, wie bei *Viscum*, Bastbündel führt. — Auch sei an dieser Stelle daran erinnert, dass im Stamme einiger weniger dicotyler Pflanzen ein radial-schiefer Gefässbündelverlauf beobachtet wurde, wodurch dieselben sich im anatomischen Baue den Monocotylen nähern (s. oben S. 129).

Der Stamm gewisser Dicotylen zeichnet sich in anatomischer Beziehung dadurch auf das Auffälligste aus, dass in demselben ausser dem gewöhnlichen Gefässbündelkreis noch andere

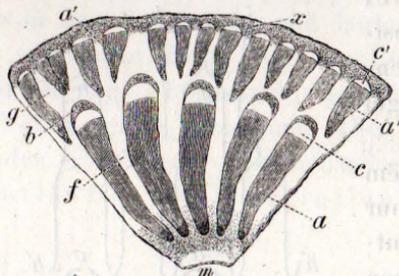
Fig. 87.



Schema des Strangverlaufes im Sprossende von *Stachys angustifolia*. *ab*, *dc*, *fe*, *gh*, *ik* die Spurstränge successiver Blattpaare. Die Buchstaben bezeichnen die Lage der Knoten. Vom obersten Paar ist erst je ein Spurstrang *i*, *k* sichtbar. (Nach Nägeli.)

Gefässbündel auftreten. Diese Bündel sind entweder auf das Meristem der Vegetationsspitze zurückzuführen oder sie sind die Producte eines Folgemeristems, welches in der primären Rinde entstanden ist (z. B. bei *Cocculus*, s. Fig. 88). Im ersteren Falle sind die Bündel gleichen Ursprungs mit den gewöhnlichen Gefässbündeln; nach ihrer Stellung zu letzteren aber entweder rindenständig (*Centradenia*)

Fig. 88.



Vergr. 5. Partie aus dem Querschnitt durch einen mehrjährigen Stamm von *Cocculus laurifolius*. *a* Xylem, *b* Phloem, *c* Cambium der normalen (primären) Gefässbündel, *f* primärer Markstrahl, *a'* sekundäre, aus einem Folgemeristem entstandene Holzbündel, *g* Markstrahl zwischen den sekundären Bündeln, *m* Mark. (Nach Schacht.)

oder markständig. Die markständigen Stränge stehen entweder in einem oder mehreren concentrischen Kreisen (bei einigen Piperarten) oder sie erscheinen ähnlich den Gefässbündeln der Monocotylen über den Querschnitt zerstreut. Sowohl die rindenständigen als die markständigen Gefässbündel erweisen sich gewöhnlich als Blattspurstränge. Im Stamme der Umbelliferen, Orobanchen

und Begonien wurden indess auch stammeigene markständige Gefässbündel aufgefunden.

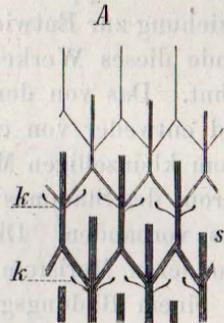
Endlich ist noch zu erwähnen, dass bei manchen dicotylen Sumpf- und Wasserpflanzen im Stamme statt der gewöhnlichen peripher angeordneten Blattspurstränge ein centrales Gefässbündel vorkommt, welches entweder durch Vereinigung mehrerer Blattspurstränge entstanden ist (z. B. bei *Hottonia palustris*) oder thatsächlich ein einziges stammeigenes Gefässbündel repräsentirt, welches sich mit von den Blättern abgehenden Blattspuren in den Knoten verbindet (*Hippuris*, *Myriophyllum*). Solche centrale Gefässbündel sind auch in manchen Monocotylenstämmen (*Corallorrhiza*, *Najas*) beobachtet worden.

103. Der Stamm der Coniferen stimmt in anatomischer Beziehung mit dem normalen Dicotylenstamme überein. Das Grundgewebe zeigt die gleiche Gliederung in Rinde, Mark und (primären) Markstrahlen; die primäre Oberhaut wird auch hier von einem secundären Hautgewebe (Periderm) ersetzt; die Gefässbündel sind ungeschlossene, collaterale Blattspurstränge.

Hingegen unterscheidet sich der Stamm der Coniferen von dem sämtlicher Dicotylen in histologischer Beziehung. Während nämlich letzterer stets Gefässe führt, ausserdem Tracheiden und sehr häufig Libriform, enthält der erstere, wenn zunächst vom ersten Jahresringe abgesehen wird, von fibrosen Elementen nichts als Tracheiden. Hingegen finden sich im innern Theile des ersten Jahresringes, der Markkrone, auch bei den Coniferen Gefässe vor.

Bezüglich des Gefässbündelverlaufes im Stamme der Coniferen ist zu erwähnen, dass aus je einem Blatte ein oder mehrere Stränge in den Stamm eintreten und dort tangential schief, gewöhnlich ζ förmig verlaufen. Bei *Juniperus communis* und einigen anderen Coniferen tritt eine Spaltung des Gefässbündels in dessen Verlaufe ein. Von jedem Blatte geht ein Strang aus, welcher sich im nächsttieferen Internodium gabelt, ähnlich wie im Stamme der Equiseten. Die Stränge laufen untereinander parallel in sehr steilen Schraubenlinien. Von den Spaltungsstellen steigen kleine Gefässbündel zu den Knospen empore (Fig. 89).

Fig. 89.



Schema für den Längsverlauf der Bündel im Stamme von *Juniperus nana*. s Blattsprossstränge, k Knospenbündel. (Nach Geyle r.)

III. Anatomie der Wurzeln.

104. Im Vergleiche zu den Stämmen und Blättern zeichnen sich die Wurzeln durch auffällige Uebereinstimmung im anatomischen Baue aus. Das wachsende, der Stammspitze entsprechende Ende der Wurzel ist stets von einem charakteristischen Gewebe, der Wurzelhaube, bedeckt und die zuerst angelegten Gefässbündel gehören immer dem radiären Typus an (Fig. 89). 91.

Diese Gleichförmigkeit in morphologischer Beziehung beherrscht indess bloß die Zusammensetzung und Anordnung ihrer Dauergewebe. Die an der Wurzelspitze auftretenden Meristeme bieten uns gerade das umgekehrte Bild dar. Hier herrscht eine viel grössere Mannigfaltigkeit sowohl bezüglich der Zahl als der Anordnung der Meristeme, als an der Stammspitze, wo zwei

(Moose und Gefässkryptogamen) oder drei (Phanerogamen) in sehr constanter Anordnung anzutreffende Bildungsgewebe vorkommen. Hingegen lassen sich, neueren Untersuchungen zufolge, an der Wurzelspitze der verschiedenen Pflanzen, zwei, drei und vier verschiedene Meristeme unterscheiden, welche nach sechs verschiedenen Typen angeordnet sind. Diese Meristeme und ihre Beziehung zur Entwicklung der Wurzel kommen erst im zweiten Bande dieses Werkes zur Sprache. Hier sei nur Folgendes erwähnt. Das von der Wurzelhaube bedeckte Ende der Wurzel wird entweder von einer Scheitelzelle (Gefässkryptogamen) oder einem kleinzelligen Meristem (Phanerogamen) gebildet. Ein dem Plerom des Stammes entsprechendes Meristem ist in der Wurzel stets vorhanden. Die Wurzelhaube geht entweder aus einem besonderen Meristem (dem Calyptrogen) hervor (Gräser) oder aus einem Bildungsgewebe, welches in reciproker Zellbildungsfolge nach aussen die Wurzelhaube, nach innen die Epidermis (die meisten Dicotylen), ja selbst die ganze primäre Rinde (Palmen, Liliaceen) bildet.

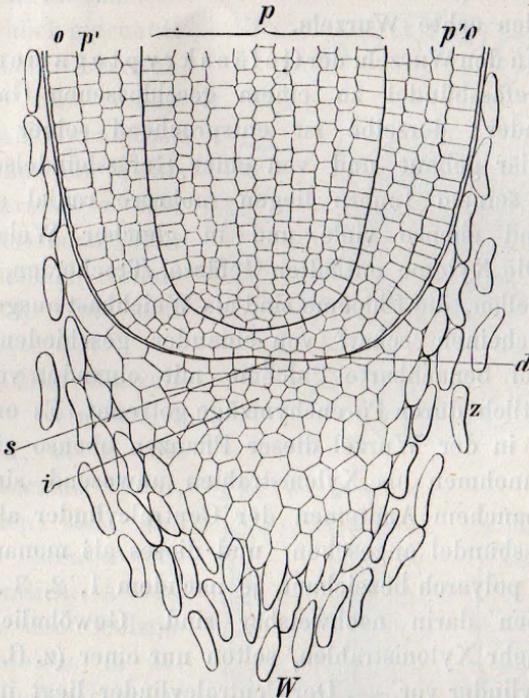
Bedenkt man, dass aus dem Meristeme der Wurzelspitze nicht nur die Gewebe des eigentlichen weiterwachsenden Wurzelkörpers, sondern auch die sich fortwährend regenerirenden Wurzelhauben hervorzugehen haben, so wird der im Vergleiche zur Stammspitze complicirtere Bau der Wurzelspitze verständlich.

Die Wurzelhaube ist ein Dauergewebe, welches die Meristeme der eigentlichen Wurzelspitze kappenförmig umkleidet. Dieses Gewebe bildet ein Parenchym, welches an der Innenseite aus dichtgefügtten polyedrischen Elementen, nach aussen hin aus sich abrundenden, durch Intercellularen von einander getrennten Zellen besteht. Vom Meristem der Wurzelspitze her regenerirt sich die Wurzelhaube fortwährend, während sie ihre peripheren Theile abstösst. Es geschieht dies bei Bodenzwurzeln durch Ablösung saftreicher Zellen (Fig. 90), bei Luftzwurzeln mit mächtig entwickelter Haube durch Abtrennung schalenförmiger, aussen trockener, an der Ablösungsstelle noch saftreicher Gewebsstücke.

Die physiologische Bedeutung der Wurzelhaube leuchtet wohl von selbst ein. Da die Meristeme der Wurzelspitze nicht gleich jenen der Stammspitze dicht mit anderen Organen (Blättern) bedeckt sind, welche sie vor Verdunstung und äusseren mechanischen Angriffen schützen, so muss hier ein besonderes

Gewebe, die Wurzelhaube, als Schutzorgan eintreten. Die Bodenwurzel ist dieses Schutzes umsomehr bedürftig, als sie zwischen den festen Bodentheilchen vordringt. Die Haube der Luftwurzeln hat bloß die Austrocknung der Meristeme zu verhindern. —

Fig. 90.



Vergr. 150. Längsdurchschnitt durch die Wurzelspitze von *Zea Mays*.
W Wurzelhaube, *i* jüngerer Theil. *z* sich ablösende Zellen derselben,
s Vegetationsspitze, *o* Oberhaut, deren ältere Zellen nach aussen
 stark verdickt sind, *p'* Periblem, *p* Plerom.

Jede Wurzel besteht aus Haut-, Grund- und Stranggewebe. Das Hautgewebe ist anfänglich stets ein Epiblem, welches bei länger ausdauernden Wurzeln später oft durch ein Periderm ersetzt wird. Das Grundgewebe bildet meist ein Parenchym. Das Stranggewebe ist in der Wurzel bloß durch Gefäßbündel repräsentirt.

Eine echte Wurzel, also ein Organ mit den schon ange deuteten anatomischen Eigenthümlichkeiten, ist nur den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen eigen. Die bei Moosen und Lagerpflanzen die Wurzeln substituierenden fadenförmigen Zellen oder Zellgruppen (Hastfasern, Rhizinen, Rhizoiden) sind, sofern

sie gleich der echten Wurzel der Befestigung des Organismus im Boden oder der Aufnahme der Nährstoffe dienen, immerhin im physiologischen, nicht aber im morphologischen Sinne als Wurzeln anzusehen. — Auch manchen Gefässkryptogamen (so z. B. unter den Lycopodiaceen den Psilotum-Arten), ja selbst einigen Phanerogamen (so z. B. der *Lemna arrhiza*, der *Corallorrhiza innata*) fehlen echte Wurzeln.

105. In den Wurzeln der Gefässkryptogamen vereinigen sich die Gefässbündel zu einem geschlossenen Ganzen, dem Centralcylinder; derselbe ist entsprechend seiner Zusammensetzung radiär gebaut und von einer Gefässbündelscheide umgeben. In seinem Innern liegen mehrere radial angeordnete Xyleme, und ebenso viele und in gleicher Weise gestellte Phloëme. Die Xyleme enthalten Gefässe, Tracheiden, auch Holzparenchymzellen, die Phloëme sind als Weichbast ausgebildet; die Xyleme erscheinen scharf von einander geschieden, hingegen sind je zwei benachbarte Phloëme mit einander verschmolzen oder undeutlich durch Parenchymzüge getrennt. Es erscheint am einfachsten, in der Wurzel dieser Pflanzen ebenso viele Gefässbündel anzunehmen als Xylemstrahlen anwesend sind. Indess wird von manchem Anatomen der Centralcylinder als ein centrales Gefässbündel angesehen, und dieses als monarch, diarch, triarch und polyarch bezeichnet, je nachdem 1, 2, 3 . . . radiäre Gefässgruppen darin nachweisbar sind. Gewöhnlich kommen zwei oder mehr Xylemstrahlen, selten nur einer (z. B. bei *Isoetes*) im Centralcylinder vor. — Der Centralcylinder liegt in der Regel central, nur selten (z. B. bei *Isoetes*) excentrisch.

Das Grundgewebe besteht gewöhnlich aus einem parenchymatischen, stärkeführenden Gewebe, welches, wie schon erwähnt, an der Gefässbündelgrenze in eine Gefässbündelscheide, gegen das Hautgewebe zu aber in ein Hypoderm umgewandelt ist. Letzteres unterscheidet sich vom übrigen Grundgewebe entweder nur durch die dichtere Fügung, oder durch den sklerenchymatischen Charakter der Elemente.

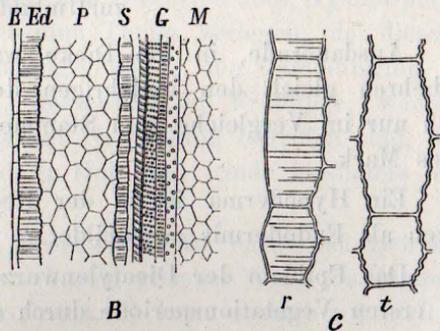
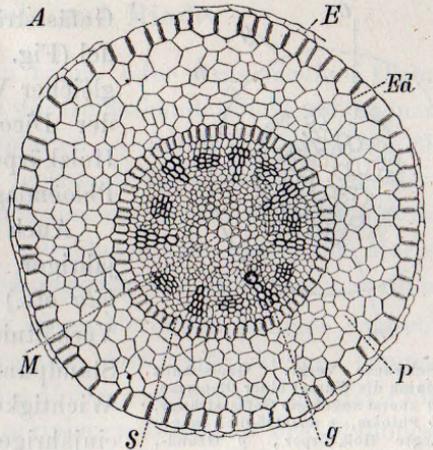
Die Wurzel dieser Gewächse ist von einem mit Wurzelhaaren versehenen Epiblem bedeckt. Periderm wird an derselben nie gebildet. Wohl übernimmt aber häufig das Hypoderm nach dem Absterben des Epiblems die Stelle des Hautgewebes.

106. Die Monocotylen zeigen in Betreff des concentrischen Baues der Wurzel eine grosse Uebereinstimmung mit

den Gefäßkryptogamen. Die Selbständigkeit der einzelnen, zu einem Centraleylinder vereinigten Gefäßbündel tritt hier noch schärfer hervor, da häufig inmitten der radiär angeordneten Stränge ein reich entwickeltes parenchymatisches Mark ausgebildet ist (Fig. 91). Auch existiren Monocotylenwurzeln, welche thatsächlich getrennte Gefäßbündel besitzen (*Pandanus* und einige Palmen). Als Hypoderma tritt entweder ein dichtgefügtes Parenchym oder eine Endodermis auf. Eine gemeinschaftliche Gefäßbündelscheide ist stets vorhanden.

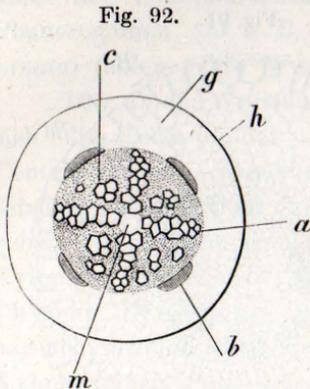
107. Die Wurzeln zahlreicher einjähriger Dicotylen, z. B. die von *Ranunculus acris*, unterscheiden sich von denen der Monocotylen nicht wesentlich. Anders ist es bei den Holzgewächsen, welche in der Wurzel einen dem Stamme gleichenden und in der gleichen Weise entstehenden Holzkörper ausbilden. Die diesbezüglichen, etwas complicirten anatomischen Verhältnisse lassen sich in folgender Weise am leichtesten begreifen. Die Wurzel bildet anfänglich radiäre Gefäßbündel mit scharf hervortretenden Gefäßsträngen (Fig. 92, *a*). Das zwischenliegende Gewebe bleibt auf meristematischer Stufe bis auf den gegen die Rinde gewendeten Theil, welcher als Weichbast ausgebildet wird. In dieser Entwicklungsstufe gleicht die Wurzel im anatomischen Baue noch vollständig jener von *Ranunculus*

Fig. 91.



B Vergr. 100, C 300. Durchschnitte durch die Luftwurzel von *Hartwegia comosa*. A Querschnitt, B radialer Längsschnitt, E Epidermis, theilweise abgeworfen, Ed Endodermis, P Rindenparenchym, S Gefäßbündelscheide, G Gefäße der radiären Gefäßbündel, M Mark, O Endodermiszellen, r im radialen Längsschnitt (wie in B), t im tangentialen Längsschnitt.

acris oder einer Monocotylenwurzel. Sobald aber diese Stufe erreicht ist, erzeugt das nach aussen vom Phloëm an den Seiten von den Gefässsträngen begrenzte Meristem einen Holzkörper; zwischen diesem und dem Phloëm ist mittlerweile ein geschlossener Cambiumring entstanden. Nunmehr liegen zwischen den radiären Gefässsträngen collaterale Bündel (Fig. 92, *b c*), deren Cambium in gleicher Weise, wie dies im Stamme der Dicotylen der Fall ist, einen Holzkörper mit jährlichen Holz- und Phloëmlagen entwickelt.



Schwache Vergr. Querschnitt durch die Wurzel einer Dicotylen. *a* zuerst angelegte Gefässstränge, *b* Phloëm, *c* nachträglich angelegte Holzkörper, *g* Grund-, *h* Hautgewebe, *m* Mark.

Auch die Wurzeln mancher einjähriger Dicotylen (*Urtica*, *Cucurbita* etc.) zeigen gleiche anatomische Verhältnisse. Dies erscheint vom Standpunkte der Descendenzlehre von Wichtigkeit. Man sieht, dass solche einjährige Gewächse die Disposition zur Umbildung in ausdauernde besitzen.

Ausdauernde, in die Dicke wachsende Dicotylenwurzeln entbehren gleich den einjährigen des Markes oder enthalten doch nur im Vergleiche zum Stamme ein sehr wenig ausgebildetes Mark.

Ein Hypodermis ist in der Regel vorhanden und nicht selten als Endodermis ausgebildet.

Das Epiblem der Dicotylenwurzeln wird häufig schon in der ersten Vegetationsperiode durch ein Periderm ersetzt.

Die Wurzeln der Gymnospermen stimmen anatomisch mit jenen der Dicotylen im Wesentlichen überein.

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass in den Wurzeln innerhalb der gemeinschaftlichen Gefässbündelscheide ein ein- oder mehrschichtiges zartes Gewebe, das Pericambium, liegt, von welchem die Anlage der Nebenwurzeln ausgeht, worüber indess erst im nächsten Bande die Rede sein wird.

A n h a n g.

1. Holz und Rinde.

108. In den Stämmen baum- oder strauchartiger Dicotylen und Gymnospermen liegen die Gefässbündel dicht nebeneinander, nur durch dünne Gewebsplatten — durch die primären Markstrahlen — von einander getrennt. Die Cambien der Gefässbündel sind mit dem Bildungsgewebe der primären Markstrahlen zu einem im Querschnitte geschlossen erscheinenden Meristem, dem Cambiumring (Verdickungsring der Dicotylen) verbunden.

Durch die Thätigkeit dieses Verdickungsringes entsteht im Innern des Stammes ein relativ stark entwickelter, compacter, markführender Cylinder, das Holz, nach aussen hin das Phloëm, welches mit den übrigen peripheren Geweben des Stammes die Rinde bildet. Der Stamm der Dicotylen und Gymnospermen lässt sich stets in diese beiden Theile zerlegen, da dieselben bloß durch das zarte Bildungsgewebe, den Cambiumring, mit einander verbunden sind. Namentlich im Frühlinge, wenn die Zellen des letzteren in starker Neubildung begriffen sind, kann die Zerlegung des Stammes in Holz und Rinde besonders leicht vorgenommen werden.

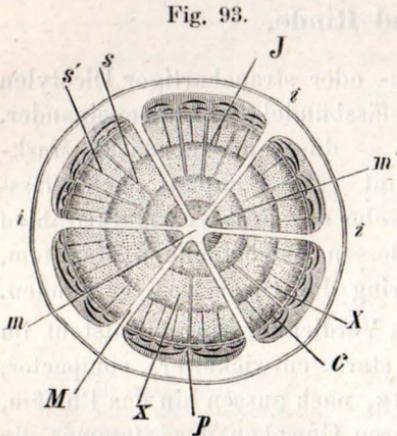
Auch in der Wurzel dieser Gewächse entwickelt sich frühzeitig ein Cambiumring, welcher in gleicher Weise Dauergewebe nach aussen und innen producirt. Es kann deshalb mit gleichem Rechte auch von Holz und Rinde der Wurzeln baum- und strauchartiger Dicotylen und Gymnospermen gesprochen werden.

109. An jedem querdurchschnittenen Holze lassen sich in der Regel folgende Theile schon mit freiem Auge unterscheiden: das Mark, die Jahrringe und die Markstrahlen. An vielen Hölzern (z. B. an *Juglans regia*, *Robinia Pseudoacacia*, *Ulmus campestris*) erkennt man ausserdem noch das Holzparenchym als tangential angeordnete hellere Gewebstreifen oder kleinere Fleckchen.

Ein Mark ist im Stammholze stets vorhanden; im Wurzelholze fehlt es entweder gänzlich (*Rhus Cotinus*) oder ist doch

relativ schwach entwickelt (*Sambucus nigra*). Der anatomische Bau dieses Gewebes wurde schon oben (S. 131) genügend erörtert.

Die Jahrringe des Holzes sind bei allen unseren Holzgewächsen scharf ausgeprägt und kommen dadurch zu Stande, dass die im Herbste gebildeten Holzzellen, die Herbstholzzellen, dickwandiger sind, als die an sie unmittelbar angrenzenden nächstjährigen Frühlingsholzzellen. In vielen Laubhölzern ist zudem das Frühlingsholz reicher an Gefäßen, als das Herbstholz und besitzt auch weitere Gefäße als dieses. Es ist begreiflich, dass im Holz von Bäumen, welche ununterbrochen weiter vegetiren, die Jahrringbildung ausbleiben muss. Das Holz von den Tropen- und Aequatorialländern angehörigen Bäumen bietet auch thatsächlich nur



Schematisch. Querschnitt durch einen dreijährigen Dicotylenstamm. *x* Xylem, *p* Phloëm, *c* Cambium, *i* Interfascicular-Cambium, *m* Mark, *m'* Markkrone, *M* primäre Markstrahlen, *J* Jahrringgrenze, *s* sekundäre Markstrahlen erster, *s'* zweiter Ordnung.

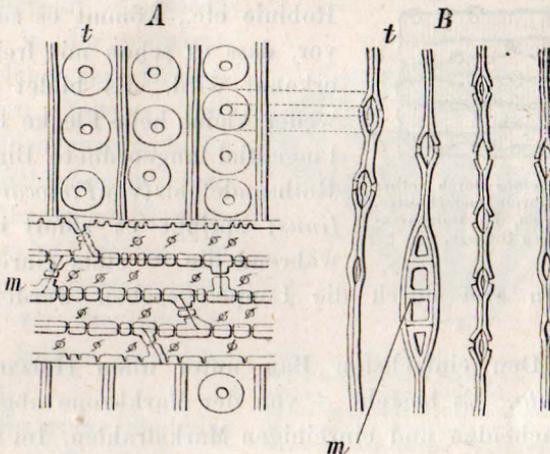
einen sehr undeutlichen oder keinen Ringbau dar.

Die Jahrringe zeigen einen übereinstimmenden Bau, bis auf den ersten, unmittelbar an das Mark anstossenden Holzring, welcher in seiner innersten Partie, der Markkronen, stets Ring- und Spiralgefäße enthält, während die später folgenden getüpfelte Gefäße führen (Laubhölzer) oder gänzlich gefässlos sind und statt der Gefäße Tracheiden enthalten (Nadelhölzer). Wenn Interfascicularholz gebildet wird, so nimmt dasselbe an der Bildung der Markkronen keinen Antheil (s. Fig. 85 u. 93).

Jedes Holz umschliesst zweierlei Markstrahlen, primäre und sekundäre; erstere gehören dem Grundgewebe an und reichen vom Mark bis zur primären Rinde, letztere hingegen liegen im Gefässbündel, setzen sich allerdings bis zur primären Rinde fort, nicht aber bis zum Marke, und sind desto kürzer, je jünger der Holzring ist, in welchem sie ihren Anfang nehmen. Je nachdem die sekundären Markstrahlen im ersten, zweiten, ... nten Jahresringe angelegt werden, bezeichnet man dieselben

als secundäre Markstrahlen der ersten, zweiten, . . . nten Ordnung. In der histologischen Zusammensetzung herrscht zwischen den primären und secundären Markstrahlen gewöhnlich kein Unterschied. Sie bestehen aus quer und radial im Stamme gelegenen,

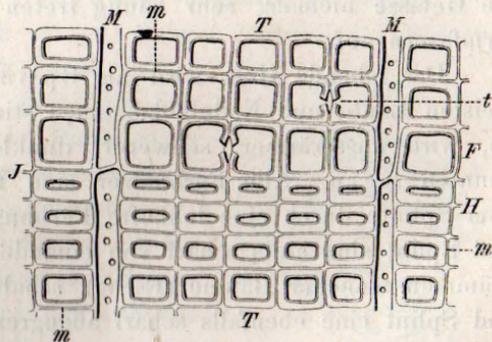
Fig. 94.



Vergr. 300. *A* radialer, *B* tangentialer Längsschnitt durch das Holz der Tanne. *t* Tracheiden mit Hoftüpfeln, *m* Markstrahl.

in die Länge gestreckten, mit verholzten Wänden versehenen stärkehaltigen Parenchymzellen. Die Markstrahlen bilden entweder eine Zellfläche (*Abies pectinata*, Fig. 94 u. 95; ferner *Populus*, *Salix* etc.) oder setzen sich aus mehreren bis zahlreichen Zellflächen zusammen (Eiche, Rothbuche etc.). In

Fig. 95.



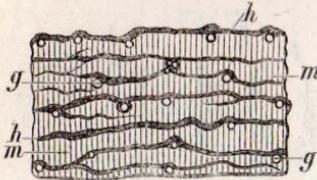
Vergr. 300. Querschnitt durch das Holz der Tanne (*Abies pectinata*). *T* *T* Holzzellen (Tracheiden), *J* Jahringrenze, *II* Herbstholz, *F* Frühlingsholz, *t* Hoftüpfel, *M* Markstrahlen, *m* Mittellamellen.

manchen Holzarten wechseln einfache und zusammengesetzte Markstrahlen mit einander ab (*Abies excelsa*).

Das Holzparenchym entsteht aus Cambiumzellen durch Quertheilung und besteht aus parenchymatischen, parallel zu

den Holzfasern gewöhnlich gestreckten, mit verholzten Wänden versehenen Zellen. Gleich den Markstrahlencellen führen sie zur Zeit der Winterruhe Reservestoffe, gewöhnlich Stärke. Manchen Holzarten fehlt das Holzparenchym gänzlich (*Taxus baccata*).

Fig. 96.



Loupenansicht eines durch rothes Sandelholz geführten Querschnittes. *mm* Markstrahlen, *hh* Holzparenchym, *gg* Gefässe.

Meist tritt es nur spärlich auf. In einigen Holzarten, z. B. in der Ulme, Robinie etc., kömmt es so reichlich vor, dass es schon mit freiem Auge erkannt wird. Es bildet dann entweder kleine helle Flecke oder helle, tangential angeordnete Binden. Im Rothsandelholz (von *Pterocarpus santalinus*) springt es sofort in's Auge, während die — stets einreihigen — Markstrahlen erst durch die Loupe gesehen werden können (Fig. 96).

110. Den einfachsten Bau unter allen Holzarten zeigt *Taxus baccata*. Es besteht — von der Markkrone abgesehen — nur aus Tracheiden und einreihigen Markstrahlen. Im Holze der meisten übrigen Coniferen treten ausserdem noch mehrreihige Markstrahlen und spärliches Holzparenchym auf. Dem Holze der Laubgewächse fehlen neben den schon genannten Elementen die Gefässe niemals, sehr häufig treten ausserdem noch Libri-formfasern auf.

Das lebende Holz wird als Splint bezeichnet. In den meisten Laub- und Nadelholzbäumen stirbt das Holz im Innern ab, wird wasserärmer, schwerer, dunkler, es bildet den sogenannten Kern. Alle Farbhölzer sind Kernholz, welches sich vom Splinte durch eine lebhaftere Färbung unterscheidet. Kern und Splint sind stets scharf von einander geschieden. In den Stämmen mancher Bäume (Esche) schaltet sich zwischen Kern und Splint eine ebenfalls scharf abgegrenzte, stets an der Färbung erkennbare Holzschichte ein, das Reifholz.

111. Es existiren zahlreiche baumartige Dicotylen und Cycadeen, deren Holz im anatomischen Baue von dem der gewöhnlichen wesentlich abweicht. Immerhin ist aber die Zahl der Gewächse mit anomalem Holzbaue im Vergleiche zu denen mit normalem eine verschwindend kleine.

Die Anomalie ist bei diesen Gewächsen in sehr verschiedener Weise ausgeprägt, kömmt aber meist dadurch zu Stande,

dass nach kürzerer oder längerer Thätigkeit des normalen Verdickungsringes Folgemeristeme in Form eines oder mehrerer neuer Verdickungsringe entstehen, welche die Holzbildung fortsetzen.

So bildet sich im Stamme von *Cocculus laurifolius* nach mehrjähriger Thätigkeit des normalen Verdickungsringes, und zwar ausserhalb desselben ein neuer in der primären Rinde, welcher neue Gefässbündel mit Xylem- und Phloëmtheilen entwickelt. Es ist begreiflich, dass in einem sich so aufbauenden Stamme Phloëmgewebe mitten im Holzkörper auftreten müssen, was für die meisten anomalen Hölzer charakteristisch ist.

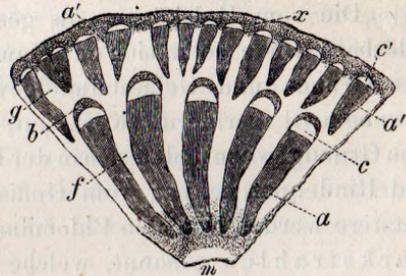
Bei mehreren Sapindaceen (*Serjania*, *Paullinia* etc.) entstehen im querdurch-

schnitten gedachten Stamme mehrere Verdickungsringe, z. B. um einen Haupttring ein Kranz kleinerer, von denen jeder nach innen Holz, nach aussen Phloëm entwickelt (Fig. 98). Noch deutlicher als in dem früher angeführten Falle sieht man hier Gewebe, die sonst nur in der Rinde anzutreffen sind, an der Zusammensetzung des Holzkörpers Antheil nehmen.

Diese beiden einfachen Fälle mögen den anomalen Bau des Holzes anschaulich machen; auf ein weiteres Eingehen in die einschlägigen, meist sehr complicirten anatomischen Verhältnisse muss hier verzichtet werden.

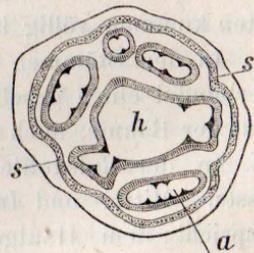
112. Das Wort Rinde wurde von jeher in der Anatomie in verschiedenem Sinne genommen: als Ausdruck für das Hautgewebe (besonders für das Periderm), ferner für die ausserhalb der Gefässbündel gelegenen Grundgewebstheile („primäre Rinde“,

Fig. 97.



Vergr. 5. Partie aus dem Querschnitt durch einen mehrjährigen Stamm von *Cocculus laurifolius*. *a* Xylem, *b* Phloëm, *c* Cambium der normalen (primären) Gefässbündel, *f* primärer Markstrahl, *a'* sekundäre, aus einem Folgemeristem entstandene Holzbündel, *g* Markstrahl zwischen den sekundären Bündeln, *m* Mark. (Nach Schacht.)

Fig. 98.



Vergr. 10. Querschnitt durch den jungen Stamm von *Serjania caracasana*. Innerhalb des Sklerenchymringes der Haupttring *h* mit vier Aussenringen. (Nach Nägeli.)

s. oben S. 131), sodann gleichbedeutend mit dem gesammten Bast eines Stammes („secundäre Rinde“), endlich als Bezeichnung für alle ausserhalb des Verdickungsringes befindlichen Gewebeschichten.

Nur in letzterem Sinne ist hier von Rinde die Rede, also von jenem Gewebecomplex, welcher auch im gewöhnlichen Leben, in der Rohstofflehre und Pharmakognosie als Rinde angesprochen wird.

Die vom Holzkörper als geschlossene Gewebemasse leicht ablösbare Rinde setzt sich aus Hautgewebe, ferner aus Antheilen des Grund- und Gefässbündelgewebes zusammen. Als Hautgewebe tritt Periderm (Korkhaut, später oft auch Borke) auf; vom Grundgewebe finden sich in der Rinde Collenchym, Sklerenchym und Rindenparenchym, vom Gefässbündel die Phloëmtheile vor. Letztere werden von den Phloëmmarkstrahlen, gewöhnlich Bastmarkstrahlen genannt, welche die Fortsetzung der im Holze verlaufenden Markstrahlen — Holzmarkstrahlen — bilden, auseinander gehalten.

Der Phloëmtheil der Rinden ist gleich dem Holzkörper geschichtet und besteht gewöhnlich aus abwechselnden Schichten von Bastbündeln und Siebröhrenbündeln (Weichbast). Die älteren (äusseren) Phloëmschichten sind gewöhnlich reicher an Bastzellen, als die jüngeren (inneren). Oft nimmt die Bildung der Bastbündel successive ab, so dass in späteren Jahren nur sehr schmale Bastfaserbündel gebildet werden (Ulme) und die inneren Phloëmlagen in manchen Fällen nur aus Weichbast bestehen (Oleander). Selten kommen völlig bastfaserfreie Rinden vor (*Canella alba*).

In den Stämmen der meisten Laubbäume bilden die Bastfaserbündel einen geschlossenen Cylindermantel. Es ist dies der Bast der Bäume, auch Bastrinde („secundäre Rinde“) genannt.

In der Rohstofflehre und Pharmakognosie ist häufig von Aussen-, Mittel- und Innenrinde die Rede. Die Aussenrinde entspricht dem Hautgewebe, die Mittelrinde dem Grundgewebesantheil, die Innenrinde dem Gefässbündelantheil, also dem Phloëm der Rinde. Selbstverständlich werden die Bastmarkstrahlen auch zur Innenrinde gezählt.

2. Betrachtungen über die Arten der Gewebe.

113. Vom Standpuncte der beschreibenden Anatomie erweist sich die Eintheilung der Gewebe in die drei oben

geschilderten Gattungen: Haut-, Grund- und Stranggewebe sehr zweckentsprechend; wir haben gesehen, dass sich die Organe der Pflanzen, z. B. die Blätter, Stämme und Wurzeln trotz der Mannigfaltigkeit ihres inneren Baues ohne Zwang auf diese drei Gewebegattungen zurückführen lassen.

Die einzelnen Formen dieser Gattungen bilden entweder ein gleichartiges Ganze, sie sind einfache Gewebe, wie die Oberhaut, das parenchymatische Grundgewebe, die Collenchymstränge etc. und bestehen entweder aus monomorphen oder polymorphen Elementen, oder sie setzen sich aus ungleichen Theilen zusammen, wie die Gefässbündel des Dicotylenstammes, welche in der Regel aus Xylem, Cambium, Weichbast und Bastbündel bestehen, von denen jeder Theil selbst wieder ungezwungen als ein einfaches Gewebe aufgefasst werden kann. Die einzelnen Formen der Gewebegattungen sind also entweder einfache Gewebe oder bestehen aus solchen.

Die einzelnen an dem Aufbaue eines ganzen Organs antheilnehmenden Gewebegattungen bilden ein Gewebesystem, genauer gesagt, ein anatomisches Gewebesystem. So die sämtlichen Gefässbündel eines Blattes, Stammes, das gesammte Haut- oder Grundgewebe eines Organs.

Nun bildet aber auch das Holz und die Rinde des Stammes eine besondere anatomische Einheit, welche sich unter keinen der bis jetzt definirten Begriffe unterordnen lässt, da sich dieselben aus verschiedenen Theilen, selbst heterogenen Gewebegattungen aufbauen, mithin genetisch nicht zusammengehören. Dennoch ist diese Vereinigung keine zufällige, sondern folgt einem dem Weiterbestande der Organe dienenden Principe. Solche Gewebeeinheiten können als unecht zusammengesetzte Gewebe oder Gruppengewebe bezeichnet werden. Hierher gehört die Rinde der Dicotylen und Gymnospermen, der Bast der Dicotylen, welcher ausser dem Bastgewebe (Bastbündel) noch die dem Grundgewebe angehörigen primären Bastmarkstrahlen enthält, das Holz der Dicotylen und Gymnospermen, welches sich aus den Xylemen der Gefässbündel und Grundgewebstheilen (primäre Markstrahlen) zusammenfügt, u. s. w.

So lassen sich also die Gewebe vom rein morphologischen Standpunkte aus betrachten und unterscheiden, wobei entweder auf den Bau allein oder aber auch auf die Entwicklung Rück-

sicht genommen wird. Es giebt aber noch eine andere ganz fruchtbare Auffassungsweise der Natur der Gewebe, welche die Beziehung zwischen deren morphologischen Verhältnissen und ihrer physiologischen Leistung aufzuklären trachtet. Dieser physiologische Standpunct gelangte erst in den letzten Jahren zur Geltung, und so wird es verständlich, dass in der Aufstellung und Begründung physiologischer Gewebssysteme noch vieles zu thun übrig geblieben ist. Die consequente Durchführung des Principis führte bereits zu bedeutungsvollen Resultaten, die sich indess bloß auf ein Gebiet beschränken, nämlich auf das mechanische Gewebssystem. (Schwendener, 1874.)

Es wurde schon oben (S. 97) constatirt, dass gewisse histologische Elemente des Pflanzenkörpers sich durch besondere mechanische Eigenschaften, vor Allem durch grosse Festigkeit auszeichnen und in der Pflanze ausschliesslich oder doch vorwiegend mechanischen Zwecken dienen. Es sind dies die mechanischen Zellen, zu denen die Bastzellen, Librifasern und Collenchymzellen gehören. Diese Zellen dienen in der Pflanze den Zwecken der Baumechanik; sie sind zu diesem Behufe durch hohes Tragvermögen, d. i. durch grosse absolute Festigkeit innerhalb der Grenzen vollkommener Elasticität ausgezeichnet und nehmen in den einzelnen Organen der Pflanze Antheil an Constructionen, welche je nach Bedürfniss der Zug-, Druck- oder Biegefestigkeit dienen.

In welcher Weise die mechanischen Zellen sich in den Pflanzen zu baumechanischen Constructionen (mechanische Gewebssysteme) vereinigen, kann hier nicht näher erörtert werden, und nur um diese Betrachtung durch Thatsachen zu beleben, seien einige Beispiele angeführt. Die zugfesten Organe (Wurzeln, submerse Organe) sind mit axilen Strängen mechanischer Zellen versehen. Submerse oder unterirdische Organe mit reichentwickelten Intercellularen zwischen zartem Parenchym werden durch hohle Bastcylinder druckfest gemacht. Die biegefesten Organe sind in höchst mannigfaltiger Weise construirt. Die mechanischen Zellen bilden z. B. häufig Hohlcylinder (Gräser) und erreichen bei einem Minimum an Materiale eine relativ grosse Biegefestigkeit, oder sie sind den Gitterbrücken vergleichbar, mit Gurtungen aus mechanischen Zellen versehen, während die Füllmasse — entsprechend dem Gitterwerke einer Brücke — aus minder festem

Materiale (Parenchym etc.) besteht u. s. w. Man sieht überall die Principien der Baumechanik in der Vereinigung und Anordnung der mechanischen Zellen realisirt, zum Beweise, dass dieselben ein mechanisches Gewebesystem bilden.

Es werden bei dieser Betrachtungsweise eine Reihe von sonst unverständlichen anatomischen Thatsachen klar, vor Allem das Schwankende in dem Auftreten des Bastes, was früher zu so viel Verwirrung in der Anatomie Anlass gegeben hat; es tritt der Bast (Bastfaserbündel) eben dort auf, wo er nöthig ist; isolirt oder mit dem Gefässbündel verknüpft, ausserhalb oder innerhalb des Xylems u. s. w. So klärt es sich auf, warum die Triebe unserer Holzgewächse häufig nur so lange Bast bilden, als die Biegungsfestigkeit für sie Werth besitzt, nämlich bevor ein massiver Holzkörper ausgebildet ist, u. s. w.

Gleich dem mechanischen, existiren noch andere physiologische Gewebssysteme, so das Assimilationssystem (grünes Parenchym), das System für Durchlüftung, Wasserleitung, Secretion etc., die alle noch eines genauen Studiums harren.

Dass bei niedrig organisirten Pflanzen den einzelnen Geweben verschiedene Functionen zufallen, bei einzelligen beispielsweise alle organischen Leistungen von einer Zelle besorgt werden, ist selbstverständlich. Aber auch bei den höchstorganisirten Pflanzen existiren zweifellos Gewebe, die gleichzeitig ganz verschiedenen Zwecken dienen. Es werden demnach bei diesen Pflanzen die physiologischen Gewebssysteme mit mehr oder weniger klarem Gepräge hervortreten und für einzelne Gewebe gar keine spezifische physiologische Rolle gefunden werden können. Man sieht also, dass das physiologische Princip nicht zur Aufstellung eines Systems der Gewebe benützt werden kann. Dies ist indess auch gar nicht bei Aufstellung physiologischer Gewebssysteme massgebend. Es wird hierbei vielmehr beabsichtigt, die natürlichen Beziehungen zwischen den morphologischen Verhältnissen der Gewebe und der physiologischen Function in einfacher und übersichtlicher Weise zum Ausdruck zu bringen.

Zweiter Theil.

Physiologie.

Erster Abschnitt. Chemismus der lebenden Pflanze.

1. Zu den wichtigsten Lebensfunctionen der Pflanze gehört die Umwandlung anorganischer Stoffe in organische. Diese chemische Umbildung kömmt nicht nur der Pflanze selbst zugute, indem sie hierbei an Substanz gewinnt, sondern auch den Thieren, welchen bekanntlich die Fähigkeit, organische Körper aus unorganischen zu bilden, abgeht.

Das Vermögen, aus unorganischen Stoffen organische zu erzeugen, kömmt den Pflanzen in ungleichem Masse zu; während die einen — wie sich später zeigen wird, die chlorophyllhaltigen — nur unorganische Nahrung aufnehmen und durch chemische Umwandlung derselben die gesammte organische Substanz ihres Körpers aufbauen, müssen die anderen, z. B. die Pilze, vorwiegend organische Nahrung aufnehmen, doch kömmt ihnen gewöhnlich die Fähigkeit zu, gewisse anorganische Stoffe, z. B. Ammoniak oder Salpetersäure zu assimiliren, nämlich in stickstoffhaltige organische Substanz umzusetzen.

Um einen Einblick in die Processe des Stoffumsatzes der lebenden Pflanze zu gewinnen, ist es nothwendig, erstens die wichtigsten chemischen Individuen, welche die Pflanze producirt, zweitens die Nahrungsmittel, welche von ihr aufgenommen werden, endlich drittens die Processe, durch welche die letzteren in jene chemischen Stoffe umgesetzt werden, kennen zu lernen.

I. Die chemische Zusammensetzung der Pflanze.

2. Die Zahl der chemischen Individuen, welche die Pflanzenwelt hervorbringt, ist gewiss eine ausserordentlich grosse. Mehr als tausend dieser Körper sind aus der Pflanze bereits dargestellt worden. Nichtsdestoweniger verschwindet diese Zahl zweifelsohne gegen das Heer der factisch existirenden. Man denke nur an die so ausserordentlich verschiedenen Gerüche der verschiedenen Pflanzentheile, die durch bestimmte, aber bisher meist noch nicht gekannte organische Stoffe bedingt werden; ein Gleiches gilt von den Pigmenten u. s. w.

Es soll hier nur auf die wichtigsten Pflanzenstoffe hingewiesen werden, auf solche, welchen eine allgemeinere Verbreitung im Pflanzenreiche zukömmt oder bezüglich welcher eine bestimmte physiologische Rolle bereits nachgewiesen wurde.

3. Für das Verständniss des Chemismus der Pflanze ist die Thatsache von Wichtigkeit, dass jedes organisirte Gebilde eine sehr complicirte chemische Zusammensetzung hat. So haben neuere chemische Untersuchungen der Plasmodien gelehrt, dass dieselben ausser Eiweisskörpern noch zahlreiche andere chemische Individuen enthalten (Reinke, 1880) und es lässt sich annehmen, dass dem Protoplasma der Pflanzenzelle, dem Zellkerne, der protoplasmatischen Grundlage der Chlorophyllkörner, kurzum allen Protoplasmagebilden eine ähnliche complexe Zusammensetzung zukomme. — Ein Gleiches gilt für die Zellwand. Um aus irgend einem bloss mehr aus Zellwänden zusammengesetzten Pflanzengewebe chemisch reine Cellulose darzustellen, sind sehr complicirte Methoden erforderlich, um alle die neben der Cellulose auftretenden Stoffe zu beseitigen. Nicht anders verhält es sich mit den organisirten Inhaltsstoffen der Zelle, z. B. mit der Stärke, welche man früher für ein chemisches Individuum hielt. Nun weiss man aber, dass sie aus mehreren isomeren Kohlenhydraten besteht, aber auch gefärbte Substanzen führt; denn um die Stärke in reinweissem Zustande zu gewinnen, muss sie gewissen Bleichverfahren unterworfen werden; der Geruch des Kleisters spricht für die Gegenwart riechender chemischer Individuen; Mineralbestandtheile (Kalisalze etc.) lassen sich in der Stärke stets nachweisen.

4. Der Wassergehalt lebender Pflanzentheile übertrifft stets bedeutend die Trockensubstanzmenge. Wachsende Organe

führen gewöhnlich 80—90 Procent Wasser. Aber auch ausgewachsene noch lebende Theile sind reich an Wasser; so enthält das Splintholz 30—50, völlig ausgebildete Blätter 60—70, fleischige Wurzeln und Früchte 70—90 Procent Wasser. In manchen Pilzen fand man 92—98 Procent Wasser. — Ruhende keimfähige Samen haben im lufttrockenen Zustande einen durchschnittlichen Wassergehalt von 10 Procent. Lufttrockene, aber doch noch gährungs- und wachstumsfähige Hefe enthält 10 bis 13 Procent Wasser. Abgestorbene Pflanzentheile sind stets hygroskopisch und häufig sogar noch quellbar, freilich im minderen Grade als lebende. Kernholz, lufttrockener Splint, Borken der Bäume enthalten doch noch 8—15 Procent Wasser, manchmal sogar darüber.

5. Mineralische Bestandtheile. Jede Pflanze lässt nach dem Verbrennen Mineralbestandtheile zurück, desgleichen jedes Organ und jedes Gewebe. Da auch jede Art von Zellen, soweit dieselben zur Aschenbestimmung herangezogen werden können (Pollenkörner, Sporen, Hefe etc.), unverbrennliche Substanz enthalten, so lässt sich der Satz aussprechen, dass jede Pflanzenzelle mineralische Bestandtheile führt.

Die Menge der mineralischen Bestandtheile der Pflanzen ist eine höchst verschiedene. Viele Pflanzen liefern nur wenige Aschenprocente, bezogen auf Trockensubstanz. Doch kann der Procentgehalt bis auf nahezu 70 steigen (*Chara foetida*). — Blätter sind gewöhnlich reicher an anorganischen Stoffen als Stengel und Wurzel, die Rinde reicher als das Holz, die Oberhaut der Stengel und Blätter reicher als die übrigen Gewebe dieser Organe. Im Allgemeinen findet man in den einzelnen Pflanzen, ihren Organen und Geweben die Mineralmenge zwischen engen Grenzen schwanken.

In physiologischer Beziehung ist die Thatsache von Wichtigkeit, dass jede Pflanzenasche Kali, Kalk, Schwefelsäure und Phosphorsäure enthält und unter den mineralischen Bestandtheilen der grünen Pflanzen neben den genannten Substanzen stets noch Magnesia und Eisen zu finden sind. — Sehr häufig findet sich in den Aschen Chlor — selbstverständlich an Metalle gebunden — ferner Kieselsäure, Natron und Mangan. — Seltener finden sich die folgenden Elemente vor: Jod, Brom, Fluor, Lithium, Rubidium, Baryum, Strontium, Aluminium, Kupfer, Blei, Silber, Arsen, Zink, Nickel und Cobalt. — Jod, in Landpflanzen

selten, kömmt neben Brom an Natrium und Magnesium gebunden, in Strand- und Meerespflanzen, besonders in Algen häufig vor.

In welcher Verbindungsform die Mineralbestandtheile in der lebenden Pflanze auftreten, ist zum grossen Theile nicht bekannt. Die Asche giebt darüber selbstverständlich keine Auskunft, da vor allem die organischsauren Salze beim Verbrennungsacte in die kohlen sauren Verbindungen umgewandelt wurden und auch die reinen Mineralverbindungen bei der Verbrennung Veränderungen erleiden.

Dass der Kalk in den Zellen häufig als oxalsaure Verbindung vorkömmt, lässt sich durch die unmittelbare Beobachtung constatiren (s. Anatomie, S. 49); desgleichen das Auftreten von kohlen saurem Kalk. — Auch die im Zellsaft reichlich gelösten Salze können leicht nachgewiesen werden, hingegen lassen sich die meisten übrigen im lebenden Gewebe auftretenden Mineralverbindungen den Pflanzen gar nicht entziehen, so dass man über die Form, in welcher dieselben in den Pflanzengeweben auftreten, gar nicht unterrichtet ist.

6. Das Kali findet sich, wie schon erwähnt, in allen Pflanzen vor, tritt höchstwahrscheinlich in jeder Zelle auf und wurde selbst in organisirten Inhaltskörpern der Zelle, z. B. in der Stärke gefunden. Die Kalimenge ist aber in verschiedenen Pflanzen und deren Theilen eine sehr verschiedene. Kalireiche Pflanzen werden als Kalipflanzen bezeichnet. Maisstengel enthalten 1·7, Weizenstengel 4·7, die oberirdischen Theile von Wermuth 7·3, hingegen Fichtenholz bloss 0·04 Procent Kali; alles auf Trockensubstanz bezogen. Das oxalsaure Kali und andere im Zellsafte gelöste organisch-saure Kalisalze lassen sich leicht nachweisen; im Uebrigen können die Kaliverbindungen bis auf das als Begleiter der Eiweissstoffe auftretende phosphorsaure Kali aus den lebenden Pflanzentheilen nicht in unveränderter Form abgetrennt werden, so dass man über die Art dieser Verbindungen noch im Unklaren ist. — In stärke- und eiweissreichen Organen kommen relativ reichlich Kaliverbindungen vor.

Das dem Kali so nahestehende Natron findet sich in den Landpflanzen trotz seiner grossen Verbreitung im Boden nur in kleiner Menge vor. Bohnen, welche auf kali- und natronreichem Boden cultivirt werden, liefern eine kalireiche, hingegen natronarme Asche; denn wiegt man die gesammten Kali- und Natronverbindungen als Chloride, so findet man, dass die Asche 0·5

Chlorkalium, hingegen bloß 0·002 Procent Chlornatrium enthält. Wichtig ist auch die Thatsache, dass die Natronverbindungen in gleichmässiger Weise in den Geweben vertheilt sind, während die Kaliverbindungen in bestimmten Geweben concentrirt sind. Viele Aschen von Landpflanzen wurden natronfrei gefunden. Hingegen kommen Natronverbindungen reichlich in Strand- und Meerespflanzen vor.

Alle Pflanzen sind kalkhaltig; aber in verschiedenem Masse. Pflanzen, die ein starkes Kalkbedürfniss haben, nennt man Kalkpflanzen. Hierzu gehört z. B. der Weinstock und der Tabak; es wurde constatirt, dass diese Gewächse auf kalkarmen Boden nicht gedeihen. Die Bedeutung des Kalkes äussert sich schon in seinem Zug nach bestimmten Organen, und zwar nach den chlorophyllreichsten; dem entsprechend findet man den Kalk am reichlichsten in den Blättern. Hiermit im Zusammenhange steht die Thatsache, dass chlorophyllfreie Pflanzen arm an Kalk sind.

Auch die Magnesia ist nicht gleichmässig in der Pflanze vertheilt; man findet sie am reichlichsten in den Samen.

Eisen ist ein nie fehlender Bestandtheil grüner Pflanzen und seit Langem ist bekannt, dass auf völlig eisenfreiem Boden die Pflanze nicht ergrünt.

Mangan fehlt in vielen Pflanzen, ist aber in manchen constant und in nicht unerheblicher Menge gefunden worden, so z. B. im Lärchenholze. Ein Gleiches gilt für das Aluminium und für alle anderen schon früher genannten Metalle. Für alle diese nicht constanten Mineralbestandtheile der Pflanzen ist es bezeichnend, dass sie von manchen Pflanzenspecies aus dem Boden aufgenommen werden, von andern nicht. So nimmt z. B. *Juniperus communis* aus dem Boden keine Thonerdeverbindung auf, hingegen *Lycopodium complanatum* aus demselben Boden so reichlich, dass 38 Procent der Asche reine Thonerde sind.

Eines der wichtigsten Elemente der Pflanze ist der Phosphor, welcher als Phosphorsäure in jeder Pflanzenasche vorkömmt. Gewöhnlich tritt der Phosphor als Phosphorsäure an Basen gebunden in der Pflanze auf und ist erwiesenermassen Begleiter der Eiweissstoffe. Wandern diese aus bestimmten Geweben in andere aus, so gehen die Phosphate mit. Die Wichtigkeit der Phosphate für die Pflanze ergibt sich aus der gün-

stigen Wirkung phosphorsäurereicher Düngmittel (Superphosphat) auf das Gedeihen der Pflanze, wie aus der Thatsache, dass dieselben in bestimmten Organen in relativ grossen Mengen angesammelt werden. Asche von Halmen der Getreidearten enthält bloss 1—8 Procent Phosphorsäure, die Asche der Getreidekörner hingegen 15—52 Procent. Bedenkt man, dass die in den Samen angehäufte Phosphorsäure die Stengel passiren musste, so wird der Zug der Phosphorsäure nach den Samen durch diese Zahlen deutlich.

Die Thatsache, dass jede Pflanzenzelle Schwefel enthält, ist verständlich, während es uns beispielsweise nicht klar ist, warum sie stets Kali enthält. Ersteres wird sofort begreiflich, wenn man bedenkt, dass keine Pflanzenzelle ohne Eiweissverbindungen existiren kann, an deren chemischer Zusammensetzung stets Schwefel Antheil nimmt.

Der Schwefel findet sich in der Pflanze auch in jener Form vor, in welcher er aus dem Boden aufgenommen wurde, nämlich in Formen schwefelsaurer Salze. Diese lassen sich der Pflanze stets entziehen, durch Wasser, welches 1 Procent Salz- oder Salpetersäure enthält. Erschöpft man die Pflanze mit salzsäurehaltigem Wasser und verbrennt man sie hierauf, so erhält man stets eine schwefelsäurehaltige Asche, zum Beweise, dass der Schwefel in der Pflanze noch in anderer Form, denn als Sulphat vorhanden sein muss. Ausser den Eiweisskörpern existiren noch andere schwefelhaltige von der Pflanze hervorgebrachte organische Verbindungen, von welchen indessen erst später die Rede sein wird.

Sehr viele Pflanzen enthalten Kieselsäure, namentlich Gramineen, Equiseten und Diatomaceen. In der Asche von Getreidekörnern wurden 50, in der von Equisetenstengeln bis 60 Procent Kieselsäure aufgefunden. Pflanzen, welche reich an Kieselsäure sind, werden als Kieselpflanzen bezeichnet.

Manche Pflanzen nehmen selbst auf kieselsäurereichem Boden, neben Kieselpflanzen vegetirend, nichts oder nur Spuren von diesem Körper auf (viele Compositen). Die Kieselsäure findet sich vorwiegend im Hautgewebe vor, die Zellmembranen durchdringend (vergl. über Kieselenskelette: Anatomie, S. 35). Da dieser Körper, so weit die Beobachtungen reichen, stets in der in Kali löslichen Modification auftritt und durch dieses Mittel die Kieselsäure sich den Geweben entziehen lässt, so ist nicht daran zu

zweifeln, dass sie als Infiltrationsproduct der Zellwand anzusehen ist. Auch Verbindungen der Kieselsäure treten im Pflanzenkörper auf, so wurde in den bekannten Steinsamen, den Früchten von *Lithospermum officinale* eine Verbindung von kieselurem mit kohlenurem Kalk aufgefunden. — Die Angabe, dass die Festigkeit der Stengel von Kieselpflanzen in dem Kieselsäuregehalt begründet sei, ist irrthümlich und beispielsweise enthält die Trockensubstanz des bekanntlich ausserordentlich festen spanischen Rohrs (*Calamus Rotang*) bloss 0·8 Procent an Kieselsäure; die Festigkeit der Pflanzentheile findet in dem Auftreten von mechanischen Zellen (Anatomie, S. 65) eine ausreichende Erklärung, diese sind aber gewöhnlich kieselurefrei. Die Steifheit der Gramineenblätter und die Starrheit der Equisetenstengel ist aber zweifellos im Gehalt an dieser Substanz begründet.

Von den seltener und nur in kleinen Mengen in den Pflanzen auftretenden Grundstoffen bietet das Fluor ein grösseres Interesse dar, indem sich hierdurch der Gehalt der Knochen und Zähne an Fluorverbindungen erklärt. Fluorsilicium und andere Fluorverbindungen wurden in Gräsern und Equiseten, ferner im Rosmarin und in den Vegetationsorganen von *Lycopodium complanatum* aufgefunden.

7. Organische Verbindungen der Pflanze. Erhitzt man die Trockensubstanz der Pflanzen bei Luftabschluss, so erhält man bekanntlich Kohle. Die Menge derselben beträgt, auf Trockengewicht bezogen, im Mittel etwa 50 Procent. Diese Kohle rührt von den organischen Verbindungen her, die alle Kohlenstoffverbindungen sind, diesen Grundstoff aber in verschiedenen Gewichtsmengen enthalten. In den am reichlichsten in der Pflanze auftretenden Körpern, in den Kohlenhydraten und Eiweisskörpern beträgt der Kohlenstoffgehalt 44—53 Procent. Höher ist er in den Fetten; in Terpenen, z. B. im Terpentinöl steigt er bis nahezu 90 Procent, während er in Oxalsäure nur etwa 25 Procent ausmacht.

Die ausserordentlich grosse Zahl der vom pflanzlichen und thierischen Organismus erzeugten, der künstlich dargestellten und der überhaupt möglichen organischen Verbindungen ist bekanntlich in der Natur des Kohlenstoffes begründet, dessen Atome sich in weit höherem Masse mit einem Theile ihrer Verbindungseinheiten untereinander zu verbinden vermögen, als die Atome der übrigen Elemente. Da die freien Verbindungseinheiten der Kohlen-

stoffatomgruppen durch Wasserstoff oder organische Radicale substituierbar sind, so ergibt sich, dass eine ungemein grosse Zahl von Kohlenstoff-Verbindungen (organischen Verbindungen) möglich ist.

8. Zu den wichtigsten organischen Verbindungen, die wir in jeder Pflanzenzelle finden, gehören die Kohlenhydrate, Fette und Eiweisskörper, die wir deshalb zuerst besprechen wollen.

Unter den Kohlenhydraten spielen im Haushalte der Pflanzen die wichtigste Rolle: die Cellulose, die Granulose und die Zuckerarten. Die Cellulose bildet das feste Gerüste der Pflanze; seltener fungirt sie als Reservesubstanz (s. Anatomie, S. 19), z. B. im Endosperm von *Phytelephas*, wo sie nichts destoweniger bloss als Bestandtheil der Wand auftritt. Die Granulose bildet mit Cellulose gemengt in Form von Stärkekörnern die wichtigste Reservesubstanz der Pflanze. Ueber diese beiden Kohlenhydrate ist das in physiologischer Beziehung Wichtigste schon in der Anatomie mitgetheilt worden. — Die Zuckerarten kommen im Zellsafte sehr häufig gelöst vor. Sie sind den Reservesubstanzen zuzuzählen. Die wichtigsten Arten sind der Rohrzucker (*Saccharose*), welche die Trommer'sche Kupferprobe nicht reducirt; der Traubenzucker (*Dextrose*) und der Fruchtzucker (*Laevulose*), zwei reducirte Zuckerarten, von denen die erstere die Polarisationssebene nach rechts, die letztere nach links dreht. Der Rohrzucker kömmt in Grasstengeln, im Frühlingssafte vieler Bäume (reichlich in manchen Ahornen), in der Runkelrübe etc. vor. Traubenzucker ist als alleinige Zuckerart bis jetzt noch in keinem Pflanzentheile aufgefunden worden. Fruchtzucker für sich oder mit Traubenzucker gemengt findet sich in süssen Früchten, Samen etc. vor. Rohrzucker geht durch Säuren in ein Gemenge von Trauben- und Fruchtzucker über. Dieses in Pflanzen so häufig auftretende Gemenge, Invertzucker genannt, kömmt in süssen Pflanzensäften am häufigsten vor. Es wird angenommen, dass aller Trauben- und Fruchtzucker der Pflanzenzellen sich aus Rohrzucker durch Invertirung gebildet habe, was auch sehr wahrscheinlich ist, da Säuren oder invertirend wirkende Fermente in den meisten Pflanzenzellen vorkommen. Rohrzucker ist nicht gährungsfähig, wohl aber wird er durch das Ferment der Hefe invertirt, also in Trauben- und Fruchtzucker übergeführt, welche beide Zuckerarten gährungsfähig sind.

Das als Reservesubstanz fungirende, im Zellsafte aufgelöst vorhandene Inulin wurde schon oben besprochen (Anatomie, S. 52). Das gleichfalls aufgelöst vorkommende Dextrin ist im Pflanzenreiche sehr verbreitet, findet sich aber stets nur in kleiner Menge vor.

Von den gleichfalls zu den Kohlenhydraten gehörigen Gummiarten sind das Bassorin, das Arabin und Cerasin zu nennen. Dieselben treten als Bestandtheile der Zellwand in bestimmten Pflanzen auf, z. B. das Bassorin in Astragalus-Arten, das Arabin in echten Akazien, das Cerasin in Kirschbäumen. Bassorin ist ein reines Kohlenhydrat, während das Arabin die Verbindung eines Kohlenhydrates, der Arabinsäure, mit Kalk, das Cerasin eine Verbindung des Kohlenhydrates Metagummi-säure mit derselben Basis ist. Den Gummiarten nahe verwandte Kohlenhydrate sind die Pflanzenschleime, auch sie finden sich gewöhnlich nur in der Zellwand vor.

9. Die Eiweisskörper (Proteïnsubstanzen) bilden die höchstzusammengesetzten chemischen Individuen des Pflanzenkörpers. Sie bestehen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel. Während das letztgenannte Element nach neueren Untersuchungen an dem Aufbau der Eiweisskörper Antheil nimmt, kann dies, der älteren Meinung entgegen, vom Phosphor nicht ausgesagt werden. Wohl aber treten Phosphate als Begleiter mancher Eiweisskörper (z. B. der Caseïne) auf und befördern deren Löslichkeit.

Die chemische Constitution der Eiweisskörper ist noch im Dunkeln, wohl aber kennt man ihre Zersetzungsproducte, nämlich: Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Asparaginsäure, Glutaminsäure, flüchtige Fettsäuren u. n. a., was für die Genesis dieser Substanzen, wie sich später herausstellen wird, von Wichtigkeit ist.

Die wichtigsten zu den Eiweisskörpern gehörigen Körpergruppen sind das Albumin, die Pflanzencaseïne und die Pflanzenfibrine. — Das Albumin findet sich im Zellsaft, desgleichen in den Milchsäften in löslicher, im übrigen in unlöslicher Modification vor. Albuminhaltige Zellsäfte gerinnen bei 60—70° C. Von den Pflanzencaseïnen ist das relativ sehr leicht lösliche und stark klebende Conglutin, welches beispielsweise in den Mandeln und Lupinen vorkömmt, das in reichlicher Menge, zu meist in unlöslicher Form in vielen Leguminosensamen auftretende Legumin und das im Kleber der Getreidearten beobachtete Glü-

tencasein hervorzuheben. Gelöste Caseine coaguliren in der Wärme nicht, wohl aber durch Einwirkung von Säuren; unlösliche können durch alkalische Flüssigkeiten in Lösung übergeführt werden. In sauren Zellsäften kann mithin kein gelöstes Casein bestehen. So erklärt es sich, dass in den meist sauer reagirenden Zellsäften von Parenchymzellen das Legumin gewöhnlich nur in der unlöslichen Modification auftritt. Von den Fibrinen ist als das wichtigste das gleichfalls im Kleber der Gramineen vorkommende Glutenfibrin zu nennen. Es ist durch seine Löslichkeit in Alkohol ausgezeichnet und unterscheidet sich im trockenen Zustande durch seine Zähigkeit von dem Legumin, welches eine brüchige, leicht zerreibliche Masse bildet. Von Albumin und Casein ist es, wie das Pflanzenfibrin überhaupt, dadurch unterschieden, dass es beim Kochen mit Schwefelsäure weit weniger Glutamin- und Asparaginsäure als diese liefert.

Die Eiweisskörper bilden den wichtigsten Bestandtheil der Trockensubstanz des Protoplasmas, woraus es sich erklärt, dass jugendliche Gewebe und überhaupt protoplasmareiche Gewebe stets reich an diesen Substanzen sind. So kömmt es auch beispielsweise, dass die Samen viel (Leguminosensamen oft 20 bis 30 Procent), ausgewachsene Blätter (Gerste 1·7 Procent, Roggen 2·0 Procent) und ausgewachsene Stengel (Gerste 0·8, Roggen 0·9 Procent) nur wenig Eiweisskörper führen. — Die Hauptmasse der Trockensubstanz — bis 70 Procent — des Aleurons und der Krystalloide (s. Anatomie, S. 43, 44) besteht aus Eiweisskörpern.

Im Anschluss an die Eiweisskörper sei hier einiger Säureamide und Amidosäuren gedacht, die wir als Zersetzungsproducte der Eiweisskörper kennen gelernt haben, die, neueren Untersuchungen zufolge, zum Theile auch in der lebenden Pflanze auftreten, und da sie in genetischer Beziehung zu diesem wichtigen Körper stehen, unser Interesse in Anspruch nehmen. — Schon das Auftreten der Asparaginsäure unter den Zersetzungsproducten der Proteinsubstanzen deutet auf eine genetische Beziehung des Asparagins zu diesen Körpern. Wie sich später herausstellen wird, ist eine solche thatsächlich vorhanden. Es genüge hier, auf das ausserordentlich häufige Vorkommen des Asparagins in den Pflanzen (namentlich in etiolirten Keimlingen, wo sich die Menge in einzelnen Fällen bis auf 15 Procent der Trockensubstanz steigert) hinzuweisen. Das Asparagin (= Amidobern-

steinsäureamid = $C_4 H_8 N_2 O_3$) ist in Wasser löslich, in Alkohol unlöslich; durch letzteren kann es direct in den Zellen nachgewiesen werden, wo es auf Zusatz dieses Körpers krystallinisch herausfällt. Von weiteren hierher gehörigen Körpern sei noch des Glutamins, des Tyrosins und Leucins Erwähnung gethan, die alle in Keimlingen der Wicken neben Asparagin aufgefunden wurden und wie dieses im Zellsafte gelöst vorkommen. Auch in anderen, bei Lichtabschluss vegetirenden, unter normalen Verhältnissen chlorophyllhaltigen Pflanzen, ferner in einigen Pilzen, sind diese Körper beobachtet worden.

Die Bedeutung der Eiweissstoffe wird begreiflich, wenn man bedenkt, dass sie die Hauptbestandtheile des Protoplasmas bilden, an welches die wichtigsten Functionen des Lebens der Organismen geknüpft sind. Zudem fungiren sie in Form des Aleurons und der Krystalloide als Reservestoffe.

10. Die Fette sind Verbindungen von Fettsäuren mit Glycerin, die in den Pflanzen vorkommenden gewöhnlich Triglyceride. Die gewöhnlichsten Fettsäuren der in der Pflanze vorkommenden Glyceride sind Palmitin-, Stearin- und Oleinsäure. Ihre leichte Löslichkeit in Aether, Schwefelkohlenstoff und Benzol ist bekannt und erleichtert ihre Nachweisung. Die kleinsten Mengen dieser Glyceride können durch die Akroleinprobe aufgefunden werden. Verdunstet man das Aetherextract von Pflanzentheilen und unterwirft es der trockenen Destillation durch starke Erhitzung, so entsteht bei Gegenwart von Fetten zufolge Zersetzung des Glycerins ein ungemein intensiv und höchst unangenehm riechender Körper, das Akrolein.

Die meisten Pflanzenfette sind bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und werden dann Oele genannt. Seltener sind sie bei gewöhnlicher Temperatur fest, z. B. das Fett der Cacaobohne. Die Oele absorbiren Sauerstoff und werden dabei entweder unter Ausscheidung von Kohlensäure fest, es sind dies die trocknenden Oele (Fett des Leinsamen etc.), oder sie bilden hierbei flüchtige, meist übelriechende Fettsäuren, behalten aber ihren flüssigen Charakter, es sind dies die relativ so häufig vorkommenden nicht trocknenden Oele (Oel der Mandeln, Oliven etc.).

Die natürlichen Fette enthalten nebenher noch andere Substanzen, unter denen als sehr häufige Begleiter freie Fettsäuren zu nennen sind. Manche Oele enthalten Cholesterin (das Oel der Mandeln und Oliven, vieler Getreidefrüchte und Leguminosen-

samen). In einigen Pflanzenölen (Erbsensamen etc.) wurde auch gelöster Phosphor aufgefunden.

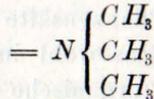
In kleinen Mengen scheinen die Fette in jedem Protoplasmakörper enthalten zu sein und einen Theil der sogenannten Körnchen des Protoplasmas zu bilden. Reichlich, in Mengen bis 56 Procent (Samen von *Sesamum orientale*) finden sich die Fette als Reservesubstanz in Samen vor, denen sie, wenigstens in kleinen Quantitäten, wohl stets zukommen. Selten treten sie in unterirdischen Organen (z. B. in den Knollen von *Cyperus esculentus*, im Rhizom von *Aspidium*) und Pilzen (Mutterkorn) reichlicher auf und spielen auch hier die Rolle von Reservesubstanzen. Die sogenannten Wachsüberzüge der Oberhäute sind der Hauptsache nach Fettefflorescenzen (s. Anatomie, S. 84—85).

11. Organische Säuren gehören zu den verbreitetsten Pflanzenstoffen. Fast alle Pflanzensäften reagiren sauer, der Zellsaft des lebenden Parenchyms wohl immer. Diese saure Reaction wird entweder durch organische Säuren oder durch saure organisch-saure Salze, z. B. durch freies oxalsaures Kali (Zellsaft von *Oxalis acetosella*) bedingt. Die Zahl der in Pflanzenkörpern vorkommenden organischen Säuren ist gewiss eine sehr grosse; bis jetzt wurden bereits über 200 aufgefunden. Die Chemiker geben gewöhnlich an, dass die Apfelsäure die verbreitetste Pflanzensäure sei, da sie von ihnen am häufigsten — in etwa 250 Pflanzen — aufgefunden wurde. Dem stehen aber die Beobachtungen der Botaniker entgegen, welche die Gegenwart der Oxalsäure in den meisten Pflanzen vermuthen, indem oxalsaurer Kalk (s. Anatomie, S. 49) einige wenige Pflanzenfamilien (Gramineen und Equisetaceen) abgerechnet, in fast allen übrigen Pflanzen beobachtet wurde. Sehr verbreitet in den Zellsäften parenchymatischer Gewebe, namentlich der Früchte, sind Citronensäure und Weinsäure.

Auch einige der niederen Glieder der Fettsäurereihe, namentlich aber die Ameisensäure, kömmt ausserordentlich häufig in Pflanzengewebe vor (in den Blättern von *Sempervivum tectorum*, in Brennesseln, Tamarindenfrüchten etc.). Seltener wurde die Essigsäure in Geweben beobachtet. Doch wurde sie bei der Keimung zahlreicher Samen, ferner frei und an Kalk oder Kali gebunden in mehreren Früchten mit Sicherheit aufgefunden. Auch Propion- und Buttersäure wurden in Früchten gefunden. Die drei letztgenannten Fettsäuren sind auch als Assimila-

tionsproducte einiger gährungserregender Pilze aus der Abtheilung der Schizomyceten (des sogenannten Essigsäure-, Propionsäure- und Buttersäurefermentes) bekannt. Die wichtigsten in den Pflanzenfetten auftretenden Fettsäuren wurden schon (Seite 164) genannt.

12. So allgemein verbreitet und so wichtig für das Pflanzenleben die organischen Säuren sind, so wenig Bedeutung scheinen hingegen die Alkaloide zu haben. Man kennt wohl schon eine beträchtliche Zahl derselben, aber noch keine Beziehung zu dem Lebensprocesse der Pflanze. Man unterscheidet sauerstofffreie Alkaloide, welche als Aminbasen aufzufassen sind, ferner sauerstoffhaltige; erstere sind flüchtig, letztere nicht, krystallisiren aber meist gut. Zu den ersteren gehört das stark und unangenehm riechende, im Pflanzenreiche weitverbreitete Trimethylamin



(im Kraute von *Chenopodium olidum*, in Runkelrübenblüthen, Buchensamen, Mutterkorn etc.), zu den letzteren die bekannten Substanzen: Morphin, Strychnin, Chinin, Atropin etc., die alle nur in einzelnen Pflanzenarten oder doch in sehr beschränktem Masse im Pflanzenreiche auftreten.

13. Schon wegen der Häufigkeit des Vorkommens in den Pflanzen, aber auch ihrer Eigenschaften halber verdienen die Glycoside einige Beachtung. Nach der Meinung der Chemiker enthalten die meisten Pflanzen diese Körper. Thatsache ist, dass über hundert Glycoside im Pflanzenreiche aufgefunden wurden. Diese Substanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie sich durch Einwirkung bestimmter Körper (Säuren oder Fermente) in Zucker und einen indifferenten Körper spalten. — Zu den verbreitetsten Glycosiden gehört das Amygdalin = $C_{20}H_{27}NO_{11}$ (in den Blättern, Blüthen und Samen zahlreicher Pomaceen und Amygdaleen), welches durch die Einwirkung eines Ferments (Emulsin) in Blausäure, Bittermandelöl und Zucker zerfällt; das Saponin (in den Seifenwurzeln und den Wurzeln zahlreicher anderer Sileneen, in der Quillajarinde, im Samen von *Agrostemma Githago* etc.) und das unter den Coniferen so verbreitete Coniferin, welches bei der Spaltung das in der Vanille vorkommende Vanillin neben Harz und Zucker bildet. Auch das Phloridzin scheint häufig vorzukommen, da ein Spaltungsproduct

desselben, das Phloroglucin (s. Anatomie, S. 53) bereits sehr häufig im Pflanzenreiche beobachtet wurde, desgleichen das Glycosid des in vielen Pflanzen beobachteten Indigos, das Indican. Bemerkenswerth ist, dass auch ein schwefelhaltiger, den Charakter einer Säure an sich tragender Körper in diese Gruppe gehört, die Myronsäure, welche an Kali gebunden in Senf- und anderen Cruciferensamen auftritt und durch ein Ferment (Myrosin) in Schwefelcyanallyl (Senföl), Zucker und schwefelsaures Kali zerlegt wird. — Die Rolle, welche die Glycoside in den lebenden Pflanzen spielen, ist noch fast ganz unaufgeklärt; es wurde nur die Vermuthung ausgesprochen, dass die stark riechenden Zersetzungsproducte, welche bei der Keimung glycosidhaltiger Samen, z. B. der Senfsamen, auftreten, insofern von biologischer Bedeutung sind, als sie den Angriff samenfressender Thiere abwehren.

Einige der im Pflanzenreiche so verbreiteten Gerbstoffe z. B. das Tannin, gehören den Glycosiden an. Die Gerbstoffe werden nach ihrem Verhalten gegen Eisensalze in eisengrünende und eisenbläuende eingetheilt. Sie finden sich in den Rinden der meisten Gewächse, auch in Blättern (Sumach), Blüten (*Caryophyllus aromaticus*), Früchten und in den meisten Gallen. In lebenden Pflanzentheilen treten sie im Zellsafte gelöst auf. Selbst in ganz jugendlichen Geweben werden häufig Gerbstoffe angetroffen.

14. Aetherische Oele sind sehr verbreitet und finden sich in den verschiedensten Pflanzentheilen: Blättern, Wurzeln, Rhizomen, Früchten, Samen etc. vor, entweder bestimmte Zellen erfüllend (in Blütenblättern der Rosen) oder in Tröpfchenform im Zellsafte suspendirt, oder in besonderen intercellularen Secretbehältern. Die meisten gehören in die Kategorie der Terpene ($C_{10}H_{16}$), z. B. das Terpentinöl. Es giebt aber auch sauerstoffhaltige ätherische Oele. Die Zahl dieser Verbindungen ist eine ungemein grosse bei sehr ähnlicher Zusammensetzung. In manchen Pflanzen kommen mehrere isomere ätherische Oele vor, z. B. in den Citrus-Arten, welche in den Blättern, Blüten, unreifen und reifen Früchten häufig verschiedene dieser Körper enthalten, die aber offenbar in genetischem Zusammenhange stehen. Auch verschiedene nicht isomere, dieser Kategorie angehörige Substanzen finden sich in einer und derselben Pflanze vor, so z. B. in den Blättern des Kampferbaumes das Kampferöl $C_{10}H_{16}$,

im Holze der hieraus durch Oxydation hervorgegangene Kampfer $C_{10} H_{16} O_2$,

Sehr verbreitet, namentlich in Pflanzen bestimmter Familien (Coniferen, Amyrideen, Guttiferen, Umbelliferen etc.) sind die Harze. Die meisten sind amorph, einige, z. B. die in unseren Coniferen gebildete Abietinsäure ($C_{44} H_{64} O_5$) krystallisirt. Alle sind stickstofffrei, doch von hohem Gehalt an Kohlenstoff und durch geringe Sauerstoffmengen charakterisirt, ferner durch ihre Löslichkeit in Alkalien, Alkohol, Aether, Schwefelkohlenstoff, durch ihre Unlöslichkeit im Wasser, endlich durch ihr eigenthümliches „harziges“ Aussehen. Sie treten seltener in geschlossenen Zellen, als in intercellularen Secretbehältern auf.

Den Harzen stehen die in Rinden so ausserordentlich häufig vorkommenden Phlobaphene (Rindenfarbstoffe) nahe. Auch sie sind stickstofffrei, lösen sich in Alkalien und Alkohol, sind in Wasser unlöslich. In sehr vielen Rinden scheint ein Phlobaphen von der Zusammensetzung $C_{10} H_{10} O_4$ vorzukommen. Man findet sie bloss in den Zellwänden aufgespeichert.

In fleischigen Pflanzentheilen, besonders Früchten und Wurzeln, finden sich die aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehenden, durch Alkalien und Säuren in Lösung zu überführenden und beim Kochen in Wasser gelatinirenden Pectinstoffe vor.

15. Chlorophyll und verwandte Farbstoffe. Das Chlorophyll (Blattgrün), der grüne Bestandtheil der Chlorophyllkörper (s. Anatomie, S. 44), gehört zu den verbreitetsten und bezüglich des Lebens der Pflanzen zu den wichtigsten Pflanzenstoffen, dessen chemische Natur aber trotz zahlreicher Untersuchungen bis nun nicht aufgeklärt wurde. Das Vorkommen dieser Substanz ist schon in der Anatomie (S. 45) genügend betont worden.

Zieht man grüne Pflanzentheile mit Alkohol aus, so erhält man eine intensiv smaragdgrüne Lösung, welche begreiflicher Weise ausser Chlorophyll noch andere im Alkohol lösliche Pflanzenbestandtheile enthält. Schüttelt man diese Rohchlorophylllösung mit Benzol (oder Xylol, Toluol, fettem Oel, Terpentinöl etc.) aus, so geht der grüne Bestandtheil in das Ausschüttlungsmittel über, während im Alkohol ein gelber Körper, das Xanthophyll, zurückbleibt. Das Chlorophyll ist durch seine rothe Fluor-

rescenz, ferner durch ein charakteristisches Absorptionsspectrum (s. Anatomie, S. 46) ausgezeichnet.

Die Angaben über die chemische Zusammensetzung des Chlorophylls variiren sehr. Ausser Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff werden von einigen Autoren auch Stickstoff oder Eisen oder beide als im Molekül dieser Substanz enthalten, angegeben. Neuestens will man auf Grund von lange andauernden Proce-
duren, welche die Möglichkeit einer Zersetzung nicht ausschlies-
sen, gefunden haben, dass das Chlorophyll krystallisire, eisenfrei
sei und nach der Formel $C_{19}H_{22}N_2O_2$ zusammengesetzt sei.
— Der Umstand, dass das Chlorophyll sehr leicht zersetzlich ist,
und neben demselben zahlreiche, von ihm schwer trennbare Kör-
per vorkommen, ist der Grund, warum es bis jetzt noch nicht
gelang, seine chemische Natur mit Sicherheit festzustellen.

Das Chlorophyll ist leicht zersetzlich. Am Lichte verfärbt
es sich rasch in Folge Oxydation, deshalb leicht in allen jenen
Lösungsmitteln, welche, gleich dem Alkohol oder Terpentinöl,
viel, langsam in jenen, welche gleich dem Aether wenig Sauer-
stoff absorbiren. Im Dunkeln zersetzen sich die Lösungen des
Chlorophylls selbst bei Luftzutritt nicht. Selbst sehr verdünnte
organische Säuren verändern das Chlorophyll, die Lösung wird
missfarbig, hingegen nimmt auf reichlichen Zusatz einer starken
Säure die Flüssigkeit eine intensiv grüne Farbe an, die von
einem Körper herrührt, der schon nach dem spectroscopischen
Verhalten nicht mehr als Chlorophyll anzusehen ist. — Das
Chlorophyll ist ein reducirender Körper; Eisenoxydsalze werden
von demselben sofort in Oxydulsalze übergeführt.

Bemerkenswerth ist auch das starke Tinctionsvermögen des
Chlorophylls, wesshalb zur Darstellung von Chlorophyll ein relativ
sehr grosses Quantum von grünen Pflanzentheilen erforder-
lich ist.

Die Chlorophyllkörper verdanken einer Lösung des Farb-
stoffes ihre Tinction. Obgleich es sich nicht direct nachweisen lässt,
so ist es wahrscheinlich, dass fettes Oel als natürliches Lösungs-
mittel des Chlorophylls fungirt. So wie Chlorophylllösungen im
Lichte zerstört werden, so auch der grüne Farbstoff der Chlo-
rophyllkörper; und so wie die ersteren im verdünnten Zustande
viel leichter der Wirkung des Lichtes verfallen, so werden junge,
noch wenig ergrünte Chlorophyllkörner viel rascher durch das
Licht entfärbt, als völlig ausgebildete, stark tingirte. Deshalb

findet man die jungen Chlorophyllkörner auch stets durch besondere Schutzrichtungen vor starker Lichtwirkung geschützt. Dazu gehören dichte Filzüberzüge, unter deren Schutz die Entwicklung des Chlorophylls im Parenchym vieler Blätter vor sich geht; lebhaft ergrünte ausgebildete Blätter decken jüngere, noch wenig ergrünte u. s. w.

Als constanter Begleiter des Chlorophylls tritt das schon oben genannte Xanthophyll auf, welches ein anderes Absorptionsspectrum zeigt (drei Absorptionsbänder in der stark brechbaren Hälfte des Spectrums) und dadurch ausgezeichnet ist, dass es mit Salzsäure zusammengebracht eine blaugrüne Farbe annimmt. Mit dem Xanthophyll stimmt das Etiolin, d. i. der gelbe, in Weingeist lösliche Bestandtheil sogenannter etiolirter Pflanzen, d. i. solcher ergrünungsfähiger Gewächse, welche im Finstern auferzogen wurden, überein.

Auf die genetische Beziehung des Etiolins zum Chlorophyll wird erst später eingegangen werden.

Dem Etiolin nahe verwandt ist der die gelbe Farbe zahlreicher Blüten bedingende Farbstoff, das Anthoxanthin.

Zu den verbreitetsten Farbstoffen der Pflanzen gehört ferner das Anthokyan. Die meisten roth, violett oder blau gefärbten Blüten, Blätter, Stengel, Früchte sind durch diesen Farbstoff tingirt. (Ueber die Reaction dieses Körpers siehe Anatomie, Seite 52.)

Einiger anderer, in physiologischer Beziehung wichtiger, chemisch noch ungenau erforschter Pflanzenstoffe wird später noch Erwähnung gethan werden.

II. Die Nahrungsmittel der Pflanze.

16. Da sich die Pflanze aus von geschlossenen Häuten umkleideten Zellen aufbaut, so ist es begreiflich, dass sie nur gasförmige und flüssige Nahrungsmittel aufzunehmen vermag und dass feste Stoffe nur im gelösten Zustande in ihren Körper eintreten können. Eine Ausnahme machen nur nackte pflanzliche Protoplasmakörper, z. B. die Plasmodien der Myxomyceten, welche auch feste organische Partikelchen in ihren Leib aufnehmen und den unverbrauchten Rest nach aussen wieder abgeben.

Nicht alle Pflanzen nehmen die gleichen Nahrungsmittel auf. Es lassen sich vielmehr nach der Natur der Nahrungsmittel

zunächst folgende zwei Kategorien von Pflanzen unterscheiden: 1. grüne, selbstständig lebende Pflanzen; sie allein sind befähigt, aus durchwegs unorganischer Nahrung ihren Leib aufzubauen, also organische Substanz zu produciren. Diese Pflanzen nehmen ihre Nahrung aus den Medien, in welchen sie vegetiren, also in der Regel aus dem Boden und aus der Atmosphäre, wohl auch, wenn sie nämlich submerse Organe besitzen, aus dem Wasser. 2. Chlorophylllose Pflanzen, welche entweder nur organische Nahrung vertragen (echte chlorophylllose Schmarotzer, wie *Lathraea squammaria*, ferner chlorophylllose von verwesenden Pflanzentheilen sich nährende Gewächse, sogenannte Humusbewohner, wie *Monotropa hypopitys*), oder welche wie die Pilze ausserdem noch stickstoffhältige, unorganische Stoffe, nämlich Ammoniak und Salpetersäure zu assimiliren vermögen. — Intermediär verhalten sich chlorophyllführende Humusbewohner (*Epipogium Gmelini*, *Neottia Nidus avis* etc.), grüne Schmarotzer, endlich die sogenannten insectenfressenden (fleischverdauenden) Pflanzen, welche ihren Stickstoffbedarf durch thierische Nahrungsmittel (durch die Weichtheile gefangener Insecten) decken.

17. Es sollen nun zunächst die unorganischen, also die Nahrungsmittel der grünen Pflanzen in Betracht gezogen werden.

Diese Nahrungsmittel der Pflanzen stammen aus der Atmosphäre und dem Boden, unter Umständen aus dem Wasser. Die Luft enthält bekanntlich etwa 21 Vol. Procent Sauerstoff und an 79 Vol. Procent Stickstoff, bloss 0·04 Procent Kohlensäure, die aber für die grünen Pflanzen von höchster Wichtigkeit ist, ferner Spuren von Salpetersäure und Ammoniak, welche für die Ernährung der Pflanzen eine ganz untergeordnete Bedeutung haben. Auf den Wasserdampf und seine wechselnden Mengen in der Atmosphäre soll hier ebenso wenig eingegangen werden, wie auf die in der Luft suspendirten festen Theilchen, da dieselben keine Nahrungsmittel der Pflanzen bilden.

Die natürlichen von Pflanzen bewohnten Wässer enthalten die Bestandtheile der Atmosphäre, aber in anderen Mengenverhältnissen absorbirt, ferner sehr verdünnte Lösungen der später zu betrachtenden Bodensalze.

18. Für das Verständniss der Pflanzenernährung ist die den Bemühungen der Agriculturchemiker zu dankende Kenntniss der

chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens nöthig. Es können hier nur die allerwichtigsten diesbezüglichen Auffindungen hervorgehoben werden.

Man hat zwischen Urboden und Vegetationsboden zu unterscheiden. Der erstere besteht aus den Verwitterungsproducten der Gesteine und gestattet, wie bekannt, nur einen sehr spärlichen Vegetationsanflug. Durch Zersetzung der auf solchem Boden vegetirenden Pflanzen mischen sich den zerfallenden Gesteinen noch Huminsubstanzen bei und so entstehen nach und nach Vegetationsböden (Heide-, Wald-, Feldboden etc.).

Durch die Verwitterung der allgemein verbreiteten Gesteine (Gneis, Syenit und verwandte, Kalk, Dolomit, Gyps und des wohl in kleinen Mengen, aber allverbreiteten Apatits etc.) gelangen Salze in den Boden, welche für die Pflanze von Bedeutung sind oder doch mehr minder reichlich von ihr aufgenommen werden. Gneis, Syenit und Verwandte liefern Kieselsäure, Kali, Eisenoxyd, Thonerde; alle übrigen der genannten Kalk, der Dolomit zudem Magnesia, der Gyps Schwefelsäure, der Apatit Phosphorsäure und Chlor. Wir sehen, dass die verbreitetsten Gesteine auch jene Basen und Säuren liefern, welche wir in ganz allgemeiner Verbreitung in der Pflanzenasche finden. Denn die selten als Mineralbestandtheil der Pflanze vorkommende Thonerde abgerechnet, kommen alle übrigen genannten Körper so gut wie in jeder Pflanzenasche vor. Es ist unschwer, sich die Herkunft jener Salze, welche für die Pflanze Natrium, Mangan und die anderen, weniger regelmässig oder nur selten vorkommenden oben genannten in der Asche nachweisbaren Grundstoffe liefern, klar zu machen.

Die Verwitterung kommt in erster Linie wohl durch Einwirkung des Wassers und der Atmosphärien auf die Gesteine zu Stande. Aber auch die ungleiche Ausdehnungsfähigkeit der an der Zusammensetzung der Gesteine Antheil nehmenden Minerale in Folge wechselnder Temperatur, ja selbst die Vegetation der Pflanzen beeinflussen diesen Process. So corrodiren die Wurzeln zahlreicher Pflanzen in Folge Ausscheidung organischer Säuren den Kalkstein und andere Gesteine. Es wurde auch constatirt, dass manche an sich unlösliche Gesteinsbestandtheile (z. B. gewisse Bestandtheile des Buntsandsteins, Basalts etc.) von Pflanzenwurzeln aufgenommen werden, mithin durch Ausscheidungen der letzteren in lösliche Form gebracht worden sein mussten. Das Zersprengen

von massigen Gesteinen durch in deren Spalten eingedrungene Wurzeln ist bekannt.

Manche im Boden häufig vorkommende Salze sind nicht einfach Verwitterungsproducte der Gesteine, wie z. B. das schwefelsaure Kali, die Ammoniaksalze, der salpetersaure Kalk und die übrigen salpetersauren Salze. Das schwefelsaure Kali entsteht gewöhnlich durch Zersetzung des so häufig als Verwitterungsproduct auftretenden kohlen-sauren Kali mit schwefelsaurem Kalk (Gyps). Die Ammoniaksalze bilden sich bei der Zersetzung stickstoffhaltiger organischer Substanzen des Bodens. Bei Gegenwart starker Basen (Kali, Kalk, Magnesia etc.) wird das Ammoniak durch den atmosphärischen Sauerstoff zu Salpetersäure oxydirt, welche sich an die genannten Basen bindet.

19. Die Vegetationsböden setzen sich aus gröberen Gesteinskörnern und einer feinen Verwitterungsmasse zusammen, erstere bilden das Skelet, letztere die Feinerde des Bodens, welche theils aus verwitterten Mineralen, theils aus kleinen Humustheilchen besteht. Je reicher der Boden an Feinerde ist, desto besser gedeiht die Pflanze auf demselben. Sie ermöglicht eine feste Einwurzelung der Pflanze im Boden, in ihr geht die Bildung der Bodensalze am raschesten vor sich, sie bedingt die hohe wasserhaltende Kraft und das Absorptionsvermögen des Bodens für Wasserdampf, Gase und Bodensalze. Gerade die letztgenannte Eigenthümlichkeit des Bodens ist für das Leben der Pflanze von Wichtigkeit. Zahlreiche Salze werden durch die Feinerde des Bodens zurückgehalten, so dass sie bei der Filtration nur in äusserst verdünnten Lösungen durchgehen. Hieraus folgt aber, dass im Boden nur sehr verdünnte Lösungen dieser Salze bestehen können. Erfahrungsgemäss verträgt aber, wie später noch näher auseinandergesetzt werden wird, die Pflanze nur sehr verdünnte Lösungen von Salzen. Da nun gerade die im Boden allgemein verbreiteten Salze (besonders die Verbindungen des Kali, der Magnesia und des Kalkes, ferner das Ammoniak und die Phosphorsäure in Form der verschiedensten Verbindungen) von der Feinerde absorhirt werden, so leuchtet die Bedeutung der letzteren für das Pflanzenleben sofort ein. Die Feinerde erschwert aber weiter die Erschöpfung des Bodens an Salzen, was in Anbetracht der später zu begründenden Thatsache, dass einige der Bodensalze, namentlich die im Boden nur spärlich vertretenen

Phosphate, für die Entwicklung der Pflanze unbedingt nöthig sind, ebenso schwer in's Gewicht fällt.

Die Wärmeverhältnisse des Bodens üben einen beträchtlichen Einfluss auf die in demselben wurzelnde Pflanze aus. Die dunkle Färbung des Bodens bedingt eine hohe Erwärmungsfähigkeit desselben, namentlich bei directer Besonnung. Die Wärmeleitung nimmt mit dem Gehalt an Feinerde schon aus dem Grunde ab, als hiermit die Menge an Luft, welche die Wärme nur in ausserordentlich geringem Grade leitet, zunimmt. Besonders stark wird die Wärmeleitungsfähigkeit des Bodens durch Gehalt an Kalk, Magnesia und Humussubstanzen herabgestimmt. Mit der Zunahme an Wasser steigt selbstverständlich die Wärmeleitungsfähigkeit des Bodens. In nicht zu feuchtem Waldboden geht die Entwicklung der Wurzeln selbst zur Zeit der Winterruhe fort und ist ein Erfrieren von Wurzeln in einem solchen Boden niemals noch constatirt worden, während in schlechtem, steinigem Boden diese Erscheinung um so leichter eintreten kann, als die Wurzeln gegen Temperaturerniedrigung sich viel empfindlicher als oberirdische Organe erweisen.

Je reicher der Boden an Huminsubstanzen, desto hygroskopischer ist er. Quarzsand absorbirt gar keinen Wasserdampf; Kalk- und Thonböden nur in geringem Grade; reiner Humus aber so reichlich und mit solcher Energie, dass die Wasseraufnahme mit einer durch die Beobachtung leicht festzustellenden Temperaturerhöhung verknüpft ist. — Gase werden vom Boden desto reichlicher absorbirt, je reicher derselbe an Humussubstanzen ist. In feuchten Böden erleiden die Humussubstanzen eine relativ rasche Oxydation, sie liefern reichlich Kohlensäure, welche vom Boden absorbirt wird. Die in Folge dieser Umstände eintretende Anhäufung von Kohlensäure im Boden ist für das Pflanzenleben insofern schon von Bedeutung, als manche der Pflanzen unentbehrliche, im Wasser unlösliche Bodensalze, wie z. B. kohlensaurer Kalk, die Phosphate des Kalkes und des Eisenoxyds u. a. m. durch kohlensäurehaltiges Wasser in Lösung übergeführt werden.

20. Um festzustellen, welche Bodenbestandtheile Nährstoffe der Pflanzen sind, genügt der analytische Weg nicht, da er uns nur jene Substanzen kennen lehrt, welche von der Pflanze aufgenommen werden, nicht aber jene, welche zur gedeihlichen Entwicklung derselben nöthig sind. Erst die synthe-

tische Methode führt bezüglich der Frage, ob ein Bodenbestandtheil Nährstoff ist oder nicht, die Entscheidung herbei. Dieser Weg ist zuerst von Wiegmann und Polstorff (1842) betreten worden. Diese Forscher verfolgten die Entwicklung der Pflanze unter Zuführung genau controlirbarer Bodenstoffe und gelangten zu dem wichtigen Resultate, dass die Pflanze ohne mineralische Stoffe nicht zu gedeihen vermag. Aber erst die, namentlich durch Knop (1861) ausgebildete Wasserculturmethode lehrte die für die grüne Pflanze unentbehrlichen Bodensalze (Nährstoffsalze) genauer kennen. Es wurde nämlich auf eine schon lange bekannte Erfahrung zurückgegriffen, der zufolge es möglich ist, Landpflanzen, selbst Holzgewächse in natürlichen Wässern zur normalen Entfaltung zu bringen, was bereits Duhamel (1758) bekannt war. Es wurden nun sogenannte Nährstofflösungen, d. i. wässrige Lösungen von verschiedenen Salzen hergestellt, in diesen Keimlinge der verschiedensten grünen Pflanzen gebracht und nachgesehen, welche dieser Salze für die Entwicklung der Gewächse unentbehrlich sind. Es wurde zunächst constatirt, dass die Pflanze nur sehr verdünnte Salzlösungen verträgt, ferner, dass gewisse in manchen Pflanzen sogar häufig auftretende Verbindungen für ihre Ausbildung belanglos sind, so z. B. die Kieselsäure, hingegen auf das Bestimmteste constatirt, dass zur normalen Entwicklung der grünen Pflanze Salze erforderlich sind, welche Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kali, Kalk, Magnesia und Eisenoxyd enthalten.

Zur Zuführung des Stickstoffes ist eine Ammoniakverbindung oder die Verbindung der Salpetersäure mit einer der genannten Basen erforderlich.

Zur Erziehung der meisten Gewächse in Wassercultur eignet sich folgende von Knop angegebene Nährstofflösung:

auf 1000	Gewichtstheile	Wasser
1	Gewichtstheil	salpetersaurer Kalk
0·25	Gewichtstheile	salpetersaures Kali
0·25	„	sauerer phosphorsaures Kali
0·25	„	schwefelsaure Magnesia
0·02	„	phosphorsaures Eisenoxyd.

Wie man sieht, ist diese Nährstofflösung eine kaum zweipromillige (genau 0·177 procentig), also ein sehr verdünntes Salzgemisch, wie es die Pflanze im Boden findet.

Es ist in hohem Grade interessant, dass die als Nährstoffe erkannten Bodenbestandtheile durch die nächstverwandten chemischen Individuen nicht substituirt werden können; so das Kalium nicht durch Natrium oder Rubidium, der Kalk nicht durch Baryt oder Strontian, das Eisen nicht durch Mangan etc.

Die hier mitgetheilten, auf die Nährsalze der Pflanze Bezug nehmenden Resultate stützen sich allerdings auf ein grosses Artenmateriale; doch ist nicht ausgeschlossen, dass manche Pflanzen anderer Nährsalze bedürfen, und es wäre immerhin möglich, dass die an Natrium so reichen Meeres- und Strandgewächse diese Basis zur normalen Entwicklung benöthigen. Auf Grund analytischer Untersuchungen ist dies von Liebig behauptet worden, zur endgiltigen Entscheidung bedarf es aber, wie auseinandergesetzt wurde, synthetischer Versuche.

21. Welche Nahrungsmittel nimmt die Pflanze aus der atmosphärischen Luft? In früherer Zeit war man der Meinung, dass die Pflanze ihren Kohlenstoffbedarf aus dem Humus des Bodens decke; man liess sich hierbei nicht durch directe Versuche, sondern bloss durch die Wahrnehmung leiten, dass die Gewächse in humusreichen Böden besonders üppig gedeihen. Als spätere Untersuchungen die Unfähigkeit der Pflanze, Humussubstanzen aufzunehmen, darlegten, glaubte man, die Bedeutung des Humus liege darin, in seinen gasförmigen Zersetzungsproducten, namentlich in der Kohlensäure des Bodens der Pflanze Nahrung zuzuführen. Allein schon die Wasserculturversuche mit Nährstofflösungen widerlegen diese Auffassung auf das Schlagendste. In den Nährstofflösungen, z. B. in der oben genannten Knop'schen Nährflüssigkeit ist gar kein kohlenstoffhaltiger Körper vorhanden, und doch ist man leicht im Stande, in derselben einjährige, ja selbst mehrjährige Gewächse, z. B. Holzgewächse aus Samen zu erziehen. Solche in Nährstofflösungen erzogene Kräuter und Bäumchen stehen in der Raschheit der Entwicklung den im Boden normal vegetirenden Gewächsen nicht nach. Erstere können ihren Kohlenstoffgehalt nur aus der Atmosphäre gezogen haben. Man kann daraus schon den Schluss ziehen, dass die Pflanze mit der in der Luft vorhandenen Kohlensäure das Auslangen findet. Anderweitige mit im Boden wurzelnden Gewächsen angestellte Versuche haben zu dem Resultate geführt, dass sie allerdings Kohlensäure aus dem Boden aufnehmen, welche u. a. zur Löslichmachung verschiedener Bodensalze führt, dass aber

diese Kohlensäure nicht assimilirt wird. Andererseits wurde die Absorption der Kohlensäure der Atmosphäre durch die grünen Pflanzentheile und deren Assimilation direct bewiesen. Die grüne Pflanze nimmt also die ganze Kohlenstoffmenge, welche in ihr in Form organischer Substanz aufgehäuft ist und welche eben die Hälfte ihrer Trockensubstanz ausmacht, aus der Atmosphäre, obgleich die daselbst vorhandene Kohlensäuremenge bloss 0·04 Vol. Procent beträgt und in humösen Böden unter Umständen dreihundertmal grösser ist.

Die Fruchtbarkeit humusreicher Böden erklärt sich indess genügend durch deren oben genannte physikalische Eigenschaften und durch das Kohlensäurequantum, welches durch die Zersetzungsproducte der Huminkörper dem Boden zugeführt wird und das zur Aufschliessung der Gesteine, zur Löslichmachung mehrerer Nährsalze, z. B. des kohlensauren und phosphorsauren Kalkes dient und der Pflanze auch dadurch indirect zugute kömmt, als ein Theil der atmosphärischen Kohlensäure dem Boden entstammt.

Der Stickstoff der Luft ist trotz seiner grossen Menge (79 Vol. Procent) kein Nahrungsmittel der Pflanzen, sondern passirt stets indifferent ihr Inneres.

Von hoher Wichtigkeit für das Pflanzenleben ist der atmosphärische Sauerstoff, obgleich er nicht den Nahrungsmitteln zuzuzählen ist. — Jede Pflanze bedarf seiner gleich jedem Thiere, und zwar in jeder Entwicklungsperiode zur Athmung. Die Bedeutung des Sauerstoffs für die Respiration wird unten eingehender geschildert werden. Der in den organischen Verbindungen vorhandene Sauerstoff stammt indess bei weitem nicht immer aus der Atmosphäre, sondern kann, das Ammoniak abgerechnet, aus jedem ihrer Nährstoffe gezogen werden.

Neben Stickstoff, Sauerstoff und Kohlensäure finden sich in der atmosphärischen Luft stets Ammoniak-, ferner Salpetersäure-Verbindungen vor, die alle von der Pflanze, wie directe Versuche gezeigt haben, assimilirt werden können. Die Atmosphäre enthält aber so kleine Mengen dieser Stickstoffverbindungen (im Mittel an Ammoniak 0·0001, an Salpetersäure 0·00001 Vol. Procent), dass dieselben für die Ernährung der Pflanze nicht in Betracht kommen.

Grüne submerse Pflanzentheile nehmen die zu ihrer Stoffbildung nöthigen Kohlenstoffmengen aus der im Wasser absorbirten Kohlensäure und verwenden den daselbst gelösten Sauerstoff zur Athmung.

Dass der Wasserstoff der in der Pflanze vorkommenden organischen Verbindungen zum grössten Theile aus dem so reichlich aufgenommenen Wasser und nur zum geringen Theile aus dem Ammoniak stammt, ist selbstverständlich. Es haben indess directe Versuche, z. B. mit der Knop'schen Nährstofflösung, den Beweis geliefert, dass die Pflanze vollkommen gedeiht, wenn ihr gar kein Ammoniak zugeführt wird. In diesem Falle stammt ihr gesammter Wasserstoff aus dem Wasser.

Die Nahrungsmittel der grünen Pflanzen sind demnach: Kohlensäure, Wasser, Salpetersäure, Ammoniak (oder einer dieser beiden letzteren Körper), ferner phosphorsaure oder schwefelsaure (beziehungsweise salpetersaure) Verbindungen von Kali, Kalk, Magnesia und Eisenoxyd.

22. Unter normalen Verhältnissen nährt sich die grüne Pflanze stets von unorganischen Stoffen. Auf experimentelle Weise ist aber nachgewiesen worden, dass sie auch organische Substanzen von niedrigem Molekulargewichte, die also ihren gewöhnlichen Nährstoffen in der Zusammensetzung nahestehen, wie Harnstoff ($CH_4 N_2 O$), Glycocoll ($C_2 H_5 NO_2$), ferner Harnsäure, Leucin und Tyrosin aufzunehmen und zu assimiliren vermag. Es ist dies schon in biologischer Beziehung von Interesse, weil es zeigt, dass zwischen echten Schmarotzern und Humusbewohnern einerseits und den grünen selbstständig wachsenden Pflanzen anderseits auch bezüglich der Ernährung doch nur ein gradueller Unterschied besteht. Die Schmarotzer und Humusbewohner sind doch offenbar jünger als ihre grünen Wirthpflanzen und entstammen zweifellos grünen Pflanzen, welche durch allmälige Anpassung ihre Fähigkeit, organische Substanz zu produciren, ganz (*Lathraea*) oder theilweise (*Neottia*) eingebüsst und sich an die Aufnahme organischer Nahrung gewöhnt haben. Die Anlage, organische Substanz aufzunehmen und zu assimiliren, ist aber auch der gewöhnlichen grünen Pflanze eigen.

23. Nahrungsmittel der Pilze. (Pasteur, 1860.) Diese Organismen sind stets chlorophyllfrei; in Folge dessen geht ihnen die Fähigkeit ab, Kohlensäure zu assimiliren. Der Kohlenstoff

muss ihnen in Form einer organischen Verbindung gegeben werden. Doch müssen diese Nährstoffe bereits ein bestimmt hohes Molekulargewicht besitzen, sonst vermag der Pilz dieselben nicht im Stoffwechsel zu verwerthen. So wird die Ameisensäure, deren Molekulargewicht 46 beträgt, nicht assimilirt, während höher zusammengesetzte Säuren, wie Essigsäure (Molekulargewicht = 60), Oxalsäure (90) etc., ferner Kohlenhydrate und andere hochzusammengesetzte Verbindungen in den Stoffwechsel der Pilze eintreten.

In einem gewissen Grade kömmt aber auch den Pilzen die Fähigkeit zu, unorganische in organische Substanz zu verwandeln; sie vermögen nämlich, Ammoniak oder Salpetersäure unter Zuhilfenahme stickstofffreier organischer Substanzen zu assimiliren. Die Hefe bildet, wenn ihr der Stickstoff bloss als Ammoniak zugeführt wird, und die Schimmelpilze, wenn ihnen nur salpetersaure Verbindungen geboten werden, alle für sie nothwendigen stickstoffhaltigen organischen Stoffe. Indess vermögen die Pilze auch stickstoffhaltige organische Substanzen, selbst von hoher Zusammensetzung zu assimiliren, z. B. Pepsin.

24. Nahrungsmittel der Humusbewohner. Eine kleine Zahl von Gewächsen, darunter auch Phanerogamen, lebt von sich zersetzenden Pflanzenstoffen. Diese Humusbewohner sind entweder chlorophyllarm, wie *Epipogium Gmelini* und *Neottia Nidus avis* und vermögen höchstens kleine, gewiss aber nicht für den eigenen Bedarf ausreichende Mengen organischer Substanz aus unorganischer zu produciren, oder sie sind wie *Monotropa hypopitys* vollkommen chlorophyllos. Es ist nun allerdings zweifellos, dass alle diese Gewächse ihre Nahrung aus dem Humus in Form organischer Verbindungen ziehen, es muss aber noch als fraglich angesehen werden, ob, wie gewöhnlich angenommen wird, die Humussubstanzen als die Nährstoffe dieser Gewächse anzusehen sind.

25. Nahrungsmittel der Parasiten. Es gibt selbst unter den Phanerogamen Schmarotzer, welche vollkommen frei von Chlorophyll sind, wie *Cuscuta*, *Lathraea*. Für diese Pflanzen ist es zweifellos, dass sie die Kohlensäure nicht zu assimiliren vermögen und dass ihnen der Kohlenstoff in Form organischer Verbindungen zugeführt werden muss. Solche Parasiten verhalten sich bezüglich ihrer kohlenstoffhaltigen Nährstoffe so wie die Hefe und ähnliche Pilze. Das andere Extrem dieser Pflanzengruppe

bilden die chlorophyllreichen Parasiten, als deren Repräsentant die bekannte Mistel genannt sein möge, welche im Gehalt an Chlorophyll mit den grünen Wirthen, auf denen sie vorkömmt, wetteifert. Solche Schmarotzer haben selbstverständlich die Fähigkeit, gleich einer andern grünen Pflanze unorganische Nährstoffe zu assimiliren und es ist nur nothwendig, dass Wasser und die Nährsalze des Bodens durch die Wirthpflanze dem Parasiten zugeführt werden. Da die Mistel mittelst ihrer Saugwurzeln (Haustorien) in den Holzkörper der Nährpflanze eindringt, das Holz aber nur die rohen Nahrungsstoffe (Wasser und Bodensalze) emporleitet, so ist die genannte Ernährungsweise der Mistel und ähnlicher Parasiten zweifellos. Doch ist hier und bei anderen grünen Parasiten eine Aufnahme organischer Substanzen aus der Wirthpflanze nicht ausgeschlossen. — Zwischen den völlig chlorophylllosen und den chlorophyllreichen stehen Parasiten, welche einen geringen Gehalt an Chlorophyll aufweisen, manche, die nur Spuren dieses Körpers führen, wie z. B. die Orobanchen. Solche Schmarotzer werden nur nach Massgabe ihres Chlorophyllbesitzes unorganische Nahrung in organische Substanz zu verwandeln im Stande sein, im übrigen aber von der Zufuhr organischer Stoffe seitens der Wirthpflanze abhängen.

Die Pilze sind oben in einem besonderen Paragraphen abgehandelt worden, erstlich weil sie den Typus chlorophyllfreier Pflanzen repräsentiren und sich dadurch zur selbstständig ernährenden grünen Pflanze in den entschiedensten Gegensatz stellen, und zweitens, weil ihre Ernährung auch bezüglich des Stickstoffbedarfes aufgeklärt ist, was von den Humusbewohnern nicht ausgesagt werden kann. Zahlreiche Pilze sind in die Kategorie der Parasiten zu stellen, andere leben von sich zersetzender Pflanzensubstanz und können als Saprophyten den Humusbewohnern angereicht werden.

26. Nahrungsmittel der insectenfressenden Pflanzen. Durch Darwin (1876) ist die Aufmerksamkeit auf bestimmte, namentlich der Familie der Droseraceen (*Drosera*, *Dionaea muscipula* etc.) angehörige Pflanzen gelenkt worden, denen besondere Einrichtungen zum Fange von Insecten zukommen und welche durch Ausscheidung gewisser Flüssigkeiten das Fleisch der gefangenen Thierchen in ähnlicher Weise verdauen, wie der thierische Magen. Die Mechanik des Insectenfanges und der Vorgänge, welche zur Ausscheidung verdauend wirkender Flüs-

sigkeiten führen, können erst später erörtert werden. Hier handelt es sich bloss um die diesen Organismen zugute kommenden Nährstoffe. In dieser Beziehung ist bemerkenswerth, dass alle insectenfressenden Pflanzen keinen Mangel an Chlorophyll leiden, die Organe zur Assimilation der Kohlensäure in ausreichendem Masse vorhanden sind, ihr Wurzelsystem aber schwach entwickelt ist, also die Organe, welche sonst den Stickstoff in Form von Ammoniak oder Salpetersäure zuführen, nicht ausreichend ausgebildet sind. Der Bedarf an Stickstoff und wohl auch an Salzen (besonders Phosphaten) wird von diesen Pflanzen durch Verdauung von Insectenfleisch gedeckt. Wie das Fleisch im Magen der Thiere durch Pepsin unter Mitwirkung von Salzsäure verdaut wird, so wird das Fleisch von durch die Blattorgane der betreffenden Pflanzen festgehaltenen Insecten verdaut, indem die Blattoorgane ein Secret abcheiden, welches Pepsin oder ein ähnlich wirkendes Ferment, ferner niedere Fettsäuren (Essig-, Propion- und Buttersäure) enthält, die den Bestandtheilen des Fleisches gegenüber ähnlich wie die Salzsäure, nur schwächer, wirken. — Diesen Pflanzen reihen sich andere an, welche gleichfalls Insecten fangen, sich aber von deren Zersetzungsproducten nähren, wie die Utricularien. Die in den Blasen der Blätter dieser Wasserpflanzen festgehaltenen Thierchen sterben ab, die Zersetzungsproducte ihrer Weichtheile lösen sich in dem die Blasen füllenden Wasser auf und werden von den an der Innenseite dieser Organe befindlichen Haargebilden ohne Mitwirkung eines Secretes absorbirt. Offenbar sind es auch hier stickstoffhältige Nährstoffe, welche den genannten, ebenfalls den insectenfressenden Pflanzen zugeählten Gewächsen durch diesen merkwürdigen Process zugute kommen.

III. Die chemische Metamorphose in der Pflanze.

27. Ueber diesen wichtigen Theil der Physiologie, der auch ein hohes allgemein naturwissenschaftliches Interesse darbietet, ist noch wenig Sicheres bekannt. Es liegen allerdings viele Hypothesen bezüglich der Entstehung zahlreicher chemischer Individuen vor; wir können aber diesen sonst so interessanten Gegenstand nur insoweit berühren, als wichtige noch nicht vorgeführte Thatsachen diesen Hypothesen zu Grunde liegen oder es sich um Fragen von höchster physiologischer Wichtigkeit handelt.

Vor Allem springt ins Auge, wie gering die Zahl der Nahrungsmittel der grünen Pflanzen ist, wenn sie in's Verhältniss gesetzt wird zu den Tausenden von chemischen Individuen, welche diese Gewächse hervorbringen. Weiters ist hervorzuheben, dass den Nahrungsmitteln der grünen Pflanzen im Vergleiche zu den von letzteren erzeugten organischen Substanzen ein niederes Molekulargewicht zukömmt. Es müssen in diesen Gewächsen synthetische Processe verlaufen, um dieses Resultat zu bewerkstelligen. Mit Rücksicht hierauf ist aber auf zwei Thatsachen hinzuweisen; erstlich darauf, dass nebenher, z. B. bei der später erst eingehender zu betrachtenden, auch die grüne Pflanze continüirlich beherrschenden Athmung sich gleichfalls Spaltungsprocesse abspielen und dass auch in den chlorophylllosen Pflanzen Processe chemischen Aufbaues stattfinden. So bauen z. B. die Pilze aus organischen Säuren Kohlenhydrate, aus Ammoniak oder Salpetersäure, natürlich unter Mitwirkung organischer Substanzen Eiweisskörper, mithin auch chemische Individuen vom höchsten bekannten Molekulargewicht. Man sieht also, dass allerdings zwischen der grünen und nicht grünen Pflanze ein tiefgreifender Unterschied im Chemismus besteht, indem nur der ersteren die Fähigkeit zukömmt, aus durchwegs unorganischem Materiale organische Stoffe zu erzeugen, dass aber der Unterschied zwischen beiden, wie noch vielfach angenommen wird, nicht so weit geht, als dass nur der grünen Pflanze die Kraft zukäme, Stoffe von niederem Molekulargewicht in Stoffe von hohem Molekulargewicht umzuwandeln.

Alle Nahrungsmittel der grünen Pflanze, das Ammoniak abgerechnet, befinden sich im hochoxydirten Zustande, die hieraus erzeugten organischen Verbindungen erscheinen sauerstoffärmer oder sind, wie z. B. die Terpene, sauerstofffrei. In den Pflanzen müssen mithin weitgehende Reductionsprocesse vorgehen. Aber die ältere Ansicht, als unterschiede sich die Pflanze vom Thiere dadurch, dass erstere bloss als reducirender, letzteres nur als oxydirender Organismus fungire, ist unhaltbar geworden, seit dem erwiesen wurde, dass jede, also auch die grüne Pflanze jederzeit und in demselben Sinne wie das Thier athmet, nämlich Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure abgiebt. Die noch so häufig getheilte Vorstellung, als würde nur das Thier in diesem Sinne respiriren, die Pflanze aber Kohlensäure ein- und Sauerstoff ausathmen, ist gänzlich irthümlich und beruht, wie alsbald

gezeigt werden soll, auf Verwechslung der Athmung mit dem Prozesse der Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser.

Es verdient auch hervorgehoben zu werden, dass ein bestimmter organischer Körper nicht immer auf eine und dieselbe Weise erzeugt wird. Das Chlorophyll entsteht in der Regel photochemisch, also unter Mitwirkung des Lichtes; in den Coniferenkeimlingen aber auch in tiefster Finsterniss. Ein Gleiches gilt auch für das Anthokyan. — Die Stärke entsteht entweder synthetisch aus Kohlensäure und Wasser im Chlorophyllkorn besonnter Blätter oder bei der Keimung fetthaltiger Samen aus Glyceriden unter starker Sauerstoffaufnahme. — Ein und derselbe Körper kann in der Pflanze einmal durch einen synthetischen Vorgang, ein anderes Mal durch Spaltung entstehen, wie z. B. der Zucker, welcher entweder aus Kohlensäure und Wasser direct oder durch Zwischenproducte entsteht oder aber durch Spaltung von Glycosiden; der Zucker entsteht indess häufig noch auf eine dritte Weise, nämlich aus Stärkemehl unter Addition von Wasser, z. B. in der Runkelrübe, in welcher die aus den Blättern wandernde Stärke bei ihrem Uebertritte in die Wurzel diese chemische Umwandlung erfährt.

28. Die Verwerthung der Grundstoffe im Aufbaue der Verbindungen geht aus der chemischen Zusammensetzung der letzteren hervor. Damit ist aber ihre Betheiligung bei den chemischen Vorgängen in der Pflanze nicht erschöpft; und namentlich sind es die sogenannten mineralischen Grundstoffe, nämlich *K*, *Ca*, *Mg*, *Fe*, *P* und *S*, über welche man zum grossen Theile noch im Unklaren ist. Dass der Schwefel am Aufbaue der Eiweisskörper, der Myronsäure und einiger anderer Verbindungen participirt, ist zweifellos, damit scheint aber seine Rolle noch nicht erschöpft. Der Phosphor ist, früheren Angaben entgegen, im Molekül der Proteinkörper nicht vorhanden, tritt aber in den Phosphaten als Begleiter jener Stickstoffverbindungen auf, deren Eigenschaften, z. B. die Löslichkeitsverhältnisse des Legumins, modificirend. Es ist seit Langem constatirt, dass zur Chlorophyllbildung Eisen nothwendig ist; über die Anwesenheit des Eisens im Molekül des Chlorophylls sind aber die Ansichten noch getheilt. Ueber die Leistung der drei anderen genannten Grundstoffe, des Kaliums, Calciums und des Magnesiums ist bisher noch nichts Sicheres bekannt geworden. Dass keiner der nöthigen

Grundstoffe durch einen nahverwandten ersetzt werden kann, z. B. das Kalium nicht durch Natrium, spricht aber nur dafür, dass der chemische Unterschied solcher Elemente doch ein grösserer sein müsse, als man gewöhnlich annimmt, wofür ja unter andern auch die Thatsache spricht, dass gewisse Oxydationen organischer Körper wohl durch schmelzendes Natron, nicht aber durch schmelzendes Kali glücken. Kali- und Kalksalze sind nach einer verbreiteten Meinung bei der Leitung der Stärke in der Pflanze betheiligt, allein in welcher Weise, ist gänzlich unbekannt. Es hat den Anschein, als würden die Kali-, Kalk- und Magnesiumsalze in der Pflanze nicht dadurch wirken, dass sie in eine bestimmte Verbindung eintreten; vielmehr dürfte, namentlich mit Rücksicht auf die kleinen Mengen nöthiger Salze angenommen werden, dass sie bloss katalytisch, Fermenten gleich, wirken, wie etwa bei Gegenwart gewisser organischer Kalisalze in zugeschmolzenen Röhren bei 100° C: vom Aldehyd Wasser abgespalten wird, ohne dass diese Salze hierbei irgend welche Veränderung erfahren.

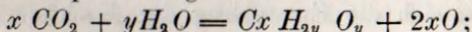
29. Von höchstem Interesse ist der Vorgang der Stoffbildung in der Pflanze unter Aufnahme von Kohlensäure und Wasser und unter Ausscheidung von Sauerstoff, welcher, wie lange bekannt, nur in der grünen Pflanze statthat und nur so lange währt, als sie vom Lichte getroffen wird.

Die Ausscheidung von Sauerstoff und die Aufnahme von Kohlensäure seitens der Pflanze wurde schon durch Priestley und namentlich durch Ingenhous im letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts bekannt. Scheele hatte aber gleichzeitig die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure durch die Pflanze beobachtet. Erst Th. de Saussure (1804) erkannte den Zusammenhang der Thatsachen: die unter Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe im Sonnenlichte erfolgende Erzeugung organischer Substanz; ferner den Unterschied zwischen diesem Process und der Athmung.

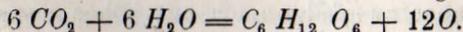
Wohl war es nunmehr erwiesen, dass die grüne Pflanze im Sonnenlichte unter Ausscheidung von Sauerstoff organische Stoffe erzeugt, welche Substanzen aber hierbei entstehen und in welcher Art, blieb unbekannt.

Zur Aufklärung dieses chemischen Processes wurden zahlreiche Hypothesen aufgestellt, von welchen sich namentlich die von Liebig ausgegangene und von Rochleder (1854) weiter

ausgebildete lange Zeit eines besonderen Ansehens erfreute. Ausgangspunkt derselben war die wichtige Entdeckung Berthelot's, die Synthese der Ameisensäure. Erhitzt man Kohlenoxydgas mit Kali und Wasser bei 100° C. in zugeschmolzenen Röhren, so entsteht ameisen-saures Kali. Man stellte sich vor, dass die Kohlensäure in der Pflanze zu Kohlenoxyd reducirt wird und dieses mit Wasser zu Ameisensäure zusammentritt und durch fortgesetzte Synthesen — zunächst unter Einwirkung von Kohlensäure und Kohlenoxyd auf die niedrigeren Producte — höhere organische Säuren und schliesslich Kohlenhydrate gebildet werden. Diese Theorie der succesiven Synthese kann aber nicht richtig sein, da die Bildung der organischen Säuren im Chlorophyllkorn angenommen werden musste, das Chlorophyll aber schon durch Spuren von organischen Säuren zersetzt wird. — Eine andere, plausiblere Hypothese geht von der wichtigen Entdeckung Boussingault's (1864) aus, der zufolge das Volum der von der Pflanze aufgenommenen Kohlensäure so gross ist als das Volum des ausgehauchten Sauerstoffs. Da nun bei der Verbrennung des Kohlenstoffs ebensoviel Sauerstoff gebraucht wird; als hierbei dem Volum nach Kohlensäure gebildet wird, so ist die Annahme erlaubt, dass in der grünen Pflanze Kohlensäure und Wasser sich unter Ausscheidung der ganzen in der ersteren enthaltenen Sauerstoffmenge zu einem Kohlenhydrat addiren. Dieses Kohlenhydrat soll nach der Auffassung von Boussingault Zucker, nach Sachs aber Stärke sein. Der letztgenannte Forscher stützt sich hierbei auf das Auftreten von Stärke in Chlorophyllkörnern bei Einwirkung des Lichtes. Es erscheint nun thatsächlich das Amylum als erstes sichtbares Assimilationsproduct. Da aber die Stärke als organisches Gebilde aus einer Lösung sich hervorbilden muss und zudem ja ein Gemenge zweier Kohlenhydrate ist, so ist die Annahme, dass ihr die Bildung von Zucker vorangeht, vorzuziehen. Nimmt man nun irgend ein Kohlenhydrat als erstes Assimilationsproduct an, so würde der Vorgang der im Chlorophyll stattfindenden Metamorphose folgendermassen verlaufen:

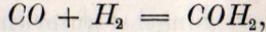


beispielsweise unter der Annahme der Bildung von Dextrose:



Welche Rolle das Chlorophyll während dieses Vorganges spielt, lässt die Hypothese unberührt. — Eine dritte, sehr einfache und dabei doch das Chlorophyll berücksichtigende Auf-

fassung verdanken wir Beyer (1870). Er geht von der wichtigen Entdeckung aus, dass aus dem Formaldehyd durch die Einwirkung von Alkalien ein zuckerartiger Körper, das Methylenitan, entsteht. Nimmt man an, dass das Chlorophyll im Sonnenlichte die Kohlensäure zerlegt und unter Ausscheidung von Sauerstoff Kohlenoxyd bindet, so könnte dies mit Wasserstoff direct Formaldehyd liefern nach der Gleichung



aus welchem unter Einwirkung von alkalischen Substanzen des Chlorophyllkorns Zucker entstehen könnte. Die von Boussingault aufgefundene Thatsache über die Gleichheit der Volumina von während der Assimilation aufgenommenen Kohlensäure und abgegebenem Sauerstoff würde auch dieser Hypothese zur Stütze dienen können. — Indess ist auch die Beyer'sche Vorstellung nicht als thatsächlich begründet anzusehen, sie steht aber auch, gleich der von Boussingault ausgehenden, mit den Thatsachen nicht im Widerspruch. Es sind noch andere Hypothesen über den Vorgang der Kohlensäureassimilation aufgestellt worden, die aber alle einer thatsächlichen Grundlage entbehren. — Der Einfluss des Lichtes auf die Assimilation der Kohlensäure und des Wassers wird erst später abgehandelt werden; es sei hier nur noch betont, dass das Licht für diesen Process unentbehrlich ist.

30. Welches das erste Product der Assimilation in dem besonnten Chlorophyllkorn ist, konnte also bisher nicht festgestellt werden. Es ist aber klar, dass alle Pflanzenstoffe von diesem organischen Körper abstammen. Es ist auch noch nicht entschieden, ob als erstes Assimilationsproduct stets ein und dasselbe chemische Individuum auftritt. Wenn wir in den Chlorophyllkörnern im Lichte statt Stärkekörnchen, andere Substanzen, z. B. fettartige, auftreten sehen, so wird damit die Frage keineswegs entschieden. Es ist hier eben so gut möglich, dass beiderlei Substanzen aus einem oder aus mehreren ersten Assimilationsproducten entstehen.

Wie man sich die Entstehung der Kohlenhydrate aus den Nährstoffen vorstellt, ist schon erörtert worden. Es gehen diese Körper aber zweifellos auch aus höher zusammengesetzten Substanzen, z. B. aus Glycosiden und vielleicht auch aus Eiweisskörpern hervor; wenigstens lässt die Hervorbildung der Zellmembran aus Protoplasma letzteres vermuthen.

Die auf die eine oder die andere Art entstandenen Kohlenhydrate werden aber in der Pflanze leicht in andere übergeführt; so, wie schon erwähnt, die Stärke z. B. in der Runkelrübe in Saccharose, diese in den Früchten in Invertzucker oder schliesslich in Laevulose. Im Mark und den Markstrahlen der Astragalusarten sehen wir die Cellulosewände sich in Bassorin umsetzen, im Kirschgummi erscheint die Cellulose in Cerasin, im arabischen Gummi in Arabin umgewandelt; Umsetzung der Cellulosewände in Schleim kömmt sehr häufig vor, z. B. in der Quellschichte der Quittenkerne und zahlreicher anderer Samen. — Die Kohlenhydrate erfahren aber in der lebenden Zellwand andere, tiefer greifende Metamorphosen. So wird in der Runkelrübe die Cellulosewand partiell in Pectose umgesetzt. Die Holzsubstanz, welche in allen sogenannten verholzten Geweben vorkommt, entsteht zweifellos aus Cellulose, ob direct oder indirect, ist freilich nicht entschieden. Die Nachweisung der Holzsubstanz wurde schon im anatomischen Theile dieses Buches (S. 36) erörtert. Die chemische Zusammensetzung dieses auch als Lignin bezeichneten Körpers ist noch nicht festgestellt worden, doch ist erwiesen, dass er im Vergleiche zu Cellulose weniger Sauerstoff und Wasserstoff enthält; man hat dem Körper die Formel $C_{18}H_{24}O_{10}$ gegeben. Die Umwandlung der Cellulose in Lignin hat man sich selbstverständlich nicht als einen einfachen Reductionsprocess zu denken, da eine Sauerstoffentziehung in den von Luft durchströmten Geweben nicht wohl statthaben kann; viel plausibler ist die Annahme der Abspaltung eines sauerstoffreichen Körpers. Auch das in den Korkgeweben vorkommende Suberin (= Korksubstanz, s. Anatomie, S. 37) geht zweifellos — direct oder indirect — aus Cellulose hervor. Dieser Körper kömmt in den sogenannten verkorkten Geweben stets mit Cellulose gemengt vor, und es ist noch nicht gelungen, ersteren von letzterer zu trennen, weshalb nicht einmal seine procentische Zusammensetzung genauer ermittelt werden konnte. Doch ist der Kohlenstoffgehalt des Suberins zweifellos grösser als in der Cellulose, ja selbst als im Lignin. Die chemische Entstehungsgeschichte dieses Körpers ist völlig unbekannt. — Ferner wäre auf die vom chemischen Standpunkte aus gleichfalls noch unaufgeklärte, aber durch die mikroskopische Untersuchung völlig sichergestellte Umwandlung von Kohlenhydraten in Harze und ätherische Oele hinzuweisen. Die in den Markstrahlen der Coniferen und anderer Gewächse enthaltene

Stärke sieht man in Terpentinöl und Harz sich verwandeln; für einige Holzgewächse ist sogar constatirt worden, dass beim Umsatz von Stärke in Harz (s. Harzkörner, Anatomie, S. 54) die Form der Stärkekörner, ja theilweise auch die Structur erhalten blieb. Der Umwandlungsprocess von Kohlenhydraten in ätherische Oele erscheint vom chemischen Standpunkte begreiflich, wenn man erwägt, dass sich erstere in aldehyd- und acetonartige Körper umwandeln lassen und aus letzteren viele ätherische Oele entstehen können, ja manche ätherische Oele geradezu Condensationsproducte solcher Aldehyde sind, wie das im Mutterkümmelöl vorhandene Cuminaldehyd. Die Harze aber sind wohl zumeist Oxydationsproducte von Terpenen und anderen ätherischen Oelen.

Eine in physiologischer Beziehung höchst wichtige chemische Metamorphose von Kohlenhydraten ist der Umsatz von Stärke in Fett. Das als Reservesubstanz in den Samen so reichlich auftretende Fett geht aus Stärke hervor. Bei der Keimung erfolgt umgekehrt die Rückbildung in Stärke. Vergleicht man die Formel der Stärke mit der eines gewöhnlichen Pflanzenfettes (z. B. des Triolein), so erkennt man sofort, dass bei der Umwandlung des ersteren in das letztere grosse Quantitäten von Sauerstoff abgegeben werden mussten. Umgekehrt ist der bei der Keimung stattfindende Umsatz von Fett in Stärke ein Oxydationsprocess. Indess darf der Umsatz von Stärke in Fett nicht einfach als Reductionsvorgang gedeutet werden, vielmehr muss man eine tiefgreifende Zersetzung des Stärkemoleküls in aldehyd- und acetonartige Körper annehmen und erst aus diesen lassen sich die Bestandtheile des Fettes: Fettsäure und Glycerin ableiten.

Wie die Kohlenhydrate, so haben auch die Fette zweifellos eine verschiedene Genesis. Es ist aber darüber ausser dem bereits Mitgetheilten fast nichts bekannt. In seltenen Fällen entsteht Fett in der Membran und in letzter Linie aus Cellulose. Nach Nägeli's Untersuchungen geht bei der Vegetation von Pilzen (Schimmelpilze und Hefe) ähnlich wie im thierischen Organismus) Eiweiss in Fett über, indem bei gleichbleibendem Gehalt an Cellulose die Menge des ersteren von 42 auf 16 Procent fällt, die Menge des letzteren hingegen von 18 auf 50 Procent steigt.

31. Ueber die Entstehung der Eiweisskörper in der Pflanze ist gleichfalls wenig bekannt. Allen Pflanzen scheint die

Fähigkeit zuzukommen, aus Ammoniak oder Salpetersäure bei Gegenwart schon gebildeter stickstofffreier organischer Substanzen Proteinkörper zu erzeugen. Für die grüne Pflanze und für die Pilze ist dies geradezu bewiesen worden. Die ersteren können ihren ganzen Stickstoffbedarf durch Ammoniak oder Salpetersäure decken; bezüglich der letzteren wurde aber constatirt, dass einige (z. B. die Hefe) wohl Ammoniak, nicht aber Salpetersäure zu assimiliren vermögen, andere (z. B. die Schimmelpilze) sich umgekehrt verhalten.

Die Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe, auf die schon oben (S. 163) hingewiesen wurde, nämlich: Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure etc. führen auf den Gedanken, dass aus diesen chemischen Individuen die Eiweisskörper sich aufbauen. Mehrere dieser und andere ihnen nahestehende Körper sind als häufige Bestandtheile der Pflanze bereits nachgewiesen, ja für einen, nämlich für das Asparagin, die genetische Beziehung zu den Eiweisssubstanzen mit aller Sicherheit constatirt worden. Die im Finstern aufwachsenden Keimlinge von Wicken, Lupinen etc. enthalten reichlich Asparagin, welches aus den Proteinstoffen (Legumin) der Samen sich bildete. Werden die Keimlinge in's Licht gebracht und alle Bedingungen zur Assimilation unorganischer Stoffe hergestellt, so entstehen in demselben Masse Eiweisssubstanzen (Albumin), als das Asparagin verschwindet. Diese chemische Umwandlung ist ein synthetischer Process, bei welchem Kohlenstoff und Wasserstoff aufgenommen und Sauerstoff abgegeben wird, wie aus folgender Zusammenstellung zu ersehen ist, welche von Pfeffer (1872), dem Entdecker dieses wichtigen Vorganges, herrührt.

	Legumin	Asparagin	Differenz
<i>C</i> . .	64·9	36·4	+ 28·5
<i>H</i> . .	8·8	6·1	+ 2·7
<i>N</i> . .	21·2	21·2	
<i>O</i> . .	30·6	36·3	— 5·8

Die für Asparagin gegebenen Werthe bedeuten Procente, die für Legumin angeführten summiren sich nicht zu 100, sondern zu 125·5, d. i. auf jene Gewichtsmenge von Legumin, welche ohne Stickstoffverlust 100 Theile Asparagin liefern, welche letzteren bei der Assimilation aber wieder ohne Stickstoffverlust 125·5 Gewichtstheile Eiweiss geben. — Die Rückbildung des

Asparagins erfolgt unter Consum von Zucker, der aber erwiesenermassen nicht ein Spaltungsproduct des asparaginliefernden Eiweisskörpers ist, sondern erst durch Assimilation neu entstanden ist. So erklärt sich auch die festbegründete Thatsache, dass die Regeneration der Proteinstoffe aus Asparagin nur im Lichte und überhaupt nur unter den Bedingungen der Assimilation der Kohlensäure und des Wassers vor sich geht. In welcher Weise der Zucker bei der Rückbildung betheilt ist, konnte bis jetzt nicht ermittelt werden; dass ersterer sich indess nicht einfach mit Asparagin zu Eiweiss addirt, lehren schon die oben mitgetheilten Zahlen.

32. Ueber die Entstehung der übrigen in physiologischer Beziehung wichtigen Pflanzenstoffe ist nichts Näheres bekannt geworden. Die Genesis des für die Assimilation der unorganischen Stoffe in der Pflanze unentbehrlichen Chlorophyll muss so lange unaufgeklärt bleiben, als dessen chemische Zusammensetzung und Natur in Dunkel gehüllt ist. So viel ist aber constatirt, dass das Chlorophyll aus dem Etiolin hervorgeht. Auch ist wahrscheinlich, dass letzteres der Stärke — unter Mitwirkung anderer Substanzen — sein Entstehen verdankt. Wir sehen das Etiolin nur entstehen, wenn Stärke als Reservesubstanz vorhanden ist. Bildet es sich in Keimlingen, welche nur Fett als Reservestoff enthalten, so geht doch dieses vorerst in Stärke über. So scheint also eine doppelte Beziehung zwischen Stärke und Chlorophyll zu bestehen: aus ersterer dürfte durch das Zwischenglied des Etiolins letzteres entstehen; dieses aber vollzieht wohl unter dem Einfluss des Sonnenlichtes die Reduction der Kohlensäure und des Wassers und führt zur Entstehung der Stärke im Chlorophyllkorn.

33. Athmung. Gleich den Thieren müssen auch, wie Saussure (1804) zuerst gezeigt hat, die Pflanzen, so lange sie leben, athmen, und zwar in demselben Sinne, wie jene; sie müssen nämlich Sauerstoff aufnehmen, welcher im Organismus zur Oxydation verwendet wird, wobei Kohlensäure entsteht, welche statt des aufgenommenen Sauerstoffs abgegeben wird. Auf die Verwechslung der Athmung mit der unter Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe erfolgenden Production organischer Substanz im Lichte ist schon früher hingewiesen worden (S. 182). Die oberirdischen Organe der Landpflanzen nehmen den Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft, die Wurzeln aus der Bodenluft; die submersen

Organe respiriren gleich den durch Kiemen athmenden Thieren den im Wasser absorbirten Sauerstoff. Die grüne Pflanze athmet Tag und Nacht, also auch in der Zeit, in welcher sie Sauerstoff entbindet. Da die grünen Pflanzen es ausschliesslich sind, welche die in der Atmosphäre vorhandenen Sauerstoffmengen constant erhalten, nämlich die durch die allgemeine Athmung und andere Verbrennungsprocesse gebildete Kohlensäure reduciren und dabei den aus der Luft genommenen Sauerstoff ihr wieder zurückführen, so ist es begreiflich, dass die Sauerstoffausscheidung dieser Gewächse bedeutend grösser sein muss als ihr Consum an diesem Gase. Es wurde gefunden, dass ein Lorbeerblatt dreissigmal mehr Sauerstoff exhalirt, als consumirt.

Die Grösse der Athmung eines Pflanzentheiles hängt, gleiche äussere Bedingungen vorausgesetzt, von der Art der Pflanze und seinem Entwicklungszustande ab. Bezüglich grüner ausgewachsener Blätter verschiedener Pflanzen hat schon Saussure constatirt, dass ihr Sauerstoffverbrauch ein im Verhältniss von 1 : 27 verschiedener ist. Alle stark wachsenden Pflanzenorgane, z. B. austreibende Knospen, verbrauchen viel Sauerstoff; besonders stark ist die Athmung während der Keimung der Samen und während des Blühens.

Bei ungehemmtem Zutritt der Luft verbrennt der Kohlenstoff aller organischer Verbindungen zu Kohlensäure, bei geringer Sauerstoffzufuhr entsteht Kohlenoxyd. Da wir bei der Pflanzenathmung stets Kohlensäure austreten sehen, so ist zu schliessen, dass in den Geweben, in welchen die Verbrennung der organischen Substanzen, die Verathmung stattfindet, reichlich Sauerstoff vorhanden sein muss. — Stickstofffreie organische Substanzen liefern bei der Verbrennung Kohlensäure und Wasser, stickstoffhaltige ausserdem noch Ammoniak. Da die Pflanze überhaupt kein Ammoniak abgiebt, so folgt, dass bei der Pflanzenathmung stickstoffhaltige Körper nicht verbrannt werden. Indess werden dennoch stickstoffhaltige Körper in den Respirationsprocess hineingezogen, und zwar die Eiweisskörper des Protoplasmas und des Aleurons. Es ist aber selbstverständlich, dass ihre Verbrennung nur eine partielle sein kann, nämlich bloss ein stickstofffreies Spaltungsproduct der Eiweisskörper oxydirt wird. Bei der Keimung der Samen zerfallen die Eiweisskörper in Asparagin und einen stickstofffreien Körper, der verathmet wird; im Lichte entstandene Kohlenhydrate regeneriren durch ihre Ver-

bindung mit dem Asparagin die Proteïnsubstanzen. Offenbar laufen bei der partiellen Verathmung der Eiweisskörper noch andere Spaltungsprocesse ab, welche zur Entstehung von Tyrosin, Leucin, Glutamin, überhaupt zur Bildung von Amidosäuren und Säureamiden führen. Die oben angegebene Thatsache, dass die Athmung zur Kohlensäurebildung führt, schliesst schon die Thatsache in sich, dass die wasserstoffhältigen, zur Athmung dienenden organischen Körper ausser Kohlensäure auch Wasser als Producte der Respiration bilden.

Es lässt sich leicht, namentlich im Verfolg der Keimung constatiren, dass ausser Spaltungsproducten der Proteïnsubstanzen auch Kohlenhydrate, Fette, ferner organische Säuren verathmet werden. — Samen, welche als Reservesubstanzen Stärke führen, verbrennen einen grossen Theil derselben bei der Respiration, und zwar vollständig. Es geht dies aus folgender Thatsache hervor. Das Volum des solchen Samen gebotenen Luftquantums ändert sich trotz Absorption von Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure nicht. Das Volum des aufgenommenen Sauerstoffes ist in diesem Falle gleich dem Volum der exhalirten Kohlensäure. Kohlenhydrate verbrennen aber bei ungehemmtem Luftzutritt ihren Kohlenstoff zu Kohlensäure, der bleibende Rest ist selbstverständlich Wasser. Da nun das Sauerstoffvolum, welches zur Kohlensäurebildung bei Verbrennung von Kohle nothwendig ist, dem gebildeten Kohlensäurevolum gleich ist, so ergibt sich, dass die der Athmung verfallende Stärke bei diesem Prozesse vollkommen verbrennt. — Das bei der Respiration gebildete Kohlensäurequantum ist aber in gewissen Fällen kleiner, in anderen grösser als das aufgenommene Sauerstoffvolum. Ersteres ist bei der Keimung fetthaltiger Samen, letzteres bei der Verathmung organischer Säuren der Fall. Beide Fälle lassen sich leicht erklären. Bei der Keimung fetthaltiger Samen gehen die Glyceride in Stärke über. Vergleicht man die Zusammensetzung der Fette mit jener der Kohlenhydrate, so wird sofort klar, dass erstere nur unter Sauerstoffaufnahme in letztere übergehen können. Es wird also ein Theil des aufgenommenen Sauerstoffes zum Aufbau der Stärke verwendet, und da nur ein Theil der letzteren verathmet wird, so muss das ausgeschiedene Kohlensäurequantum kleiner sein als die absorbirte Sauerstoffmenge. Da zur Verbrennung der organischen Säuren

weniger Sauerstoff benöthigt wird als zur Verbrennung des Kohlenstoffes, so wird es verständlich, warum bei der Verathmung dieser Säuren mehr Kohlensäure gebildet wird als Sauerstoff eingeathmet wurde.

Es darf nicht übersehen werden, dass die zur Verathmung dienlichen Pflanzenstoffe, die Kohlenhydrate, Fette etc. dem atmosphärischen Sauerstoff gegenüber sich völlig oder doch lange indifferent verhalten. Die Oxydation dieser Körper in der lebenden Pflanze ist also nicht so einfach, als es vielleicht auf den ersten Blick scheinen möchte. Es muss vielmehr angenommen werden, dass noch andere, uns noch gänzlich unbekannte Prozesse in den Athmungsvorgang verflochten sind.

Das bezüglich der Fette angeführte Beispiel zeigt, dass nicht aller direct aufgenommene Sauerstoff verathmet wird, sondern auch bei der Entstehung der Pflanzenstoffe betheiligt ist. Andererseits kann auch schon gebundener Sauerstoff verathmet werden, z. B. in der Salpetersäure enthaltener, in Form der salpetersauren Salze als Nährstoff der Pflanze zugeführter. Oxydirt solch' gebundener Sauerstoff organische Substanzen bis zur Kohlensäure und wird diese gleich der bei der gewöhnlichen Athmung entstandenen von der Pflanze exhalirt, so spricht man von innerer oder intramolekularer Athmung. Der häufigste und instructivste Fall intramolekularer Athmung ist die bekannte alkoholische Gährung, bei welcher dem Molekül des Zuckers Sauerstoff zur Verathmung entzogen wird. Die den Gährungsprocess bedingenden Hefezellen benöthigen zum Wachs- thum freien Sauerstoff und verathmen diesen. Wird ihnen dieser entzogen, so wird der Sauerstoff des Zuckers zur Respiration herangezogen. Innere Athmung unter Bildung der Gährungsproducte (Kohlensäure, Alkohol und kleine Mengen anderer Substanzen) wurde nicht nur an der Hefe, sondern auch an Organen grüner Pflanzen beobachtet. Auf diesem Prozesse beruht unter anderem auch die Selbstgährung süs- ser Früchte bei Ausschluss von Hefeorganismen.

Wie jede Oxydation, so ist auch die Athmung der Pflanze eine Quelle der Wärme und lebendigen Kraft. Die bei der Athmung auftretende Verbrennungswärme ist in manchen Fällen, namentlich beim Keimungsprocesse und beim Blühen so beträchtlich, dass man die eintretenden Temperaturerhöhungen mittelst des Thermometers messen kann. Ein Kilogramm keimender Ger-

stensamen erwärmt sich so beträchtlich, dass ein eingesenktes Thermometer 5—10 Grad über Lufttemperatur anzeigt. Blütenkolben von Aroideen können sich während des Stäubens der Antheren so beträchtlich erwärmen, dass man die Temperaturerhöhung beim Berühren mit der Hand empfindet. Schon Sausure hat in männlichen Kürbisblüthen einen im Vergleich zur Lufttemperatur erhöhten Wärmegrad mittelst feingetheilten Thermometers constatirt.

Die Athmung begleitet alle Lebensprocesse der Pflanze. Der Stoffwechsel wird beschleunigt, denn durch die Verbrennung von Zellinhaltsstoffen werden die Diffusionsverhältnisse alterirt und neue Stoffbewegungen eingeleitet; das Wachsthum findet nur während der Athmung statt, desgleichen alle Bewegungen von den Reizbewegungen ganzer Organe an bis zur Strömung des Protoplasma u. s. w.

Bei der Athmung erfolgt ein Umsatz von Spannkraft in lebendige Kraft und Entwicklung von Wärme. Alle in der Pflanze stattfindenden Spaltungsprocesse leisten das Gleiche, sind also für die Pflanze gleichfalls eine Quelle lebendiger Kraft und Wärme, welche zu Arbeitsleistungen herangezogen werden, die namentlich während des Wachsthums nöthig sind. Die hierzu erforderliche Spannkraft wurde aber während des Assimilationsprocesses gewonnen, welcher in Folge Umsatzes von Substanzen niederen Molekulargewichts (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak etc.) in Stoffe von hohem Molekulargewichte (Fette, Kohlenhydrate, Eiweisskörper etc.) zu einem Ueberschuss von Spannkraft führt, der nicht nur der Athmung, sondern auch den nicht grünen Pflanzen und der gesammten Thierwelt zugute kömmt. Denn sämmtliche nicht grünen Organismen ziehen ihre lebendige Kraft aus jener grossen Summe von Spannkraft, welche die grüne Pflanze während ihres Assimilationsprocesses ansammelt.

34. Assimilation. Alle innerhalb der lebenden Pflanze sich vollziehenden chemischen Umwandlungen bilden die chemische Metamorphose oder den Stoffwechsel der Pflanze.

Die wichtigsten dem Stoffwechsel angehörigen Processe sind die Assimilation, die Athmung und die Secretion.

Unter Assimilation versteht man gegenwärtig in der Pflanzenphysiologie die Umwandlung der Kohlensäure und des Was-

sers in organische Substanz, nämlich in Stärke, Zucker oder Fett. Als Organ der Assimilation ist dem entsprechend blos das Chlorophyllkorn anzusehen.

Diese Auffassung stimmt mit der älteren, in der Thierphysiologie noch immer herrschenden, derzufolge Assimilation die Umwandlung der aufgenommenen Nahrungsmittel in die Bestandtheile der Gewebe bedeutet, nicht überein. Und doch wäre es zweckmässig, den Begriff so zu fassen und die Production der organischen Substanz im Chlorophyllkorn nur als einen ersten Schritt zur Assimilation oder als eine Form derselben anzusehen.

Wir wollen diese jedenfalls klarere und präcisere Begriffsbestimmung aufnehmen und ihr auch in der weiteren Darstellung folgen. Unserer Auffassung zufolge wird also nicht nur die Kohlensäure und das Wasser, sondern auch die Salpetersäure und das Ammoniak, überhaupt jedes unorganische Nahrungsmittel assimiliert; es wird aber auch organische Nahrung assimiliert; es assimiliert jede Pflanze, auch der Pilz, es assimiliert jedes in Gewebebildung begriffene Organ, aber auch ein ausgewachsenes Blatt, in welchem Stärke und überhaupt organische Substanz entsteht.

Was man derzeit als Assimilation in der Pflanzenphysiologie bezeichnet, würde, unserer Auffassung entsprechend, als „Kohlensäureassimilation“ zu bezeichnen sein.

Der Assimilationsprocess besteht also nicht nur in der Production organischer Substanzen, sondern auch in der Umwandlung dieser in die chemischen Bestandtheile der Gewebe. Der letztere theoretisch scharf präcisirte Vorgang ist aber noch zum grossen Theil ungekannt. Er ist wahrscheinlich auf das innigste mit den beim Wachsthum stattfindenden Organisationsvorgängen verknüpft, indem die Bestandtheile der Zellwand (z. B. Cellulose), die Stärkesubstanz, erst in dem Momente nachweislich werden und wahrscheinlich erst entstehen, in welchem sie die organisirte Form annehmen.

Zweiter Abschnitt. Die Stoffbewegung in der Pflanze.

I. Aufnahme flüssiger Nahrung.

35. Was die Pflanze an Substanz besitzt, muss sie von aussen aufnehmen.

Wie schon erwähnt, kann die Pflanze, wenn von den amöbenartigen Organismen abgesehen wird (s. oben S. 170), nur Gase und Flüssigkeiten aufnehmen. Feste Körper können blos in gelöster Form in sie eintreten.

Aufnahme der Stoffe von aussen und Bewegung derselben in der Pflanze werden nur verständlich unter der vollkommen gerechtfertigten Annahme, dass im Organismus dieselben Gesetze wie in der unorganischen Natur walten, ein Grundsatz, auf welchem die ganze wissenschaftliche Physiologie beruht.

Es scheint, als könnte die Pflanze bei der Aufnahme der Nahrung eine Auswahl treffen, indem, wie oben gezeigt wurde, zwei verschiedene Pflanzen aus einem und demselben Boden nicht nur die Nährstoffe in verschiedener Menge, sondern oft sogar verschiedene Stoffe aufnehmen (S. 159). Diese Thatsache erklärt sich aber doch in einfacher Weise. Die der Aufnahme von Bodenflüssigkeit dienenden Organe werden wir als Diffusionsapparate verschiedener Qualität kennen lernen, die sich bei der Aufnahme verschiedener Substanzen ungleich verhalten müssen.

Die Pflanze greift insoferne auch activ in die Nahrungsaufnahme ein, als ihre Wurzeln befähigt sind, gewisse Bodenbestandtheile in Lösung zu überführen. Die Wurzeln corrodiren die verschiedensten Gesteine, besonders leicht den Kalk und die Magnesia, aber freilich in sehr geringem Masse, auch Basalt, Porphyr etc., indem sie verschiedene Substanzen (organische Säuren, Kohlensäure und andere noch nicht genau gekannte Körper) ausscheiden, welche lösend auf die Gesteine wirken.

Versetzt man Wasser mit einer Spur von Ammoniak, so färbt sich die Flüssigkeit auf Zusatz von etwas Phenol-Phthaleïn in Folge der alkalischen Reaction roth. Bringt man in diese Flüssigkeit ein im Wasser erzogenes Bohnenpflänzchen, so ver-

schwindet nach kurzer Zeit die Färbung, zum Beweise, dass die Wurzeln Säuren ausscheiden.

36. Einzellige Pflanzen, z. B. Hefezellen, nehmen die ihnen zur Ernährung dienende Flüssigkeit durch ihre ganze Oberfläche auf, wurzellose Pflanzen durch einen Theil ihrer Oberfläche oder durch wurzelähnliche Organe (Rhizinen), endlich die mit echten Wurzeln versehenen Pflanzen durch die Wurzelhaare (Anatomie, S. 85). Selbstverständlich sind es stets Zellen, welche die Flüssigkeiten unmittelbar aus dem Boden, oder allgemein dem Medium, aus dem die Nahrung geschöpft wird, nehmen.

Alle diese zur Aufnahme von Flüssigkeiten bestimmten Zellen bilden osmotische, also zur Membrandiffusion eingerichtete Apparate. Jede solche Zelle ist von einer Membran (Zellhaut) umkleidet, welche für Wasser und wässrige Lösungen permeabel ist, und von einer Substanz (Zellinhalt) erfüllt, der ein hohes mittleres endosmotisches Aequivalent zukömmt.

Die Zelle wird in Folge dessen, wenn ihr Wasser dargeboten wird, viel von demselben aufnehmen und im Gange der Diffusion nur wenig eigene (gelöste) Substanz nach aussen abgeben.

Denkt man sich eine Zelle mit dem flüssigen Zellinhalte erfüllt, so übt dieser auf die Wand einen Druck aus. Es ist dies der Druck der ruhenden Flüssigkeit in Folge ihres Gewichtes auf die Wand. Dieser Druck, gewöhnlich als hydrostatischer Druck bezeichnet, ist am Grunde der Zelle am grössten, oben gleich Null.

Kömmt eine solche, bloß dem hydrostatischen Drucke unterworfenen Zelle, z. B. ein Wurzelhaar, mit Wasser in Berührung, so wird innerhalb der geschlossenen, mit Flüssigkeit bereits vollkommen erfüllten Zellhaut Wasser durch Diffusion in die Zelle einströmen und ein nunmehr allseits gleichstarker Druck erzeugt werden, welcher den äussern Druck überragt und sich in verschiedener Weise äussern wird: es kann die — in einem gewissen Grade stets — elastische Wand gedehnt werden, es kann aber auch ein Theil der osmotisch aufgenommenen Flüssigkeitsmasse wieder durch die für Wasser permeable Wand herausgepresst werden. Dem Drucke der in die Zelle einströmenden Flüssigkeit tritt die Elasticität der Wand als Widerstand entgegen, und es leuchtet ein, dass beide Kräfte einander so lange entgegenarbeiten werden, bis ein Gleichgewichtszustand

geschaffen wird. Ebenso verständlich ist es, dass der Filtrationswiderstand der endosmotischen Kraft der Zellflüssigkeit entgegenarbeitet und ein Gleichgewichtszustand eintreten kann, in welchem die in die Zelle diffundirende Flüssigkeitsmenge gerade so gross ist als die durchfiltrirende. So lange nun der von der Zellflüssigkeit auf die Wand ausgeübte Druck grösser ist als der äussere Druck, sagt man die Zelle turgescirt, der Zustand der Zelle wird als deren Turgor bezeichnet. Hierunter ist also eine osmotische Druckkraft zu verstehen, welche auf die Zellwand allseits gleichmässig wirkt und die selbstverständlich stets grösser sein muss als der äussere Druck.

Es kann auch von Turgor und der Turgescenz ganzer Gewebe und Organe gesprochen werden. Alle im starken Wachsthum befindlichen Organe sind turgescient und besitzen in diesem Zustande einen grösseren Grad von Steifheit und Festigkeit. Welche Pflanzentheile sind schlaff und schon diese Eigenschaft zeigt den turgorlosen Zustand an.

Die Flüssigkeitsaufnahme wird in jungen Entwicklungsstadien der Zellen durch das Protoplasma bedingt, welches sich der Hauptmasse nach aus Substanzen von beträchtlichem endosmotischen Aequivalent zusammensetzt.

Die Wasseraufnahme steigert sich aber mit der in heranwachsenden Zellen eintretenden Verringerung des Plasmas und wird in der Zelle am grössten, wenn dasselbe nur mehr als dünner Ueberzug die Innenwand der Zelle auskleidet. Nunmehr sind es im Zellsafte auftretende Körper, in erster Linie die organischen Säuren und organisch sauren Salze, welche durch ihre hohe endosmotische Kraft das Wasser anziehen. Sie selbst können aus der Zelle so lange nicht hinausdiffundiren, als das sie umschliessende Protoplasma lebt, indem dieses für organische Säuren und die meisten andern Körper des Zellsaftes undurchlässig ist (s. Anatomie, S. 19). So kommt es, dass die Zelle Wasser aufnimmt, ohne hierbei an organischer Substanz zu verlieren. Indess muss bemerkt werden, dass dies in voller Schärfe nicht ganz richtig ist, indem die thatsächlich diffundirende Menge solcher organischer Substanzen im Vergleich zur endosmotisch aufgesaugten Wassermenge nicht Null, sondern nur sehr klein ist. Trotz des Protoplasmaschlauchs können somit kleine Mengen von osmotisch wirksamen Substanzen von Zelle zu Zelle diffundiren.

Die Wurzelhaare und ähnlich functionirende Zellen sind also befähigt, Wasser aus den Medien, in welchen sie sich ausbreiten, aufzunehmen, ohne im Ganzen durch Osmose grössere Quantitäten eigener Substanz an dieses Medium abgeben zu müssen. Die dennoch endosmotisch austretenden Stoffe leisten insoferne noch für das Pflanzenleben Dienste, als sie zur Aufschliessung von Gesteinen, wie früher schon angedeutet, herangezogen werden.

Aus den Medien, in welchen die Wurzelhaare und diesen analoge Zellen sich befinden, wird in erster Linie Wasser aufgenommen, mit diesem aber auch absorbirte Gase und gelöste Salze. Die Qualität und Quantität all' dieser in die Pflanze eintretenden Körper ist jedoch von der Beschaffenheit der Zellmembran und des Zellinhaltes abhängig.

Welcher Art aber die Abweichungen im Baue dieser Diffusionsapparate sind, welche die einen, z. B. die Wurzelhaare einer bestimmten Pflanze, befähigen, Thonerde- oder Lithionsalze aufzunehmen, die andern aber hierzu untauglich machen, ist noch nicht ermittelt worden.

II. Weiterbewegung der flüssigen Nahrung. Wurzeldruck.

37. Die von den Wurzelhaaren oder ähnlich functionirenden Organen aufgenommenen Flüssigkeiten werden in der Pflanze weiter bewegt, und zwar entweder selbst wieder durch Diffusion oder durch die schon geschilderte osmotische Druckkraft, durch den Turgor.

Betrachten wir vorerst die Wirksamkeit der Diffusion. Ueberlegt man, dass die Zellsäfte benachbarter Zellen in der chemischen und physikalischen Beschaffenheit nie völlig übereinstimmen, so wird es begreiflich, dass derartige osmotische Bewegungen im lebenden Pflanzenkörper etwas Gewöhnliches sein müssen. Alle Diffusionsbewegungen streben die Annahme eines Gleichgewichtszustandes an, d. h. in unserem Fall: die osmotischen Strömungen trachten die chemische Zusammensetzung und physikalische Beschaffenheit der Zellsäfte aller Zellen der Pflanze auszugleichen. Aber schon die Athmung eliminirt die verschiedensten organischen Stoffe und stört also continuirlich die sich etwa einstellenden Gleichgewichtszustände, desgleichen die

Verdunstung der mit der Luft in Berührung stehenden Zellen, die zu einer Concentration der Zellsäfte führt, etc.

38. Nicht minder wichtig für die Flüssigkeitsbewegung in der Pflanze ist der Turgor. Durch die Kraft desselben wird Wasser aus den Wurzelhaaren oder anderen aufnehmenden Organen in die Nachbarzellen gepresst, in diesen der Turgor erhöht, welcher sich gleichfalls durch Filtration von Wasser äussert u. s. w.

Rasen von *Penicilium glaucum* und anderen Pilzen, im feuchten Raume cultivirt, erscheinen häufig wie bethaut; die feinen, den Mycelfäden anhängenden Tröpfchen wurden durch die Turgorkraft hervorgepresst. — An den Blättern von Graskeimlingen werden häufig durch Turgorkraft Tröpfchen hervorgepresst, indem in den reichlich vorhandenen, osmotisch saugenden Wurzelhaaren ein Druck entsteht, welcher die Flüssigkeit in der Richtung des geringsten Widerstandes weiterbefördert und bei den Spaltöffnungen der Blattorgane zum Austritte gelangen lässt (s. Anatomie, S. 81). Die von den Wurzelhaaren ausgehende, zunächst in den saftführenden Zellen der Wurzel sich fortpflanzende gesammte Turgorkraft, die aber in den oberirdischen Pflanzentheilen noch weiterwirkt oder doch bis zu einer bestimmten Höhe sich fortpflanzt, wird als Wurzelkraft oder Wurzeldruck (Hales, 1727) bezeichnet. Bei krautigen Pflanzen ist die Wirksamkeit des Wurzeldruckes etwas Gewöhnliches. Der Nachweis gelingt leicht, wenn man den Stamm der Pflanze etwas über der Oberfläche des Bodens abschneidet und auf den Stumpf ein Steigrohr luftdicht aufsetzt. Alsbald sieht man Flüssigkeit in der Röhre emporsteigen. Hält man den Boden, in welchem die Versuchspflanze (z. B. eine Balsamine oder eine Sonnenblume) wurzelt, feucht, so quillt das Wasser durch mehrere Tage aus dem Stumpf hervor, und da die Menge der austretenden Flüssigkeit bei fortgesetztem Versuche ein Vielfaches des Wurzelvolums beträgt, so folgt, dass durch die osmotische Saugkraft der Wurzelhaare continuirlich Wasser aus dem Boden aufgenommen und durch die Wurzelkraft continuirlich weiterbefördert wird. Auch an manchen Holzgewächsen lässt sich die Wurzelkraft nachweisen, z. B. am Weinstock. Bekanntlich „blutet“ die Rebe, wenn sie im Beginn der Vegetationsepoche angeschnitten wird. Es tritt aus den Schnittflächen lange und continuirlich Wasser hervor. Mittelst

auf dem blutenden Stumpfe befestigter Manometer lässt sich zeigen, dass beim Weinstock die Flüssigkeit mit einer Kraft herausgedrückt wird, welche über eine Atmosphäre beträgt. Trocknet man den blutenden Stammquerschnitt ab, so kann man mit der Loupe constatiren, dass die Flüssigkeit aus den Gefässen hervordringt. Die Gefässe können mithin von der Wurzel her mit Wasser gefüllt werden. Selbstverständlich müssen auch zwischen den Wurzelhaaren und den Gefässen liegende Zellen gleichfalls mit Wasser erfüllt werden; in den Gefässen ist aber der Widerstand für die Aufwärtsbewegung der Flüssigkeit am geringsten und deshalb schon wird hauptsächlich in ihnen der durch den Wurzeldruck emporgespreste Saft aufsteigen.

Die in den Elementen des Holzkörpers blutender Bäume (Ahorn, Birke, Weissbuche etc.), vor Eintritt des Wurzeldrucks vorhandene, das Lumen der Zelle fast ganz erfüllende Luft wird bei der Emporpressung des Bodenwassers nicht ganz entfernt, sondern findet sich in Form grosser, oft den ganzen Querschnitt des Lumens einnehmender Luftblasen in den Elementen des Holzkörpers vor. Die Wassersäulen in den fibrosen Theilen des Holzkörpers sind somit vielfach unterbrochen, wodurch der hydrostatische Druck der im Baumstamme vorhandenen Wassermasse in einer für den Baum sehr zuträglichen Weise vermindert wird. — Legt man zur Zeit des Blutens durch Anschnitt ein Stück des saftreichen Holzkörpers blos, so tritt, namentlich bei warmem Wetter, aus der Wundstelle nach einiger Zeit Saft hervor, nicht aber in Folge des Wurzeldrucks, sondern, weil die Luft in den Holzzellen sich ausdehnt und die Flüssigkeit herauspresst. Auch diese im Frühlinge oft zu beobachtende Erscheinung hat man als „Bluten“ bezeichnet.

III. Transpiration.

39. In Wasserpflanzen mit durchaus submersen Organen kann die Wasserbewegung von Zelle zu Zelle nur durch osmotische Saugung und durch die Turgorkraft erfolgen. In den Landpflanzen gesellt sich zu diesen Molekularkräften noch die Verdunstung aller mit der Atmosphäre in Berührung stehenden Organe, die Transpiration.

Die safterfüllten Zellen und jene Elemente, deren Zellwände mit Wasser imbibirt sind, geben an die Atmosphäre oder

an die inneren Gasräume der Pflanzen, an die sie grenzen und die selbst wieder mit der atmosphärischen Luft communiciren, so lange Wasserdampf ab, als diese oder die genannten intercellularen Räume nicht mit Wasserdampf gesättigt sind; da die Sättigung in der Regel nicht erreicht wird oder, wenn erreicht, bald wieder durch äussere Einwirkung eine Störung dieses Zustandes eintritt, so transpiriren die Pflanzentheile fast continuirlich. Die mit der inneren oder äusseren Luft in Berührung stehenden wasserführenden Zellen geben ihr Wasser in Dampfform durch die Membranen ab. Diese verlieren dadurch den Zustand der Sättigung mit Imbibitionswasser, nehmen Wasser aus dem Zellsafte oder der Membran der Nachbarzelle auf, es tritt ein Saugungsprocess ein, welcher so lange währt, als die Pflanze Wasser in Dampfform abgibt, und der die durch osmotische Saugung und Druck hervorgerufene Wasserbewegung durch die Pflanze wesentlich fördert.

Die Transpirationsgrösse verschiedener Pflanzen ist eine sehr verschiedene. Sehr stark transpiriren krautige Pflanzen; sommergrüne Holzgewächse (die meisten Laubbäume; unter unsern Coniferen die Lärche) viel stärker als die wintergrünen (die meisten Coniferen; unter den Laubhölzern *Buxus sempervirens*, *Berberis aquifolium* etc.). Die succulenten Pflanzen (*Cactus*, *Sedum*, *Sempervivum* etc.) zeichnen sich durch sehr geringe Transpiration aus und bilden, da sie bekanntlich sehr saftreich sind, eine augenfällige Ausnahme von der sonst allgemein zutreffenden Regel, derzufolge wasserreiche Pflanzen und Pflanzentheile relativ stark transpiriren. Wie gross die Wassermengen sind, welche durch Transpiration von den Pflanzen abgegeben werden, ergiebt sich aus der Thatsache, dass Laubblätter unter günstigen Bedingungen in einem Tage ebensoviel, ja mehr Wasser abgeben, als ihr eigenes Gewicht beträgt. Setzt man die Transpirationsgrösse des Blattes der Linde (*Tilia grandifolia*), welches während der Sommermonate täglich etwa eine dem eigenen Lebendgewichte gleiche Wassermenge abgibt = 100, so erhält man für die tägliche Transpirationsgrösse des Blattes der Weissbuche den Werth 96, für das Blatt der Rothbuche 71, des Spitzahorn 64, der Eiche 43, der Fichte 19, der Föhre und der *Berberis aquifolium* 16 als Mittelwerthe.

Aber auch die verschiedenen Organe derselben Pflanze zeigen bezüglich der Transpirationsgrösse ein verschiedenes Ver-

halten. Blütenblätter transpiriren in der Regel am stärksten, sodann folgen die Laubblätter, der grüne, noch von der Epidermis bedeckte, schliesslich der bereits von Periderm umkleidete Stamm. Genauere, in neuerer Zeit unternommene Untersuchungen lehrten, dass die Wasserabgabe junger, von Periderm bedeckter Stämme nicht ganz unbeträchtlich und sogar bei niedriger Temperatur noch nachweislich ist. Es ergibt sich, dass selbst entlaubte Stämme während der Winterruhe Wasser verlieren, theils durch das Periderm und durch die jungen Blattnarben, theils durch die Knospen. Das transpirirte Wasser stammt aus dem Holzkörper, und so wird die langbekannte Thatsache erklärlich, dass das Holz der Bäume vom Ende der Vegetationsperiode bis zum Beginn der nächsten wasserärmer wird.

40. Die Stärke der Transpiration hängt von äusseren Einflüssen und von der Organisation des verdunstenden Pflanzentheiles ab. — Bezüglich der ersteren sei erwähnt, dass mit dem Steigen der Temperatur und dem Fallen der Luftfeuchtigkeit die Transpiration zunimmt, dass unter sonst gleichen Verhältnissen die Verdunstung im Lichte eine stärkere ist als im Finstern, und dass auch die Bodenbeschaffenheit und der Umstand, ob die transpirirenden Pflanzentheile in Ruhe oder Bewegung sich befinden, auf die Verdunstungsgrösse Einfluss nehmen. Die Beziehung zwischen Temperatur und Licht einerseits und Transpiration andererseits wird erst in einem spätern Abschnitte eingehend erörtert werden; hier genüge einstweilen die Bemerkung, dass die wintergrünen Gewächse selbst noch bei Temperaturen unter Null, wenn auch in geringerer Masse, transpiriren, und dass es die grünen Pflanzenorgane sind, deren Transpirationsgrösse durch Beleuchtung am auffälligsten gesteigert wird. Die Bodenbeschaffenheit influirt insofern auf die Verdunstung, als die Menge disponiblen Bodenwassers im Allgemeinen fördernd, die Nährsalze in hohem Grade der Verdünnung begünstigend, in concentrirteren Lösungen hingegen hemmend auf die Wasserverdunstung der Pflanzenorgane wirken. — Bewegung wirkt schon insoferne begünstigend auf die Transpiration, als die über den Organen liegenden Wasserdunstschichten entfernt werden, aber auch durch die hierbei stattfindende Verengung der Intercellularen, wodurch Wasserdunst ausgetrieben wird und dafür relativ trockene Luft einströmen muss. — Die

Organisation der Pflanzentheile betreffend, ist vor Allem hervorzuheben, dass die Hautgewebe dem Austritte des Wassers in Dampfform Widerstand leisten und dass die Wassermengen, welche durch Oberhaut- und Peridermzellen, ferner durch die Haare austreten, sehr geringe sind. In der Oberhaut sind es die Spaltöffnungen, im Periderm die Lenticellen, aus welchen die relativ grössten Massen von Wasserdampf austreten. Der hier ausgehauchte Wasserdampf wird aber im Innern der Organe von jenen Zellwandflächen abgegeben, welche die inneren Gasräume (luftführende Intercellularen) begrenzen und die durch die Spaltöffnungen und Lenticellen mit der Atmosphäre communiciren. Es wurde constatirt, dass die Spalte der Spaltöffnung im Lichte sich erweitert und damit wird die bei Beleuchtung eintretende Beschleunigung der Transpiration in Zusammenhang gebracht. Je geringer die Zahl der Spaltöffnungen, je mächtiger die Cuticula und die Haar- und Wachsüberzüge eines Blattes entwickelt sind, desto geringer ist dessen Transpiration. Zarte Oberhäute (Epithelien) setzen der Verdunstung nur geringen Widerstand entgegen; durch diese kann eine reichliche Wasserdampfabgabe auch dann erfolgen, wenn sie frei von Spaltöffnungen sind.

Das durch Transpiration abgegebene Wasser stammt gänzlich oder doch zum grössten Theile aus dem Boden. Der Wasserdampf der Atmosphäre kommt der Pflanze unter keinerlei Umständen direct zu statten; indirect aber insoferne, als im dunstgesättigten Raume turgorlose Zellen nicht weiter transpiriren, wohl aber durch osmotische Saugung wieder turgescirent werden können. Tropfbares Wasser kann hingegen von den Organen aufgenommen werden und vermag ihren Wassergehalt zu vermehren, wie folgende, völlig sichergestellte Thatsachen lehren. Im Beginn des Welkens befindliche, also nur schwach turgescirende Sprosse nehmen, unter Wasser getaucht, nicht nur alsbald einen völlig turgescirenten Zustand an, die Wasseraufnahme lässt sich auch direct durch die Gewichtszunahme constatiren; Saraceniern erhalten sich monatelange, ohne dass man den Boden, in dem sie wurzeln, begiesst, frisch, wenn nur ihre schlauchförmigen Blätter von Zeit zu Zeit mit Wasser gefüllt werden.

Die Bedeutung der Transpiration für die Saftbewegung in den Bäumen, deren höhere Laubregionen nicht mehr unter dem Einflusse des Wurzeldruckes stehen, leuchtet wohl ein. Wie

sehr aber ein durch Transpiration im Gang gehaltener Wasserstrom den Gewächsen noththut, geht aus der sofort sich einstellenden Entblätterung von in den absolut feuchten Raum gebrachten Holzgewächsen hervor. Der herbstliche Laubfall ist in erster Linie auf verminderte oder völlig gehemmte Transpiration zurückzuführen. Je stärker ein Holzgewächs transpirirt, desto rascher tritt an demselben im Herbste der Laubfall ein. Deshalb sind auch die am schwächsten transpirirenden Holzgewächse wintergrün.

IV. Die Bewegung der Gase in der Pflanze.

41. Die in der Atmosphäre enthaltenen Gase treten in die Pflanze ein und passiren ihr Inneres theils unverändert, theils durch schon oben erwähnte chemische Processe verändert. Der Stickstoff durchsetzt völlig indifferent die Gewebe und wird in ebenso grosser Menge von der Pflanze abgegeben als aufgenommen. Hingegen erfährt die Kohlensäure während des Tages in den grünen Organen eine Zerlegung unter Ausscheidung eines gleichgrossen Volums Sauerstoff, dieser aber dient fortwährend zur Respiration, wobei je nach dem Verbrennungsmateriale ein gleichgrosses, grösseres oder kleineres Quantum von Kohlensäure abgegeben wird (s. oben S. 192). Die von der Pflanze aufgenommenen Gasarten werden von der Membran, den Zellsäften und allen mit Flüssigkeit imbibirten Zellinhaltskörpern in ungleichem Masse absorbirt und diffundiren mit verschiedener Geschwindigkeit durch die Zellmembranen. Kohlensäure und Sauerstoff werden von den Flüssigkeiten stärker absorbirt als Stickstoff, Kohlensäure diffundirt durch viele Zellmembranen rascher als Sauerstoff, dieser rascher als Stickstoff. — Die berührten Vorgänge rufen Verschiedenheiten in der Spannung und der chemischen Zusammensetzung der im Innern der Pflanze vorkommenden Gase im Vergleiche zur atmosphärischen Luft hervor, zu denen sich noch andere gesellen, namentlich die rasche Verdunstung des Wassers aus Gefässen und Zellen, deren Membranen die Luft nur schwierig aufzunehmen vermögen. So kömmt es, dass der Druck, unter welchem die in den inneren Gasräumen befindliche Luft steht, von dem äusseren Luftdrucke verschieden ist. Als besonders wichtig ist hervorzuheben, dass der Druck der Gefässluft in der Regel bedeutend geringer ist, als der

Atmosphärendruck, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man belaubte Sprosse unter Quecksilber abschneidet, wobei diese capillar nicht aufsteigende Flüssigkeit durch den äussern Luftdruck tief in die Gefässe hineingepresst wird. Die Luft, welche in den Gasräumen submerser oder unterirdischer Organe vorkömmt, steht gewöhnlich unter einem höheren als dem äusseren Luftdruck. Dies lehren namentlich submerse Organe, aus welchen beim Durchschneiden anfänglich ein Strom von Luftblasen hervorschießt.

Die chemische und physikalische Verschiedenheit der in den Gasräumen der Pflanze enthaltenen Luft im Vergleiche zu jener der Atmosphäre geben fortwährend Veranlassung zu Diffusionsbewegungen, durch welche ein Ausgleich in der Beschaffenheit der äussern und innern Luft wohl angestrebt, aber niemals erreicht wird.

42. Andere als Diffusionsbewegungen der Gasarten kommen in der lebenden Pflanze nicht vor, freilich treten dieselben je nach der physikalischen Beschaffenheit der Gewebe in verschiedenen Formen auf. Je nach den physikalischen Bedingungen folgen die durch die Pflanze sich bewegenden Gase den Gesetzen der Effusion, Transpiration, Membrandiffusion im engeren Sinne oder der Absorption. Effusion findet statt, wenn die Gase durch enge Oeffnungen in dünner Wand, z. B. durch Spaltöffnungen und Lenticellen aus- und eintreten. Es verhalten sich hier die Zeiten für den Durchtritt der Gase wie die Quadratwurzeln aus den Dichten der sich mischenden Gase, wie sich mit Hilfe abgezogener Oberhäute leicht zeigen lässt. Transpiration im physikalischen Sinne, nicht zu verwechseln mit der Verdunstung der Pflanzenorgane, und deshalb im Nachfolgenden als „Gastranspiration“ bezeichnet, stellt sich ein, wenn die Gase durch enge Capillaren sich bewegen. Für die bei der Gastranspiration stattfindende Geschwindigkeit wird in der Physik der

Ausdruck $\frac{D^4}{l}$ angegeben, wobei D den Durchmesser und l die

Länge der Capillare bedeutet. Durch die Gefässe des Holzes streicht die Luft thatsächlich mit der angegebenen Geschwindigkeit, hingegen gilt die Formel nicht für Capillaren, wie sie in den Intercellulargängen vorliegen. Sehr häufig findet Membrandiffusion im engeren Sinne statt, nämlich immer, wenn die Gase durch Scheidewände von einander getrennt sind,

und ihre Geschwindigkeit von der Dichte abhängig ist. So geht das Gas von einer Parenchymzelle in die andere über. Bewegt sich ein Gas durch die Zellwand mit einer von der Dichte ganz unabhängigen Geschwindigkeit, wie beim Durchtritt durch eine Kautschuklamelle oder durch eine andere Colloidschichte, so wird der Vorgang als Absorption bezeichnet. Man hat sich dabei vorzustellen, dass das Gas die Wand, zu einer Flüssigkeit verdichtet, passirt. Dieser Vorgang findet beim Durchgang der Luftarten durch die Cuticula statt. Es wurde gefunden, dass die Kohlensäure, obgleich dichter als Sauerstoff, doch rascher durch die Cuticula durchgeht, und auch der Sauerstoff sie rascher als Stickstoff passirt. — Lenticellenfreies Periderm ist selbst bei hohem Druckunterschiede für Gase vollkommen undurchlässig. So lange die Korkzellwand noch imbibirt ist, lässt sie Gase durch und es tauscht die Zelle ihren flüssigen Inhalt gegen gasförmigen ein. Mit dem Entweichen des Imbibitionswassers ist die Wand der Korkzelle für Gase undurchlässig geworden. Ein geradezu umgekehrtes Verhalten bieten die Parenchymzellen dar. Gleich einer Zelle aus gebranntem Thon lassen sie im trockenen Zustande die Luft weitaus leichter durch als im imbibirten. Durch die zarten Schliessmembranen der Poren diffundiren die Gase weitaus rascher als durch die verdickten Wandpartien; so erklärt es sich, dass die Parenchymzellen desto schneller die Luftarten passiren lassen, je reichlicher ihre Zellwände mit Poren versehen sind. Im Parenchymgewebe bewegen sich die Gasmoleküle aber nicht bloß durch die Membranen, sondern auch durch die Intercellulargänge, also auch durch Gas-transpiration. Je stärker die Zellmembranen imbibirt sind, desto mehr überwiegt die Gastranspiration im Vergleiche zur Membrandiffusion. Die Bewegung der Gase durch gefässloses Holz ist ein complicirter Diffusionsprocess, bei dem entschieden auch Absorption theilhaftig ist, und zwar überwiegt sie desto mehr, je wasserreicher das Holz ist. Die Gase bewegen sich auch im Holze desto rascher von Zelle zu Zelle, je dünner die Wände derselben sind; so wird es erklärlich, warum im Coniferenholze die Diffusion der Gase in tangentialer Richtung rascher als in radialer erfolgt, da die Tüpfel mit ihren zarten, für Gase leicht durchgängigen Schliessmembranen auf den Radialwänden der Tracheiden liegen. Noch complicirter ist die Gasbewegung durch gefässhaltiges Holz, weil zu den schon hier erwähnten Momenten noch

eins: nämlich die Bewegung der Gase durch Gastranspiration kömmt. — Die Hauptmassen der Gase strömen durch die Oeffnungen der Hautgewebe (Spaltöffnungen und Lenticellen) ein und aus. Diese Oeffnungen setzen die inneren Gasräume der Pflanzen mit der Atmosphäre in Communication. In dem parenchymatischen Gewebe kann der Austausch der Gase rascher als im Holzgewebe erfolgen, weil hier die Bedingungen für Membrandiffusion, Absorption und Gastranspiration gegeben sind, während im Holzgewebe, wenn von den Gefäßen abgesehen wird, die letztere völlig ausgeschlossen ist. Für das Verständniß der Saftbewegung im Holzkörper ist die Thatsache von Bedeutung, dass die Holzgefäße und Tracheiden mit Intercellularen nicht communiciren und zudem durch die starke Imbibition der Zellwände Gase nur sehr schwer durchlassen. So muss bei starker Transpiration für das austretende Wasser ein Gasgemenge von sehr schwacher Tension ausgetauscht werden.

V. Die Leitung des Wassers durch den Holzkörper.

43. Pilze und saftreiche krautige Gewächse bedürfen zur Leitung des Wassers bloß osmotischer Saug- und Druckkräfte. Gleich den Wasserpflanzen mit submersen Organen ist für die Bewegung des Wassers durch ihre Organe die Transpiration nicht nöthig, denn im absolut feuchten Raume gedeihen sie vorzüglich, nehmen so viel Wasser auf, als sie bedürfen, oft sogar noch mehr, das dann in Form von Tropfen ausgeschieden wird. Ein anderes Verhalten zeigen jene Gewächse, deren Gefäßbündel starke oder gar mächtig entwickelte Holztheile besitzen, namentlich die Holzgewächse. Wohl ist auch bei diesen Gewächsen oft ein Wurzeldruck vorhanden, dessen Druckkraft aber im Stamme rasch abnimmt und sich oft in geringen Höhen des Stammes gar nicht mehr nachweisen lässt; ja sehr häufig sind bei solchen Gewächsen die osmotisch erzeugten Drucke selbst in der Wurzel nur geringe, so dass an ein Emporschaffen des Wassers durch den Stamm bis zu den Blättern in diesen Fällen gar nicht zu denken ist. Die Wasserbewegung ist hier offenbar von der Transpiration abhängig, solche Gewächse sind auch an continuirliche Transpiration so gewöhnt und dieser Function so angepasst, dass sie ihre Blätter verlieren, wenn sie für einige Zeit in einen mit Wasserdampf vollkommen gesättigten Raum

gebracht werden. Zu den osmotischen Saug- und Druckkräften gesellt sich in allen diesen Pflanzen auch noch eine durch die Transpiration erzeugte Saugung, welche sich in zweierlei Weise deutlich äussert: erstens als diffundirender Wasserstrom, welcher die imbibirten Zellwände durchsetzt und das durch die Verdunstung gestörte Gleichgewicht in der Sättigung der Membran mit Imbibitionswasser herzustellen strebt; und zweitens durch Herabsetzung der Tension der Holzluft, namentlich der in den Gefässen vorhandenen. Aber auch die osmotische Bewegung des Zellsaftes erfährt aus naheliegenden Gründen in den saftreichen Organen durch die Transpiration eine Förderung.

44. Im Stamme der dicotylen und gymnospermen Holzgewächse geht die überwiegende Hauptmasse des nach aufwärts strömenden Wassers durch das Holz, welches hier einen geschlossenen, bloß vom Marke unterbrochenen Cylinder bildet, welcher an Masse die übrigen Gewebe des Stammes weit übertrifft und durch einen hohen Wassergehalt (25—54 Proc.) ausgezeichnet ist. Aus der hier deponirten Wassermenge schöpfen die transpirirenden Organe, also in erster Linie die Laubmassen; das in Dampfform abgegebene Wasser muss aber continuirlich vom Boden aus ersetzt werden. Es ist schon seit Hales bekannt, dass das Bodenwasser im Holze aufsteigt, wie folgende Versuche lehren. Schneidet man rund um den Stamm ein Rindenstück bis auf den Holzkörper heraus, so bleibt die Laubkrone frisch, obgleich die Leitung durch die Rinde unterbrochen wurde; durchschneidet man hingegen mit möglichster Schonung der Rinde den Holzkörper, so verwelken die Blätter alsbald. Auch mittelst abgeschnittener Zweige lässt sich der gleiche Beweis führen. Stellt man nämlich einen vom Baume frisch abgeschnittenen, am unteren Ende von Holz und Mark befreiten Zweig derart im Wasser auf, dass er bloß mit der abgelösten Rinde eintaucht, so verwelkt und verdorrt der Zweig fast eben so schnell, als würde man ihn an der Luft liegen gelassen haben, hält sich hingegen lange frisch, wenn er mit dem Holzkörper — selbst nach Entfernung von Rinde und Mark an der Einsenkungsstelle — in's Wasser getaucht wurde. — Es ist selbstverständlich, dass das Bodenwasser auch der Rinde und dem Marke zu Gute kommen muss. Für die Aufwärtsleitung des Wassers im Stamme leisten diese Gewebe, wie die angeführten Versuche lehren, aber fast gar nichts. — Im Stamme der monocotylen Bäume kann

ein so zusammenhängender Wasserstrom, wie wir ihn eben kennen lernten, nicht zu Stande kommen, weil ein geschlossener Holzkörper fehlt; hier bewegt sich das Wasser in ebensoviel kleinen Strömen nach aufwärts, als Gefäßbündel im Stamme vorhanden sind.

45. Die bei der Wasserbewegung thätige Saug- und Druckkraft ist bereits früher in Kürze erörtert worden; es erübrigt noch, die für das Verständniss der Wasserbewegung im Stamme der Holzgewächse höchst wichtige Bewegung des Imbibitionswassers durch die Holzzellwände zu erörtern. Durch das Holz der Bäume zieht, wie wir eben gesehen haben, ein continuirlicher Wasserstrom. Zur Zeit der stärksten Transpiration enthalten die durch ihre zur Stammaxe parallele Streckung als Organe der Wasserleitung sich documentirenden Elemente des Holzes vieler Bäume und Sträucher gar keinen Zellsaft, das Wasser findet sich nur in der Zellwand, aber reichlich vor, als Imbibitionswasser, und kann deshalb nur als solches durch die Membran nach aufwärts geleitet werden. Die Bewegung des Imbibitionswassers gehört in die Kategorie der Diffusionserscheinungen, denn die Tendenz dieser Bewegung ist die Herstellung eines Gleichgewichtszustandes in der Sättigung der Zellwände mit Imbibitionswasser. Ist einmal das ganze System zusammenhängender Zellmembranen mit Wasser gesättigt, so steht die Imbibitionsbewegung stille, so z. B. im absolut feuchten Raume; geht aber ein Theil des Wassers durch Transpiration oder durch Abgabe von Wasser an die Wände transpirirender Zellen verloren, so erfolgt die Wasseraufnahme von den wasserreichen Membranen aus, welche sich immer tiefer und tiefer in den Holzkörper hinab bis zu Zellen fortsetzt, die das Wasser auf Grund osmotischer Saug- und Druckkräfte aufnehmen.

Frisches Holz leitet das Imbibitionswasser rasch, eingetrocknetes sehr langsam, deshalb kömmt bei der Wasserleitung im lebenden Holze blos der Splint, nicht aber das Kernholz in Betracht. Die Leitung des Imbibitionswassers hängt vom anatomischen Baue des Holzes ab: das Imbibitionswasser bewegt sich durch die Zellwand desto rascher, je länger und je dünnwandiger die Zellen sind, indem sich die Wassermoleküle leichter in der Richtung der Verdickungsschichten, als quer durch dieselben bewegen. Deshalb bewegt sich das Imbibitionswasser am raschesten in der Richtung der Stammaxe, in dünnwandigen,

langfaserigen Elementen rascher, als in kurzen, dickwandigen, also im Frühlingsholze rascher als im Herbstholze. Die Leitung quer durch das Holz wird in der Richtung nach der Rinde hin durch die in querer Richtung liegenden Zellen — durch die Markstrahlen — begünstigt, durch die Herbstholzzone gehemmt; hingegen fördern die auf den radialen Wänden gelegenen Tüpfel die Imbibitionsbewegung in tangentialer Richtung. Je nach dem anatomischen Bau erfolgt deshalb die Leitung des Imbibitionswassers im Holze mancher Bäume rascher in radialer (Ahorn), im Holze anderer (Föhre) in tangentialer Richtung. — Die relative Geschwindigkeit der Wasserbewegung im Holze lässt sich leicht experimentell feststellen. Es werden aus frischem Holze drei Würfel geschnitten und die Flächen jedes bis auf eine mit Lack verschlossen. Die Würfel müssen so zugeschnitten sein, dass bei einem die Radialfläche, beim zweiten die Tangentialfläche, beim dritten die Querschnittsfläche freiliegt. Die Wassermengen, welche von diesen Würfeln in gleichen Zeiten abgegeben werden, sind der Geschwindigkeit der Wasserbewegung durch die Wand in den gegebenen Fällen direct proportional und man wird beispielsweise aus der Wassermenge, welche der mit der Querschnittsfläche transpirirende Würfel abgibt, die relative Geschwindigkeit der Wasserbewegung in der Längsrichtung des Holzes entnehmen können.

46. Nach den Auseinandersetzungen über die im Baume bei der Aufwärtsbewegung des Wassers wirksamen motorischen Kräfte kann es keine Schwierigkeiten mehr bereiten, sich in richtiger Weise vorzustellen, wie das Bodenwasser bis zu den Blättern gehoben wird. Es handelt sich nur mehr darum, das Zusammenwirken der einzelnen Kräfte: osmotische Saug- und Druckkraft, Imbibitionskraft, Transpiration, endlich Saugkraft in Folge geringen Luftdruckes, klar zu machen. Das Wasser wird von den Wurzelhaaren aufgenommen, es entstehen osmotische Druckkräfte, welche das Wasser in der Richtung des geringsten Widerstandes emporpressen. Wo der Wurzeldruck endet, übernehmen andere Molekularkräfte die Hebung. Die Capillarität wird dabei nicht viel leisten, einmal, weil die Widerstände in den ungemein engen Röhren sehr grosse sind, ferner, weil alle Elemente des Holzkörpers bis auf die Gefässe geschlossen sind, die Capillarität also nur die Hebung des Wassers innerhalb einer Zelle erklären könnte. Es ist vielmehr die Imbi-

bitionskraft, welche die durch die Transpiration verloren gegangene Wassermenge in Fluss bringt, ferner der durch die Transpiration verminderte Luftdruck im Innern der Gewebe, namentlich in den Gefässen. Dieser im Vergleiche zum äusseren Luftdrucke geringere Druck der Holzluft kann nicht anders denn als Saugkraft wirken, und es ist leicht einzusehen, wie er die Hebung des Wassers in die transpirirenden Organe bewirken wird. Die Gefässe der Blätter werden ihr Wasser am frühesten abgeben, da ihre feinsten Auszweigungen mit den wasserdampf-abgebenden Zellen in unmittelbarster Berührung stehen. Die Saugkraft dieser Gefässe wird zunächst auf das jüngste Holz wirken, weil dieses mit dem Blattgefässbündel direct communicirt und dessen Wasser aufsaugt. So entsteht im jüngsten Holze ein niederer Luftdruck, welcher die Aufsaugung des in den älteren Holzschichten gelegenen Wassers bedingt. Bei dieser Saugung sind in erster Linie die Gefässe betheiligt, welche erfahrungsgemäss während der Transpirationszeit mit einer Luft von niederer Tension gefüllt sind. Hand in Hand mit der Aufsaugung des Wassers in Folge Druckunterschiedes zwischen äusserer und innerer Luft geht die Bewegung des Imbibitionswassers, welche durch die Gefässe am raschesten erfolgen muss, da in den Wänden dieser langen Röhren die Widerstände der Bewegung, im Vergleiche zu den anderen Elementen des Pflanzenkörpers, die geringsten sind.

47. Es ist oft versucht worden, die Geschwindigkeit des Wasserstromes im Holzkörper experimentell festzustellen. Es ist begreiflich, dass man selbst in jenen Fällen, in welchen man genauere Bestimmungsmethoden anwendete, höchst verschiedene Werthe für die Geschwindigkeit des strömenden Wassers erhielt, denn die specifischen Eigenthümlichkeiten im anatomischen Baue verschiedener Gewächse begründen an sich schon eine Verschiedenheit in der Geschwindigkeit der Wasserbewegung derselben; es hängt auch bei einer und derselben Baumart die Wasserbewegung von den äusseren Vegetationsbedingungen ab, von Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Barometerstand etc., so dass den ermittelten Zahlen nur ein geringer Werth beizumessen ist. Dies leuchtet besonders ein, wenn man bedenkt, dass die Wassermoleküle in ungleich gebauten Elementen eines und desselben Gewebes mit ungleicher Geschwindigkeit sich bewegen müssen.

VI. Die Leitung der organischen Stoffe.

48. Die alten Physiologen (Grew, Malpighi, Mariotte etc.) haben zweierlei Saftströme in den Bäumen angenommen, einen aufsteigenden und einen absteigenden. Ersterer sollte sich durch das Holz zu den Blättern, letzterer von diesen durch die Rinde hinab bewegen. Der aufsteigende Saftstrom ist nun nichts anderes, als der eben erörterte, im Holze aufsteigende Wasserstrom. Die Existenz des absteigenden Saftstroms wurde durch Ringelung der Rinde bewiesen. Löst man nämlich ein Stück vom Rindengewebe des Stammes in Form eines geschlossenen Ringes ab, so dass der Holzkörper freigelegt wird, so geht die Entwicklung der Organe über der Wunde normal oder gar begünstigt vor sich, während dieselbe unterhalb der Wunde stille steht. Man schloss sehr richtig aus diesem Experimente, dass es die in den Blättern assimilirten Stoffe seien, welche durch die Rinde den unteren Organen zugeführt werden. Das Experiment ist leicht mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Allein die Auffassung, als existirte ein dem Wasserstrom entgegengesetzter Saftstrom, oder als bestünde eine der Blutcirculation analoge Flüssigkeitsbewegung, war eine irrthümliche. Der „absteigende Saftstrom“ ist nichts anderes, als ein specieller Fall der Translocation organischer Stoffe. Andere Fälle solcher Stoffwanderungen sind z. B. die Bewegungen der Reservestoffe aus den Cotylen in die sich entwickelnden Theile eines Keimlings, oder die Ansammlung von Stärke und anderen Reservestoffen in besonderen Geweben. Die Translocation kann die verschiedensten Richtungen nehmen; so wandert z. B. die Stärke aus den Blättern der Kartoffelpflanze hinauf zu den Samen und hinab in die Knollen.

49. Die organischen Stoffe bleiben wohl nur selten an den Erzeugungsorten liegen, wie etwa die Holzsubstanz. Regel ist es, dass sie nach anderen Orten transportirt werden. Selbstverständlich stets in Form von Lösungen, sofern sie von Zelle zu Zelle wandern. In den Fusionsgebilden der Rinde (in den Siebröhren) findet jedoch ein Massentransport von Stoffen statt; durch dieselben können auch ungelöste Stoffe sich bewegen.

Feste Körper finden selbstverständlich den Weg aus einer Zelle in die andere nur dann, wenn sie die Form eines löslichen und diffusiblen Körpers angenommen haben. Stärke, Fette,

Eiweisskörper können somit als solche nicht wandern. Erstere bewegt sich von Zelle zu Zelle in Form eines löslichen, Kupferoxyd reducirenden Kohlenhydrates, wie gewöhnlich angenommen wird, als Dextrose. Die Fette werden vor ihrer Auswanderung gewöhnlich zuerst in Stärke umgesetzt (vergl. oben S. 188). Die Eiweisskörper können allerdings lösliche Form annehmen (vergl. oben S. 162); allein diese Lösungen sind äusserst wenig diffusibel. Von den als Reservestoffe functionirenden Eiweissstoffen (Aleuron) ist nachgewiesen, dass sie unter Abspaltung eines stickstofffreien Körpers in Asparagin verwandelt werden, welches diffusibel ist. In dieser Form wandern die stickstoffhaltigen Reservestoffe in den Keimlingen und später erfolgt im Lichte eine Regeneration der Eiweissstoffe (s. oben S. 189).

Die gelösten organischen Stoffe gehen auf dem Wege der Membrandiffusion von einer Zelle in die andere und es ist die Geschwindigkeit der Stoffbewegung von den endosmotischen Aequivalenten der zu- und abströmenden chemischen Individuen abhängig. Obgleich durch die osmotischen Strömungen ein Gleichgewichtszustand angestrebt wird, so kömmt dieser doch nie zu Stande, da der continuirliche Verbrauch an Stoffen neue tiefgreifende Störungen hervorruft, die eine intensivere Diffusionsbewegung im Gefolge haben. So wird die Athmung die Diffusionsbewegung begünstigen, da bei derselben organische Substanz durch Verbrennung eliminirt wird. Die osmotische Strömung wird sich nach den Orten stärkster Athmung wenden müssen. Noch bestimmender für die Richtung, nach welcher die gelösten organischen Substanzen sich bewegen, ist ihre Umwandlung in feste, im Zellsafte unlösliche Stoffe, z. B. der Umsatz von Zucker und überhaupt von gelösten Kohlenhydraten in Stärke und in Cellulose etc. Durch diese Umwandlungsprocesse sinkt die Concentration der Lösung des zum Theile eliminirten Körpers und es ist nun wieder die Möglichkeit neuen Zuströmens dieses Körpers gegeben. Dieser Umstand erklärt uns, warum wir die organische Substanz von den Productionsorten hauptsächlich nach zwei Zielen hin sich bewegen sehen: nach den Reservestoffbehältern, also in die Samen, Knollen, Markstrahlen etc., und nach den Orten der Neubildung. Die Reservestoffe werden in der Regel in unlöslicher Form deponirt; es sind ja Stärke, Fett und Proteinkörner die gewöhnlichsten Reservesubstanzen. Da diese Stoffe in den Aufstapelungsorten die ungelöste Form annehmen, so

wird es verständlich, warum die Reservestoffbehälter gewissermassen ein Anziehungscentrum der in den Blättern gebildeten organischen Substanz darstellen. Aber auch die Vegetationsspitze und alle Herde der Neubildung ziehen den Strom organischer Substanz nach sich, da auch hier ein grosser Theil der flüssig oder doch gelöst wandernden Substanz, in Zellwand und organisirte Inthaltkörper umgewandelt, die feste Form annimmt. Der starke, durch intensive Athmung hervorgerufene Stoffverbrauch an diesen Stellen verstärkt selbstverständlich das osmotische Zuströmen organischer Substanz nach den Orten der Neubildung und damit das Wachstum der Zellen.

Auch durch osmotische Pressung wird organische Substanz befördert, wie sich aus dem Zuckergehalte des Frühlingsaftes der Birke, des Zuckerahorns und anderer Bäume ergibt. Doch tritt diese Form der Translocation organischer Stoffe im Vergleiche zur osmotischen Beförderung dieser Körper wohl sehr in den Hintergrund.

50. Die Wege, welche die einzelnen in Wanderung begriffenen Stoffe gehen, sind noch nicht genauer bekannt. Doch lässt sich mit Sicherheit aussprechen, dass die Hauptmasse der stickstofffreien Reservestoffe, also namentlich die Kohlenhydrate, durch das Parenchym ziehen und besonders dann leicht nachweisbar werden, wenn bei der Wanderung transitorische Stärke (S. 43) gebildet wird, und dass ferner die Hauptmasse der Eiweisskörper ihren Hauptweg durch das Phloëm nimmt, wie die von Hanstein (1860) angestellten Ringelungsversuche gelehrt haben. In Wasser gestellte, bis auf's Holz geringelte Weidenzweige bringen nicht nur die oberhalb der Schnittwunde gelegenen Knospen, sondern daselbst auch Wurzeln zur Entwicklung, während die unterhalb des Ringes befindlichen Knospen sehr rasch ihr Wachstum einstellen und hier fast gar keine Wurzeln gebildet werden. Da die Kohlenhydrate auch im Holzkörper, nämlich durch dessen parenchymatische Elemente befördert werden können, so lehrt der Ringelungsversuch, dass die zur Protoplasmabildung benötigten Eiweisssubstanzen durch die Rinde gehen müssen. Selbstverständlich können nur die Siebröhren und Phloëmparenchymzellen die Leitung übernehmen. Die offene Communication der Siebröhrenglieder und das Vorkommen eiweisshaltiger schleimiger Massen in ihrem Innern sprechen für einen von der Membrandiffusion unabhängigen Massentransport

der Proteinsubstanzen durch die Siebröhren. Von hier aus zu den Meristemen müssen aber die stickstoffhaltigen Körper osmotisch geleitet werden. Wie dies zugeht, ist aber noch nicht sichergestellt worden.

Während der Vegetationsruhe sind die Siebplatten durch Callus verschlossen (Anatomie, S. 67), mit dem Erwachen der Vegetation treten die Siebröhrenglieder wieder in offene Communication.

Dritter Abschnitt. Das Wachstum.

I. Begriffsbestimmung.

51. Unter Wachstum versteht man die Volumszunahme der Pflanzen oder ihrer organisirten Theile auf Grund von im Innern derselben vorsichgehenden Organisationsvorgängen.

Diese Charakteristik bedarf aber zur richtigen Würdigung des vegetabilischen Wachstums noch mehrfacher Erläuterungen.

Vor allem ist die Stoffaufnahme während des Wachstums zu berücksichtigen. Ein Pflanzentheil wächst durch Aufnahme von Wasser und organischer Substanz. Vergleicht man die Trockensubstanzmenge eines Samens mit der eines jungen, im Finstern kräftig emporgewachsenen Keimlings, so ergibt sich, dass die letztere vergleichsweise geringer ist. Der Keimling hat also während seiner Entwicklung wohl reichlich Wasser aufgenommen und hierdurch an Volum gewonnen, aber dabei Trockensubstanz eingebüsst. Man darf aber nicht einfach den Samen mit dem daraus hervorgegangenen Pflänzchen vergleichen, sondern nur die gewachsenen Theile, wenn man die Betheiligung organischer Substanz beim Wachstum verstehen will. Die Theile des Keimlings, die Stengel, die Blätter etc. haben aber während der Keimung an Substanz gewonnen und entnahmen dieselbe aus den Cotylen oder dem Endosperm des Samens.

Ein wachsender Theil kann also Substanz von einem benachbarten übernehmen. Es kann aber die für das Wachstum

benöthigte organische Substanz durch den Pflanzentheil selbst aus unorganischen Substanzen erzeugt werden, wie dies in den grünen Blättern geschieht.

Ein wachsender Pflanzentheil benöthigt mithin zum Wachsthum Wasser und organische Substanz; letztere producirt er, wenn er Chlorophyll besitzt, selbst, oder er empfängt sie, wie die Stengel und Wurzeln von den Blättern oder die Knospen aus dem Stamme, oder die Keimlinge aus dem Sameneiweiss (respective den Cotylen) aus benachbarten Theilen, oder wie die Pilze von aussen.

Wenn man die Menge der aufgenommenen organischen Substanz vergleicht mit der beim Wachsthum verwertheten, so ergibt sich für jede Pflanze, sowie für jedes Thier ein mehr oder minder grosser Verlust; es wird also beim Pflanzenwachsthum mehr Substanz aufgenommen als organisirt. Der Verlust ist wie beim thierischen Organismus auf Athmung und auch auf Ausscheidungen zu setzen. Die letzteren sind aber bei den Pflanzen im Ganzen geringer als bei den Thieren. Dass aber auch die Pflanze Substanz nach aussen abgiebt, lehren die Wurzeln (s. oben S. 196) und die Secretionsorgane (s. Anatomie, S. 98).

Den Keimtheilen wird durch die Reservestoffe weitaus mehr Substanz zugeführt, als zu ihrem Wachsthum verwendet wurde; es gehen dabei oft 40—50 Procent organische Substanz durch Athmung verlustig. Die Hefe nimmt mehr Zucker und andere organische Substanzen auf, als sie beim Wachsthum fixirt; es ergibt sich dies schon aus der reichlichen Ausscheidung von Alkohol und Kohlensäure. Und da auch ein grünes Blatt fortwährend athmet, so kann eben nur ein Theil der von demselben erzeugten organischen Substanz zum Wachsthum verwendet werden. Sind die Blätter ausgewachsen, so erzeugen sie noch immer aus den Nahrungsmitteln Stärke, welche entweder dem Wachsthum anderer Organe (Blüthen, Samen etc.) dienen oder in den Reservestoffbehältern deponirt werden und der Pflanze erst in einer nächsten Vegetationsperiode zugute kommen.

Die Assimilationsvorgänge (s. oben S. 195) stehen mit denen des Wachsthums wahrscheinlich in dem innigsten Zusammenhange. Doch ist hierüber Näheres nicht ermittelt worden, ja es sind diesbezüglich fast noch keine Fragen gestellt worden. Da wir aber die

Cellulose in der Pflanzenzelle erst dann auftreten sehen, wenn die Zellwand wächst und eben so viele andere Stoffe erst nachweisbar werden, wenn sie an dem Aufbaue der Zelle sich betheiligen, so darf angenommen werden, dass dieselben erst in dem Augenblicke entstehen, in welchem sie organisirt werden. Wir sehen, um nur ein Beispiel zu nennen, Stärke oder Zucker in der Zelle verschwinden und dafür erscheint in der Zellwand Cellulose. Offenbar entsteht diese aus einem der genannten Kohlenhydrate, sie wird aber erst nachweisbar, wenn sie schon Bestandtheil der Zellwand geworden, also bereits die organisirte Form angenommen hat. — Nach unserer Erfahrung ist anzunehmen, dass das Gleiche für alle an dem Aufbau der Gewebe Antheil nehmenden chemischen Individuen gilt.

Der Vorgang der Assimilation ist mithin mit dem des Wachsthum auf das innigste verknüpft.

So lange ein Pflanzentheil wächst, assimilirt er auch. Andere Formen des Stoffwechsels bleiben auch nach Beendigung des Wachsthum zur Erhaltung des Organismus und namentlich behufs Unterhaltung der Athmung in Thätigkeit. Es zeigt sich also, dass die Pflanze in demselben Sinne assimilirt, wächst und dem Stoffwechsel unterliegt, wie das Thier. Der Unterschied, welcher in allen diesen Beziehungen zwischen beiden organischen Reichen besteht, ist der, dass ein Theil der Pflanzen, nämlich die chlorophyllführenden, die zum Aufbaue der Organe nöthige organische Substanz aus unorganischen Stoffen zu bilden befähigt ist, und dass die Regeneration der Substanz in den Geweben der Pflanze nur eine ganz untergeordnete Rolle zu spielen scheint. Da die chemische Metamorphose, welche das Wachstum begleitet, noch im Dunkeln sich befindet, so wollen wir diese Seite unseres Problems nicht weiter in Betracht ziehen. Die folgenden Auseinandersetzungen betreffen also blos die beim Wachstum auftretenden Organisationsvorgänge.

Zur Ergänzung des eingangs ausgesprochenen Satzes sei noch bemerkt, dass ein Organ ohne Aenderung seiner Grösse noch in seinen Theilen zu wachsen vermag, z. B. durch Verdickung der Zellwände. Die Vergrößerung der Oberfläche eines Organs ist mithin nicht immer das richtige Mass des Wachsthum desselben.

II. Bedingungen und Erscheinungen des Wachstums.

52. Das Wachstum der Pflanze und ihrer Theile hängt von gewissen äusseren Einflüssen ab, von der Wärme, in gewissen Fällen auch vom Lichte, ferner von Wasser- und Substanzzufuhr. Allen diesen Einflüssen gegenüber zeigen verschiedene wachsende Pflanzen und Pflanzentheile in der Regel ein verschiedenes Verhalten. Die einen benötigen höhere, die anderen niedrigere Temperatur, die einen mehr, die anderen weniger Wasser u. s. w.

Es verläuft ferner das Wachstum jedes Pflanzentheiles unter wechselnden Bedingungen mit wechselnder Energie. Ueberschreitet die auf einen bestimmten wachsenden Pflanzentheil wirkende Temperatur einen bestimmten Grad, so unterbleibt das Wachstum vollkommen (unterer Nullpunkt der Wachstumstemperatur). Erhebt sich die Temperatur über diesen Grad successive, so nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit bis zu einem bestimmten Grade (Optimum) zu und sinkt bei constant sich steigender Temperatur nach und nach, bis bei einem gleichfalls fixen Grade (oberer Nullpunkt) das Wachstum vollkommen verlischt.

In der Regel ist zum Wachstum Licht nicht erforderlich oder nur indirect, nämlich zur Gewinnung von organischer während des Wachstums zu fixirender Substanz. Manche Pflanzentheile, z. B. das hypocotyle Glied von *Viscum album*, vermögen indess ohne Licht gar nicht zu wachsen.

Die Bedeutung der Zufuhr organischer Stoffe während des Wachstums ist schon erörtert worden. Die Nothwendigkeit des Wassers für das Wachstum ist allgemein bekannt. —

Das Wachstum jeder Pflanze und jedes Pflanzentheiles hört einmal auf, wenn auch alle äusseren Bedingungen erfüllt und genügende Mengen von Baustoffen vorhanden sind. Es giebt somit auch innere, d. i. in der Organisation der Pflanze begründete Bedingungen des Wachstums. Dieselben äussern sich nicht nur darin, dass bei constanten äusseren Bedingungen der Zuwachs mit verschiedener Intensität verläuft, sondern auch in der Beherrschung jener Formen, welche die wachsenden Pflanzentheile annehmen.

53. Bezüglich des ersten Punktes ist folgender Erfahrungssatz ermittelt worden: Die Entwicklung jeder Pflanze und jedes Pflanzentheiles (z. B. Stamm, Stengelglied, Zelle etc.) beginnt, bei gleichbleibenden äusseren Vegetationsbedingungen und genügender Stoffzufuhr, mit kleinen Zuwächsen, welche sich allmählig vergrössern und deren Werthe nach Erreichung eines Maximums wieder successive bis auf Null sinken. Diesen in einer auf- und absteigenden Curve ausgeprägten Verlauf des Wachstums bezeichnet man nach dem Vorschlage von Sachs, welcher die allgemeine Giltigkeit des genannten Satzes constatirte, als die grosse Periode. Am leichtesten lässt sich die grosse Periode an wachsenden Stengelgliedern verfolgen. Markirt man die jungen Internodien in gleichen Abständen mit Tuschstrichen und lässt man die Versuchspflanze im Dunkeln oder bei constanter künstlicher Beleuchtung, ferner unter auch sonst gleichen Vegetationsbedingungen sich entwickeln, so findet man, dass das ganze Stengelglied mit kleinen Zuwächsen beginnt, dass die Länge allmählig bis zu einem Maximum zu-, dass die weitere Längenentwicklung von hier an immer mehr und mehr abnimmt und endlich auf Null sinkt. Aber auch jeder zwischen zwei oder mehreren Marken eingeschlossene Abschnitt bietet ein gleiches Bild zu- und abnehmender Entwicklung dar. — Nach Beendigung des Längenwachstums ergibt sich ferner folgendes auch für alle anderen wachsenden Organe geltendes Verhalten. Die anfänglich gleich weit von einander entfernt gewesenen Marken erscheinen vom Grunde des Stengelgliedes aus immer mehr auseinandergerückt bis zur Erreichung eines Maximalabstandes, von welchem an die Entfernung je zweier Tuschstriche wieder abnimmt, und am letzten an der Spitze des Internodiums gelegenen Markenpaare ihr Minimum erreicht. Die Wachstumsfähigkeit ist mithin über die Zone eines Organs in gesetzmässiger Weise vertheilt. Das Maximum des Zuwachses liegt in der Regel nicht in der Mitte des Internodiums, sondern erscheint entweder gegen das obere (Keimstengel von *Phaseolus* und den meisten Dicotylen) oder gegen das untere Ende (Internodien des Grashalmes) verschoben. — Mit der Änderung der äusseren Vegetationsbedingungen wird die grosse Periode mehr oder weniger verdeckt und es können bei regelmässiger Veränderung dieser Bedingungen andere Periodicitäten, z. B. eine tägliche Periode in Erscheinung treten.

54. Was den zweiten obengenannten Punkt, nämlich die Beherrschung der Form eines wachsenden Organs durch innere Bedingungen anlangt, so lässt sich hierüber kein allgemeines Gesetz aussprechen; es kann zur Zeit auch gar nicht erklärt werden, warum z. B. das Blatt eines bestimmten Gewächses eine concrete Form annimmt. Man muss sich damit begnügen, den Gestaltungstrieb der Pflanze und ihrer Organe als durch das Gesetz der Erbllichkeit beherrscht anzusehen. Auch die Mechanik der grossen Periode ist völlig dunkel und muss einstweilen gleichfalls als eine durch Vererbung festgehaltene Eigenthümlichkeit angesehen werden.

55. Die Wachstumsfähigkeit eines vielzelligen Organes, z. B. eines Internodiums, prägt sich in einer Reihe von physikalischen Eigenschaften desselben aus. Am auffälligsten sind die folgenden: Ein solches Organ ist im Vergleiche zu einem völlig herangewachsenen dehnbar (ductil), biegsam und wenig elastisch. Durch Zug verlängert es sich und beim Aufhören der dehnennden Kraft zieht es sich nur wenig zusammen und zeigt eine grosse bleibende Verlängerung. Künstlich gekrümmt, streckt es sich nicht mehr vollkommen gerade, zeigt also eine bleibende Verlängerung an der convexen, eine bleibende Verkürzung an der concaven Seite. Es zeigt sich hierin schon ein gewisser Grad von Plasticität, welcher desto deutlicher hervortritt, je jünger das wachsende Organ ist. Mit zunehmendem Wachsthum verringert sich die Plasticität. Das Organ wird steif und auf der Höhe der grossen Periode hart und spröde. Junge Zweigipfel, an deren Enden relativ schwere Blätter stehen (z. B. von *Ulmus campestris*) hängen in Folge der Plasticität der Internodien nach abwärts. — Die Wachstumsfähigkeit der Zelle lässt sich nicht so leicht beurtheilen. Die Fähigkeit zu wachsen ist nur dann vorhanden, wenn ihre Wand noch mit lebendem Protoplasma belegt ist. Ist die Zelle zudem noch turgescens, so lässt sich annehmen, dass sie noch an Umfang zuzunehmen befähigt ist.

56. Das Wachsthum der Organe beruht auf dem Wachsthum der dieselben constituirenden Zellen. Die Zellvermehrung als solche leistet für das Wachsthum nichts, da das Hervorgehen der Tochterzellen aus einer Mutterzelle nicht von einer Volumzunahme begleitet ist; wohl aber gerathen die neu entstandenen Zellen in der Regel sofort in's Wachsen. Wie man sich leicht

durch die mikroskopische Untersuchung überzeugen kann, so geht in der Zone des stärksten Wachstums eines Organs, z. B. eines Internodiums keine Vermehrung, wohl aber eine sehr auffällige Streckung der Zellen vor sich. Das Wachstum der Pflanzenorgane beruht also in erster Linie auf Streckung schon angelegter Zellen.

Das Flächenwachstum der Zellen beruht, wie Sachs zeigte und Traube an den „anorganischen Zellen“ (s. Anatomie, S. 32) anschaulich machte, auf der Wirksamkeit des Turgors der Zelle. Wenn der Druck der Zellflüssigkeit auf die Wand grösser wird, als der von aussen auf der Zelle lastende Druck, wenn also die Zelle turgescirt, so erfolgt eine passive Dehnung der Zellhaut, welche die Einlagerung neuer Zellstoffmoleküle, also das Wachstum der Wand durch Intussusception zur Folge hat. Es ist in neuerer Zeit von de Vries bewiesen worden, dass die durch Turgorsausdehnung erzielte Oberflächenvergrösserung der Zellwand nicht sofort durch Intussusception fixirt wird, da sich ein Theil der bereits durch den Druck der Zellflüssigkeit erzeugten Wandausdehnung wieder rückgängig machen lässt. Lässt man nämlich ein vorher in gleichen Abständen markirtes Stengelglied durch einige Zeit wachsen, um die Vertheilung des Längenwachstums innerhalb derselben kennen zu lernen, löst man es durch Abschneiden aus dem organischen Verbinde ab und taucht man es in eine 10procentige Kochsalzlösung ein, so findet nicht nur eine allgemeine Verkürzung des Organs statt, es zeigt sich auch, dass die Verkürzung der markirten Zonen desto stärker ist, in je stärkerem Wachstum sie sich befinden. Durch die Salzlösung wird den wachsenden Zellen Wasser entzogen und der Druck der Zellflüssigkeit auf die Wand aufgehoben, so dass die letztere ihre elastische Dehnung verliert und sich verkürzt. Aber selbst eine noch weiter gehende Wasserentziehung, welche eine Ablösung des Protoplasmas von der Zellwand herbeiführt (Plasmolyse), gefährdet noch keineswegs das Leben der Zelle. Denn macht man den Versuch mit Stengelgliedern, die noch im organischen Verbinde sind, also noch die Fähigkeit besitzen, weiter zu wachsen, und bringt man den contrahirten Theil der Versuchspflanze für eine Zeit unter Wasser, so wird die Plasmolyse aufgehoben, das Internodium streckt sich bald wieder auf seine frühere Länge und wächst, an die Luft gebracht, und günstige Vegetationsbedingungen vorausgesetzt, normal weiter. Da die

Organe durch Wachstum stets bedeutend mehr an Volum gewinnen, als durch Plasmolyse rückgängig zu machen ist, so folgt, dass die durch die Turgorkraft gewonnene passive Dehnung später durch Intussusception fixirt werden muss.

Das Dickenwachsthum der Zellhäute und der organisirten Gebilde überhaupt beruht, wie in der Anatomie gezeigt wurde, gleichfalls auf Intussusception. Doch ist hierbei der Turgor nicht wie beim Flächenwachsthum im Spiele.

57. Gewebespannung. Wären alle Zellen einer Pflanze in Folge gleicher Turgorausdehnung im gleichmässigen Wachstum begriffen, so würden sich zwischen den einzelnen Gewebeschichten keinerlei Spannungen einstellen. Dies ist aber nicht der Fall. Jedes Gewebe eines Organes hat eine besondere Wachstumsgeschwindigkeit, ja selbst die Schichten eines und desselben Gewebes wachsen in der Regel nicht in vollkommen gleichmässiger Weise. Hierdurch kommen Spannungen in den Geweben und Gewebeschichten zu Stande, welche als Gewebespannung bezeichnet werden.

Ganz allgemein wächst das parenchymatische Grundgewebe stärker als die Oberhaut. Die Folge davon ist, dass ersteres zusammengepresst ist und bei der Befreiung von der Umgebung sich ausdehnt, dass letztere hingegen eine passive Dehnung erfuhr und im losgelösten Zustande sich zusammenzieht. Das Parenchym ist positiv, die Oberhaut negativ gespannt; oder ersteres befindet sich in Druck-, letztere in Zugspannung. — An in die Länge gestreckten Organen, z. B. Blattstielen, Stengeln, Stämmen etc. kann man zwei Formen der (positiven und negativen) Gewebespannung unterscheiden: Längs- und Querspannung. Spaltet man einen Stengel in die Länge, so klaffen die Hälften, indem die Aussenseite concav wird. Dies ist ein Beweis für die positive Längsspannung des Markes und die negative des Hautgewebes. Durchschneidet man eine Querscheibe eines Stammes durch radiale Längsschnitte und legt man die Gewebe frei, so erkennt man an der sich einstellenden Contraction der Rinde, dass diese sich in negativer Querspannung gegenüber dem passiven oder schwach positiv gespannten Holzkörper befand.

Es wurde schon oben auf den fast plastischen Charakter der ganz jungen, aus meristematischen Geweben bestehenden Pflanzentheile hingewiesen. Diese befinden sich stets in vollkommen spannungslosem Zustande. Mit dem Wachstum stei-

gert sich in der Regel die Gewebespannung stark bei Stengeln, weit schwächer bei Wurzeln. Aber auch völlig ausgewachsene Pflanzentheile, z. B. völlig herangewachsene Blüthenschäfte des Löwenzahns und viele andere Stengel, Blattstiele und Blätter weisen oft noch beträchtliche Spannungsunterschiede auf.

Die positive Längsspannung befördert das Längenwachsthum. Dies zeigen in auffälliger Weise die Stengelglieder etiolirter Dicotylen. Die Uebersverlängerung dieser Stengelglieder hat ihren Hauptgrund in der Druckspannung des stark entwickelten Markes und in der verhältnissmässig geringen elastischen Kraft der übrigen Stengelgewebe. — Durch stark ausgeprägte Querspannung kann unter Umständen eine messbare Verkürzung wachsender Organe (Wurzeln) herbeigeführt werden.

58. Gleichseitiges und ungleichseitiges Wachsthum. Nach ihrer Form und Gewebeanordnung lassen sich die Pflanzenorgane in radiäre (regelmässige) und bilateral gebaute (symmetrische) unterscheiden. Beispiele der ersteren Art sind die gewöhnlichen aufrechten Laubstengel; die Laubblätter bilden Repräsentanten der zweiten Art. Die bilateralen Organe, z. B. die Blätter zeigen häufig noch ein anderes morphologisches Verhältniss: ihre obere Hälfte ist anders als die untere gebaut, sie sind dorsiventral.

Die regelmässig gebauten Organe zeigen in der Regel ein gleichseitiges Längenwachsthum. Hingegen kömmt den bilateralen, namentlich aber allen dorsiventralen Organen ein ungleichseitiges Längenwachsthum zu, sie wachsen entweder an der Unterseite oder an der Oberseite relativ stärker und nehmen in Folge dessen bestimmte Krümmungen, Nutationskrümmungen, oder aber bestimmte Lagen an. Auch ein Wechsel im verstärkten Längenwachsthum an Ober- und Unterseite findet sich an vielen Organen vor. So wachsen z. B. die Laubblätter anfänglich an der Unterseite stärker und überwölben in Folge dessen die Laubknospe, später kehrt sich dieses Verhältniss um und diese Form des ungleichseitigen Wachsthums führt dazu, dass das Blatt von der Knospe sich abhebt und sich in die normale Lage bewegt, in welcher die früher gegen die Stammaxe gekehrte Blattseite erst zur Oberseite wird. Das verstärkte Wachsthum an der Unterseite eines Organs wird nach de Vries als Hyponastie, das umgekehrte Verhalten als

Epinastie bezeichnet. Die Blätter sind also anfänglich hypoplastisch, später epinastisch.

Ungleichseitig wachsende Organe werden nach Sachs als plagiotrope, gleichseitig sich entwickelnde als orthotrope bezeichnet.

Die Blätter zeigen einen plagiotropen Wuchs. Hingegen hat es den Anschein, als würden die ihrer Anlage nach radiär gebauten Stengel stets orthotrop sein. Für den monocotylen Stamm ist dies wohl in der Regel richtig, nicht aber für den Stamm der Dicotylen. Seitenäste sind häufig von Hyponastie, manchmal auch von Epinastie beherrscht. Der radiär gebaute Keimstengel der Dicotylen bietet ein anderes Bild ungleichseitigen Längenwachstums dar, seine Spitze ist hakenförmig nach abwärts gekrümmt und zudem zeigt der ältere (untere) Stengeltheil eine weniger stark ausgeprägte entgegengesetzte Krümmung. Bezeichnet man die gegen die vorgeneigte Spitze gewendete Seite des Keimstengels als Vorderseite, so lässt sich das Zustandekommen der Krümmung in folgender Weise ausdrücken: Der Keimstengel wächst zuerst an seiner Hinterseite stärker, es stellt sich hierauf ein Gleichgewichtszustand im Längenwachstum an Vorder- und Hinterseite her und sodann überwiegt das Wachstum an der Vorderseite. Diese Form ungleichseitigen Längenwachstums wird als undulirende Nutation bezeichnet. An Keimstengeln von *Phaseolus multiflorus* und auch an den später folgenden Stengelgliedern ist diese Wachstumserscheinung besonders schön ausgeprägt. — Auf ungleichseitigem Längenwachstum beruht auch das Winden der Stengel. Das stärkste Längenwachstum verläuft hier am Stengel in einer Schraubenlinie. Diese Form des Wachstums wird als revolute Nutation bezeichnet.

Vierter Abschnitt. Abhängigkeit der Vegetationsprocesse von äusseren Kräften.

I. Einfluss des Lichtes.

59. Es giebt Vegetationsprocesse, welche vom Lichte unabhängig sind, z. B. die Athmung und die Zellvermehrung, ja es

existiren Pflanzen, z. B. die Hefe und zahlreiche andere Pilze, welche des Lichtes zu ihrer Entwicklung und ihrem Bestande nicht benöthigen. — Gewisse Vorgänge in der lebenden Pflanze sind aber an das Licht gebunden, so z. B. die unter Sauerstoffausscheidung vor sich gehende Kohlensäure-Assimilation (S. 184). Viele dieser Processe sind für die Existenz der Pflanze geradezu massgebend. Es giebt somit Pflanzen, welche das Licht nicht entbehren können. In diese Kategorie gehört die überwiegende Mehrzahl der Pflanzen, vor allem alle grünen Gewächse. Aber auch manche Pilze, also gänzlich chlorophylllose Organismen, kommen ohne Licht nicht zur normalen Entwicklung, z. B. *Coprinus ephemerus*.

Das Licht übt auf die Pflanze entweder eine chemische oder eine mechanische Wirkung aus, und dem entsprechend hat man photochemische und photomechanische Vegetationsprocesse zu unterscheiden. Bei keinem dieser Vorgänge ist die Intensität oder die Brechbarkeit des Lichtes (Lichtfarbe, Schwingungszahl) gleichgiltig, für einzelne steht auch die Richtung, in welcher das Licht einfällt, in Beziehung zu dem erzielten Effecte.

60. Photochemische Processe. Die neuere Forschung hat uns mit so vielen chemischen Lichtwirkungen bekannt gemacht, dass sich mit Rücksicht auf die grosse Zahl der in der Pflanze verlaufenden chemischen Processe und auf die Abhängigkeit des Pflanzenlebens vom Lichte annehmen lässt, dass viele dieser Vorgänge photochemische seien. — Die bis jetzt bekannt gewordenen photochemischen Processe sind im Allgemeinen betrachtet, dreierlei Art: Spaltungs-, Bindungs- und einfache Umlagerungsprocesse. So wird das Chlorsilber im Lichte zerlegt; Wasserstoff und Chlor, oder Aethylen und Chlor verbinden sich im Lichte; Verbindungen des Chinin verwandeln sich im Lichte in Verbindungen des Chinidins ohne chemische Umänderung; denn dieses Alkaloid ist mit ersterem isomer. Analoge Processe verlaufen auch in der Pflanze. So ist die Bildung der Stärke aus Kohlensäure und Wasser im Chlorophyllkorn, die Entstehung der Eiweisskörper aus Asparagin ein Bindungsprocess, die Zerstörung des Chlorophylls im Lichte ein Spaltungsprocess. Chemische Umlagerungen sind in der Pflanze direct nicht beobachtet worden, kommen aber zweifellos häufig vor. Das Licht vollzieht oder befördert viele Reductions- und Oxydationsprocesse; einige

solcher Vorgänge sind auch in der lebenden Pflanze aufgefunden worden. Man kennt bisher nur wenige in der Pflanze auftretende photochemische Prozesse. Die wichtigsten sind: die Entstehung und Zerstörung des Chlorophylls und einiger anderer Farbstoffe, die Entstehung organischer Substanz im Chlorophyllkorn, endlich die Regeneration der Eiweissstoffe.

61. Entstehung des Chlorophylls. Wie schon oben dargelegt wurde (S. 190), so entsteht das Chlorophyll in der Pflanze stets aus dem Etiolin, aber auf zweierlei Art, entweder photochemisch oder durch einen andern vom Lichte völlig unabhängigen, bis jetzt noch unaufgeklärten chemischen Process. Die letztere Entstehungsart ist nur als Ausnahmefall anzusehen und bisher fast nur beim Ergrünen der Coniferenkeimlinge beobachtet worden.

Die Intensität des zur Chlorophyllbildung dienlichen Lichtes ist eine sehr geringe. Schon in sehr schwachem diffusen Tageslichte erfolgt ein intensives Ergrünen. Selbst unter den günstigsten Bedingungen ergrünen etiolirte Pflanzentheile doch erst nach mehreren Stunden.

Die ersten Chlorophyllspuren sind bei manchen Pflanzen (Gramineen) schon nach 5—20 Minuten spectroscopisch nachweisbar. Es entsteht das Chlorophyll (gleich der Salzsäure aus Chlor und Wasserstoff) durch photochemische Induction, also immer erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit, seine Menge steigert sich dann unter constanten Bedingungen bis zu einer bestimmten Grenze und es wird durch kurze Zeit noch nach dem Erlöschen des Lichtes weitergebildet.

Es besteht eine feste Beziehung zwischen Lichtfarbe und Chlorophyllbildung. Zur Ermittlung dieses Verhältnisses dienen die Senebier'schen Glocken, nämlich doppelwandige Glasglocken, welche mit Flüssigkeiten gefüllt sind, die nur bestimmte Antheile des Lichtes durchlassen. Als absorbirende Flüssigkeit dient gewöhnlich eine Lösung von doppelchromsaurem Kali, welches bloss Licht von Roth bis Grün, und schwefelsaures Kupferoxydammoniak, welches Grün bis Ultraviolett durchlässt. Ein Gemenge beider absorbirt alles bis auf Grün. Will man präzise Resultate erhalten, so müssen die Versuche in möglichst schwachem Lichte ausgeführt werden, da, wie sich später herausstellen wird, bei stärkeren Lichtintensitäten Chlorophyll zerstört wird. Es wurde gefunden, dass unter der gelben Glocke, welche

Roth bis Grün durchlässt, das Ergrünen viel früher als hinter der blauen und grünen eintritt, dass also die rothen, orangen und gelben Strahlen weit wirksamer als die übrigen sind. Andere Versuche haben gelehrt, dass die gelben und zunächst benachbarten, also die Strahlen von grösster Leuchtkraft den Process der Chlorophyllentstehung am meisten begünstigen.

62. Zerstörung des Chlorophylls. Eine im Finstern befindliche Chlorophylllösung verändert sich selbst bei ungehindertem Luftzutritt nicht; bei völligem Ausschluss von Sauerstoff bleibt sie, selbst der grellsten Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, unverändert. Ist hingegen die Lösung der gleichzeitigen Einwirkung des Lichtes und des Sauerstoffes ausgesetzt, so verfärbt sie sich in Folge von Zerstörung des Pigmentes. Man sieht also, dass die Zersetzung des Chlorophylls ein vom Lichte abhängiger Oxydationsprocess ist. Auch hier üben die am meisten leuchtenden Strahlen die grösste Wirkung aus und nach beiden Enden des sichtbaren Spectrums nimmt die chlorophyllzerstörende Kraft des Lichtes ab. Sehr schwaches Licht, wie solches zur Entstehung des Chlorophylls hinreicht, wirkt noch nicht zersetzend, wohl aber schon zerstreutes Tageslicht. — Im Sonnenlichte geht die Verfärbung ungemein rasch, und wie sich leicht beweisen lässt, desto rascher vor sich, je verdünnter die Lösung ist. Auch in der lebenden Pflanze geht bei Sauerstoffzutritt und genügender Lichtstärke Chlorophyll durch Zersetzung verloren, was sich schon aus der Thatsache ergibt, dass bei mittleren Lichtintensitäten die doch so klare Beziehung zwischen Lichtfarbe und Chlorophyllentstehung sich nicht mehr genau nachweisen lässt, weil bei dieser Lichtstärke bereits ein Theil des gebildeten Chlorophylls zerstört wird. — Ganz junge, erst im Ergrünen begriffene Chlorophyllkörner sind weit lichtempfindlicher als völlig ausgebildete tief ergrünte, und erstere könnten nicht zur normalen Ausbildung gelangen, wenn nicht zahlreiche Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der Pflanze getroffen wären. Junge Blätter sind deshalb häufig mit lichtdämpfend wirkenden Haarüberzügen, welche nach dem lebhaften Ergrünen wieder abfallen, versehen oder werden von älteren ergrünten Blättern bedeckt. Es existiren noch zahlreiche andere und höchst mannigfaltige ähnliche Schutzeinrichtungen. — Es sei hier bemerkt, dass Zersetzungen des Chlorophylls, selbst durch Oxydation herbeigeführte, ganz unabhängig vom Lichte stattfinden

können. So verfärbt sich eine Lösung des Chlorophylls in Terpentinöl auch im Finstern. Organische Säuren zersetzen sehr rasch das grüne Pigment. Trotz des fast allgemeinen Vorkommens organischer Säuren in chlorophyllhaltigen Zellen tritt aber keine Verfärbung der Chlorophyllkörner ein, weil diese im Protoplasma eingebettet sind, welches aber — so lange es lebt — für organische Säuren undurchlässig ist. Taucht man ein säurereiches Blatt — z. B. von *Oxalis acetosella* — in siedendes Wasser ein, wobei das Protoplasma der Zellen getödtet wird, so verfärbt sich dasselbe augenblicklich.

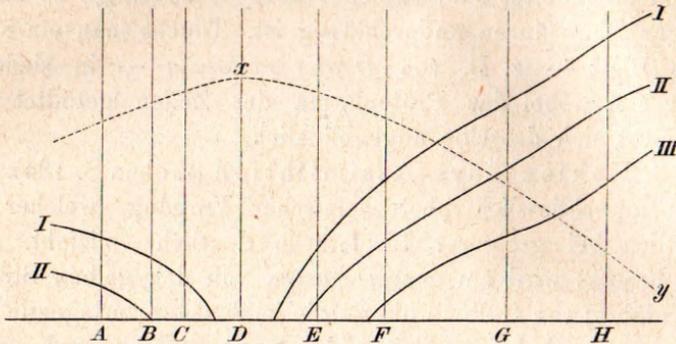
63. Kohlensäure-Assimilation (s. oben S. 184). Dies ist ein ausschliesslich photochemischer Vorgang, welcher sich namentlich bei grösserer Lichtstärke deutlich vollzieht. Auch dieser Process wird am energischesten von den gelben Strahlen durchgeführt; von Gelb an nimmt die kohlenensäurezerlegende Kraft des Lichtes nach beiden Seiten des Spectrums ab und erlischt an den Enden von dessen sichtbarem Theile. Setzt man die in Weiss zerlegte Kohlensäuremenge = 100, so beträgt die in Gelb zerlegte über 40, die in Blauviolett zerlegte etwa 7.

64. Aus dem Mitgetheilten ist ersichtlich, dass die verschiedenen photochemischen Prozesse in der Pflanze bei verschiedener Lichtfarbe sehr verschieden verlaufen, und es gewinnt den Anschein, als wären die gelben Strahlen des Lichtes bei all' diesen photochemischen Arten am wirksamsten. Dies ist indess nicht allgemein richtig. So wurde gefunden, dass die Oxydation des Xanthophylls (Etiolins) sich am energischesten unter dem Einflusse der sogenannten chemischen, d. i. der blauen, indigofarbenen, violetten und ultravioletten Strahlen vollzieht.

65. Photomechanische Prozesse. Es sollen hier nur einige der wichtigsten und am genauesten studirten hierher gehörigen Prozesse angeführt werden. — Die meisten Stengel und noch andere Organe werden in ihrer Längenentwicklung durch das Licht gehemmt, im Finstern wachsen solche Pflanzentheile weit stärker als im Lichte heran. Doch existiren gewisse geringe Lichtintensitäten, auf welche solche Pflanzentheile nicht mehr reagiren, desgleichen solche Lichtstärken, welche das Längenwachsthum völlig sistiren. Werden solche Pflanzentheile einseitig beleuchtet, so wachsen begreiflicherweise die Hinterseiten stärker als die Vorderseiten und solche Organe wenden sich dem Lichte zu, sie bieten die Erscheinung des positiven Helio-

tropismus dar. Die heliotropische Wirkung reicht von Orange bis in's Ultraroth und von Grün bis in's Ultraviolett. Im Gelb ist die Wirkung Null, im Violett und Ultraviolett erreicht sie ihr Maximum.

Fig. 99.



A, B, C . . . Fraunhofer'sche Linien. — Curven, darstellend die heliotropische Kraft der Lichtfarben: *II* für Wicken-, *II II* für Kressekeimlinge, *III* für etiolirte Weidentriebe, auf welche nur mehr die stark brechbaren Strahlen heliotropisch krümmend wirken. Curve, darstellend die Hemmung des Längenwachsthums von *Helianthus*-Keimlingen in verschieden brechbarem Lichte. Die Ordinaten geben die Längenzuwachse in der betreffenden Lichtfarbe an; es ist also bei *x* die geringste, bei *y* die grösste Hemmung.

Um den Einfluss der Lichtfarbe auf die Hemmung des Längenwachsthums kennen zu lernen, lässt man Keimlinge der gleichen Art unter farbigen Senebier'schen Glocken um ihre Axe rotiren, wobei der Heliotropismus ausgeschlossen ist, da die Stengel allseits gleichmässige Beleuchtung erfahren. Die grösste Retardation ist im Violett zu bemerken, von hier nimmt sie successive bis Gelb ab und steigt von hier, aber in schwächerem Grade, bis in's Ultraroth. In Gelb ist die Retardation keineswegs gleich Null, wie der Vergleich mit Keimlingen zeigt, die im Dunkeln aufwuchsen.

Da in Gelb eine, wenn auch nur schwache Retardation des Längenwachsthums eintritt, so sollte man auch in dieser Lichtfarbe Heliotropismus erwarten. Der Grund für die Unwirksamkeit des Gelb bei diesem Phänomene liegt darin, dass diese Farbe erst bei grossen Lichtstärken auf das Wachsthum reagirt, bei dieser Intensität aber die an Licht- und Schattenseite der Stengel sich ergebenden Intensitätsunterschiede für das Empfindungsvermögen des Organs zu geringe sind, um in einer Wachsthumsdifferenz zum Ausdrucke gelangen zu können.

Bei der Wachsthumshemmung wirkt das Licht sowohl auf den Turgor als auf die Membran der Zellen. Der Turgor wird in den beleuchteten Zellen herabgesetzt, die Membran verliert an Ductilität, gewinnt aber bis zu einem gewissen Grade an Elasticität. Die einseitige Beleuchtung von Stengeln bewirkt in der Regel Heliotropismus, sie kann aber auch in Gewebespannung zum Ausdruck gelangen oder beide Erscheinungen gleichzeitig bedingen, wie aus folgendem Experimente zu ersehen ist. Spaltet man einen noch im Wachsthum begriffenen, aber deutlich zum Lichte gekrümmten Keimling von *Phaseolus multiflorus* durch einen Längsschnitt in Licht- und Schattenhälfte, so krümmt sich die concave Lichthälfte nur noch stärker concav, zum Beweise, dass sie durch die Schattenhälfte gespannt war. Dass auch einzellige Organe (z. B. Fruchttträger von *Pilobolus*) positiv heliotropisch werden können, erklärt sich durch den Einfluss des Lichtes auf den Turgor und auf die Wand. Die Steigerung des Turgors bedingt das Wachsthum, ohne den ja Heliotropismus überhaupt nicht möglich ist, die Schattenhälfte ist aber ductiler als die Lichthälfte, und wird mithin stärker gedehnt als die Lichthälfte, wodurch die Krümmung zum Lichte bewerkstelligt wird.

Der Grad der heliotropischen Empfindlichkeit wechselt je nach Art und Entwicklungszustand des Organs und seine Verschiedenartigkeit ergibt sich schon aus dem Verhalten der Pflanzentheile zur Lichtfarbe. Sehr empfindliche Pflanzentheile (z. B. junge Keimstengel von *Vicia sativa*) reagiren auf alle wachstumshemmend wirkende Lichtstrahlen, während wenig empfindliche (etiolirte Weidentriebe) nur durch die blauen bis violetten beeinflusst werden (s. Fig. 99). — Sehr empfindliche Organe krümmen sich so stark zum Lichte, bis sie die Richtung der einfallenden Strahlen erreicht haben und wachsen dann in dieser Richtung weiter.

Auch Blätter zeigen positiven Heliotropismus; desgleichen die meisten Blütenstiele, und auf dieser Eigenschaft beruht das Wenden der Blüten und Blütenstände zum Lichte. Manche Blüten (z. B. von *Ranunculus arvensis*, ferner die Blütenköpfe von *Tragopogon*) wenden sich mit der Sonne, andere, beispielsweise die Sonnenblume (*Helianthus annuus*) nehmen eine fixe Lichtlage an, indem sie sich dem stärksten Lichte zukehren. —

Es sind nun auch zahlreiche Pilze mit positiv heliotropischen Fruchträgern bekannt geworden.

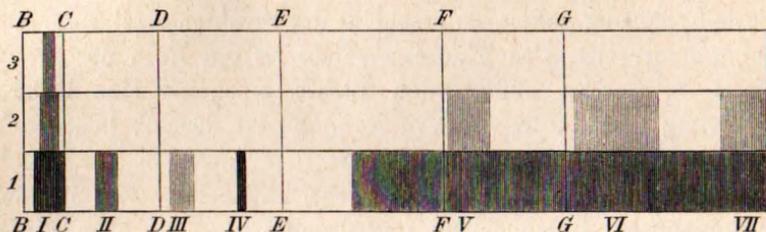
66. Das Wachstum mancher Pflanzentheile ist an das Licht geknüpft. So kommt die sog. Wurzel (das hypocotyle Stengelglied) von *Viscum album* im Dunkeln gar nicht zur Entwicklung. Beleuchtet wächst sie und begreiflicherweise an der Lichtseite stärker als an der Schattenseite, wendet sich dem entsprechend vom Lichte weg: sie zeigt negativen Heliotropismus. Die meisten Luftwurzeln und in schwächerem Grade auch viele Bodenwurzeln sind gleichfalls negativ heliotropisch. Doch wachsen diese Organe auch im Finstern, da sie auch positiv heliotropische Elemente enthalten. Auch manche Stengel, desgleichen Blätter, lassen negativ heliotropische Eigenschaften erkennen, namentlich in späten Entwicklungsstadien und bei starker Beleuchtung, so z. B. die Stengel des Epheu. Die Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und negativem Heliotropismus ist die gleiche wie beim positiven; hingegen erfordert ersterer stets grössere Lichtstärke als letzterer. — Dass beide Formen des Heliotropismus nichts anderes als Erscheinungen, hervorgerufen durch ungleiches Wachstum an Licht- und Schattenseiten der Organe, sind, geht auch daraus hervor, dass sich diese Phänomene nur unter den Bedingungen des Wachstums vollziehen, was sich namentlich leicht an positiv heliotropischen Pflanzentheilen nachweisen lässt. Dieselben wenden sich nur so lange zum Lichte, als sie wachstumsfähig sind, so lange ihnen freier Sauerstoff geboten wird und nur genau innerhalb jener Temperaturgrenzen, innerhalb welcher Wachstum möglich ist.

67. Dass die Schwärmsporen das Licht aufsuchen, ist schon seit längerer Zeit bekannt. Nachdem das Phänomen später in Frage gestellt und als eine Wirkung von Strömungen hingestellt wurde, welche in der die Schwärmer bergenden Flüssigkeit durch ungleiche Erwärmung entstehen, wurden die einschlägigen Facta einer neuerlichen und eingehenden Prüfung durch Strasburger unterworfen. Es zeigte sich, dass nicht nur grüne Algen-schwärmer, sondern auch die Schwärmer der Pilze auf Licht reagieren und sich in der Richtung des Lichteinfalls, gewöhnlich gegen die Lichtquelle hin, indess unter Umständen auch in umgekehrtem Sinne bewegen, dass also jedenfalls die Bewegung vom Chlorophyllgehalte unabhängig ist. Nur die stark brech-

baren Strahlen des sichtbaren Spectrums rufen die Erscheinung hervor; die andern Strahlen wirken wie Dunkelheit oder regen eine zitternde Bewegung an. Man hat diese Bewegungserscheinung mit dem Namen *Phototaxis* bezeichnet.

68. Es wurde schon oben (Anatomie, S. 45) auf das charakteristische Absorptionsspectrum der Chlorophylllösungen hingewiesen. Hier fragt es sich nun, was für eine physiologische Bedeutung der Lichtabsorption im Chlorophyll zukömmt, oder mit andern Worten, welche Leistung in der lebenden Pflanze jenen Strahlen zufällt, welche beim Durchgang durch das Chlorophyll ausgelöscht werden. Dass die fragliche Arbeit des Lichtes

Fig. 100.



Spectra alkoholischer Chlorophylllösungen. 1 Spectrum einer lebhaft grünen, 2 einer mässig verdünnten, 3 einer bis zum Verschwinden der grünen Farbe verdünnten Lösung, B—G Fraunhofer'sche Linien, I—VII Absorptionsstreifen.

nicht der Verbrennung des Chlorophylls und der Kohlensäurezerlegung im Chlorophyllkorn dient, geht aus der Lage der Absorptionsbänder hervor; indem gerade die bei den genannten Processen am stärksten beteiligten, nämlich die leuchtendsten Strahlen ausserhalb des Bereiches der Absorptionsstreifen liegen. Durch Versuche wurde ein inniger Zusammenhang zwischen Lichtabsorption im Chlorophyll und Transpiration nachgewiesen. Die seit langer Zeit (Guettard, 1748) her bekannte Thatsache, dass das Licht die Transpiration befördert, konnte in neuerer Zeit dahin präcisirt werden, dass blos die chlorophyllführende Pflanze eine auffällige Steigerung der Verdunstung durch die Beleuchtung erfährt. Lässt man nämlich etiolirte Pflanzen, nachdem man ihre Transpirationsgrösse für Licht und Dunkel bestimmt hat, rasch ergrünen, und ermittelt man neuerdings die Verdunstungswerthe für Licht und Dunkel, so ergibt sich, dass die grüne Pflanze im Vergleiche zur etiolirten im Lichte weit mehr transpirirte als im Finstern. Da beim Experimentiren im

objectiven Spectrum die Transpiration der Versuchspflänzchen im Bereiche der Absorptionsstreifen des Chlorophyllspectrum stets eine grössere ist als ausserhalb derselben, so folgt, dass das Licht bei der Wasserverdunstung eine Arbeit leistet, welche am einfachsten in folgender Weise zu deuten ist. Das im Bereiche der Absorptionsstreifen ausgelöschte Licht wird in Wärme umgesetzt und diese schafft die gesteigerte Dampfmenge.

Dass auch bei der photochemischen Arbeit im Chlorophyll Licht ausgelöscht werden muss, ist selbstverständlich; doch sind es andere als die im Absorptionsspectrum vernichtet erscheinenden Antheile, welche chemische Arbeit leisten und ausgelöscht werden.

69. Lässt man mittelst einer Sammellinse Licht durch eine Chlorophylllösung gehen, so erscheint der Strahlenkegel roth. Die Lösung fluorescirt. Das Fluorescenzlicht ist ein Roth der Brechbarkeit *B—C*. Im auffallenden Lichte erscheint eine Chlorophylllösung nicht grün, sondern roth. Es ist deshalb begreiflich, dass das von grünen Blättern reflectirte Licht in der Brechbarkeit von dem auffallenden abweicht, und relativ viel Strahlen der genannten Brechbarkeit enthalten wird. Da aber dieses rothe Licht nicht auf die photographische Platte wirkt und auch die sogenannten chemischen Strahlen (Blau- bis Ultraviolett) vom Chlorophyll reichlich verschluckt werden, so wird es verständlich, warum in photographirten Landschaften die Bäume und Alles, was chlorophyllgrün ist, viel zu schwarz erscheint. Diese Thatsache wird von den Physikern häufig falsch gedeutet, da von ihnen oft noch angenommen wird, dass die sogenannten chemischen Strahlen auch in der Pflanze die chemischen Arbeiten vollziehen und deshalb von der grünen Pflanze absorbirt werden. Es ist aber oben gezeigt worden, dass die am meisten leuchtenden Strahlen jene Arbeit verrichten.

70. Etiollement. Werden grüne Pflanzen im Finstern gezogen, so nehmen die nachwachsenden Organe hier einen veränderten Charakter an; man sagt, die Pflanze sei vergeilt, sie etiolire. Da im Dunkeln die Production organischer Substanz ausgeschlossen ist, so können nur solche Pflanzen etioliren, welche Reservestoffe enthalten. Am schönsten lässt sich die Erscheinung des Etiollements an Keimlingen hervorrufen. Alle etiolirten Pflanzen sind gelblich gefärbt, sie bilden in den sonst grünen Organen wohl Etiolin, aber kein Chlorophyll

aus. Morphologisch prägt sich das Etiolement in der Regel durch Ueerverlängerung der Stengelglieder und Verkümmern der Blätter aus. Die Ueerverlängerung der Stengel hat ihren Grund in der übermässigen Ausbildung des in positiver Spannung befindlichen Parenchyms, in der geringen Entwicklung des Gefässbündels und in der relativ grossen Ductilität der Zellwände des Oberhautgewebes. Die Ueerverlängerung des Parenchyms wird aber durch den im Dunkeln erhöhten Turgor und durch die grosse Dehnbarkeit der Membranen dieses Gewebes wesentlich gefördert. Die Verkümmern der Blätter lässt sich auf die übermässige Ausbildung des parenchymatischen Stengelgewebes zurückführen, welches die Reservestoffe fast vollständig consumirt. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen die Keimlinge der Gräser, welche im Etiolement nur schwache Ueerverlängerungen der Internodien erfahren und Blätter von nahezu normalen Dimensionen ausbilden. Die Stengelglieder dieser Pflanzen benöthigen, da sie auch im Etiolement in Folge der geringen herrschenden Gewebespannung nur wenig überverlängert werden, nur wenig Reservestoffe, so dass die Hauptmasse der letztern den Blättern zu Gute kömmt, welche gewöhnlich bei normaler Breite sogar eine kleine Ueerverlängerung aufweisen.

71. Phosphorescenz. Es sei endlich in diesem Paragraph noch auf eine Lichterscheinung lebender Pflanzenorgane hingewiesen. Die Mycelien verschiedener in frischem Holze wuchernder Pilze leuchten im Finstern sehr lebhaft, aber nur so lange, als ihnen Sauerstoff geboten wird. Eine ähnliche Erscheinung zeigen eine Reihe von *Agaricus*-Arten, nämlich *A. igneus*, *noctilucens* und *olearius*, welcher letztere im wärmeren Europa heimisch, bezüglich seines Verhaltens genauer untersucht wurde. Es zeigte sich auch hier die vollständigste Abhängigkeit des Phänomens von der Athmung, und es konnte constatirt werden, dass die Kohlensäure-Ausscheidung seitens des Pilzes desto grösser ist, je stärker er leuchtet. Man hat diese von vorhergängiger Insolation indess vollkommen unabhängige und wohl nur als ein Verbrennungsphänomen zu betrachtende Erscheinung als Phosphorescenz bezeichnet. Es ist die einzige sichergestellte Lichterscheinung lebender Pflanzentheile.

II. Einfluss der Wärme.

72. Alle Vegetationsprocesse stehen im Abhängigkeitsverhältniss zur Wärme und meist in einer bestimmten Beziehung zur Temperatur. Sämmtliche Lebensvorgänge einer Pflanze vollziehen sich innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen. Ueber diese Grenzen hinaus liegende Kälte- oder Wärmegrade rufen den Tod der Pflanze hervor. Ruhende Pflanzentheile, z. B. Samen, Sporen, entlaubte Stämme etc., ertragen auch nur gewisse Temperaturen. Lufttrockene Samen und Sporen scheinen jede noch so niedere Temperatur überdauern zu können, ertragen auch häufig Temperaturen von und über $+ 100^{\circ}$ C. lebend; allein bei einem bestimmten Temperaturgrad erlischt ihr latentes Leben vollends. Die Erscheinung des Erfrierens von Baumstämmen und anderen in Winterruhe befindlichen Organen ist bekannt, desgleichen das Verdorren solcher Organe in Folge allzu hoher Sommertemperaturen.

Fast jeder physiologische Vorgang steht in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnisse zur Temperatur.

Entweder steigert sich die Energie des betreffenden Vorgangs mit der Zunahme der Temperatur; oder es vollzieht sich der betreffende physiologische Process innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen, die als Minimum und Maximum oder als unterer und oberer Nullpunkt der Temperatur bezeichnet werden; die Energie des Processes steigt dann vom Minimum der Temperatur continuirlich bis zu einem bestimmten Wärmegrade — dem Optimum — und nimmt von hier an gewöhnlich continuirlich, seltener discontinuirlich ab, bis beim Maximum der Temperatur der Process erlischt.

Dem ersten Falle unterzuordnen ist die Transpiration, die Bewegung der Gase durch die Intercellularen und Spaltöffnungen etc. Als Beispiele für den zweiten Fall seien genannt: Chlorophyllbildung, Kohlensäurezerlegung im Chlorophyll, Wachsthum. Zur näheren Begründung dieses Abhängigkeitsverhältnisses mögen folgende Beispiele dienen.

Bei der Entstehung des Chlorophylls in den Keimlingen der Gerste wurden folgende Cardinalpunkte der Temperatur

festgestellt: Min. 4, Optimum 35, Max. 38° C. — Für die Keimung (Wachsthum der Keimtheile) von *Phaseolus multiflorus*: Min. 6·8, Opt. 26·25, Max. 42·5. In beiden Fällen nimmt die Geschwindigkeit des Processes continuirlich zu und ab. Dagegen wurde beobachtet, dass die Keimung der Sporen von *Penicillium glaucum* vom untern bei 2·5° C. gelegenen Nullpunkte bis zum Optimum, welches bei 22° C. liegt, continuirlich steigt, von wo sie aber bis zum oberen Nullpunkte = 42·5° C. discontinuירlich fällt. — Die Keimwurzel von *Zea Mais* erreicht nach Sachs bei 34° C. (Optimum der Wachstumstemperatur) in 96 Stunden eine Länge von 55 Millim., während sie bei 17° innerhalb derselben Zeit bloß eine Länge von 2·5 Millim., bei 42·5° eine Länge von 5·9 Millim. annimmt.

Höchst bemerkenswerth ist die Thatsache, dass die Cardinalpunkte der Temperatur selbst für einen ganz bestimmten chemischen oder mechanischen Process innerhalb nicht unbedeutlicher Grenzen schwanken, je nachdem derselbe sich in dieser oder jener Pflanze vollzieht. So liegt der untere Nullpunkt für die Entstehung des Chlorophylls verschiedener Pflanzen nach den bisherigen Beobachtungen zwischen 4—10° C., für die Kohlensäurezerlegung aber sogar zwischen 0·5 und 10° C.

73. Abhängigkeit der Vegetationsprocesse von der Wärmemenge. Zur Entwicklung eines Organs einer bestimmten Pflanze, zur Erreichung einer bestimmten Entwicklungsphase eines Gewächses ist eine gewisse Wärmemenge nothwendig, die zweifellos stets zwischen bestimmten Grenzen liegen wird. Nach dieser Richtung liegen aber noch keinerlei genaue Versuche vor. Die Aufsuchung der sogenannten Wärmeconstanten der Vegetation durch die Phänologen ist im Grunde als ein Bestreben anzusehen, dieser Aufgabe gerecht zu werden, freilich in roh empirischer Weise. Die primitivste Wärmeconstante ist das Product aus mittlerer Jahrestemperatur und Vegetationszeit. Dieses Product ist nämlich für eine bestimmte Entwicklungsperiode einer Pflanze oder eines Pflanzentheils nahezu constant, indem die Vegetationszeit in dem Verhältnisse kürzer ausfällt, je höher die mittlere Jahrestemperatur des Ortes ist, wo die Beobachtung angestellt wurde. Man sieht aus diesem Beispiele, dass diese Constanten ein — freilich sehr roher — Ausdruck für die von der Pflanze benötigte Wärmemenge sind.

74. Die Wärmequellen der Pflanze. In erster Linie ist die Pflanze selbstverständlich auf jene Wärme angewiesen, die ihr von aussen zufliesst, also auf die Wärme der Medien, in welchen ihre Organe sich ausbreiten, vor allem aber auf die Sonnenwärme. Hierbei ist zu beachten, dass diese Wärme der Pflanze entweder durch Leitung direct zugeführt oder zunächst durch Strahlung mitgetheilt und in der Pflanze in geleitete Wärme umgesetzt wird. Durch Absorption von Licht und Umsatz desselben in Wärme, z. B. im Chlorophyll (s. S. 233) wird der Pflanze gleichfalls Wärme zugeführt. Ausser dieser äusseren Wärmequelle schafft sich die Pflanze selbst durch chemische und physikalische, in ihr stattfindende Prozesse Wärme, man kann deshalb auch von inneren Wärmequellen der Pflanze sprechen.

Was zunächst die chemischen Vorgänge anlangt, welche zu einem Wärmegewinn der Pflanze führen, so sind hier vorerst die Oxydationsvorgänge hervorzuheben. Die Athmung beruht ja, wie wir gesehen haben (S. 190), auf Verbrennung organischer Substanz durch den atmosphärischen Sauerstoff; da sie unausgesetzt alle lebenden Theile der Pflanze beherrscht, so ist sie für dieselbe eine unausgesetzt wirksame Wärme- und damit auch Kraftquelle. Besonders stark ist die Athmung beim Keimen und Blühen; hier steigert sich die Athmungswärme so bedeutend, dass sie sich unter gewissen Vorsichtsmassregeln leicht mittelst des Thermometers constatiren lässt. Ein Kilogramm Gerstenkörner unter die Keimungsbedingungen gebracht, erwärmt sich, von schlechten Wärmeleitern umgeben, bei mittlerer Lufttemperatur um $5-8^{\circ}$ C. u. s. w. Auch die innere Athmung (S. 193) und andere in der Pflanze statthabende Oxydationsvorgänge erzeugen Wärme, desgleichen alle chemischen Spaltungen. Bezüglich der physikalischen Vorgänge ist hervorzuheben, dass bei allen Verdichtungsprocessen Wärme frei wird, so bei der Umwandlung von Gasen in flüssige oder feste Körper. In die Pflanze eintretendes Wasser wird häufig in deren Geweben — nämlich in den Zellmembranen und Stärkekörnchen — verdichtet, wobei gleichfalls Wärme frei wird. Eine solche Verdichtung stellt sich beispielsweise beim Quellungsprocesse keimender Samen ein.

Es giebt aber auch eine Reihe chemischer und physikalischer Vorgänge, welche in der lebenden Pflanze mit einem

Wärmeverbrauch verknüpft sind, bei welchen Wärme gebunden wird. Hierher gehören alle in der Pflanze stattfindenden Reductionsprocesse, die Vorgänge der chemischen Bindung, die Umwandlung fester und flüssiger Körper in gasförmige u. s. w. Alle diese in der Pflanze stattfindenden Vorgänge ändern deren Wärmezustand, setzen nämlich deren Temperatur herab. Den tiefgreifendsten Einfluss übt in dieser Beziehung die Transpiration auf die Pflanze aus.

75. Das Wärmeleitungsvermögen der Pflanze ist ein geringes. Hat sich auch die ältere Angabe, dass trockene Pflanzentheile die Wärme ebenso oder gar schlechter leiten als die Luft, als irrtümlich erwiesen — nach genauem, in neuerer Zeit angestellten Versuchen leitet trockene Baumwolle die Wärme 37 Mal besser als die atmosphärische Luft — so sind doch die Gewebe der lebenden Organe, da ihre Zellwände mit Wasser imbibirt, die Zellen selbst mit wässerigem Saft erfüllt sind, schlechte Leiter der Wärme.

Die Wärmefortpflanzung geschieht in den Geweben der Pflanze nicht gleichmässig. Jede Zelle leitet in der Richtung der Verdickungsschichten die Wärme leichter als senkrecht darauf, deshalb in der Richtung der Zellaxe rascher als in querer Richtung. Aus faserförmigen Zellen zusammengesetzte Gewebe leiten die Wärme besser in der Faserrichtung als quer. Ueberzieht man Lindenbast auf einer Seite mit einer dünnen Schichte von Stearin und berührt man mittelst einer glühenden Nadel die andere Seite, so schmilzt das Stearin in Form einer Ellipse, deren grosse Axe der Faserrichtung parallel läuft. Es erklärt sich nunmehr aus dem anatomischen Baue des Holzes und den Wärmeleitungsverhältnissen der Pflanzenzelle, warum man auf Längsschnitten von mit Stearin überzogenen Hölzern Schmelz-ellipsen, auf dem Querschnitte hingegen Schmelzkreise bekommt, wenn die schmelzbaren Flächen von rückwärts her mit einer glühenden Nadel in Berührung gebracht werden. Jedes Gefässbündel, jeder Stamm leitet also die Wärme in der Richtung der Axe besser als in querer Richtung.

Die grosse Wärmecapacität des Wassers erklärt es, warum wachsende, also durchaus wasserreiche Pflanzentheile sich nur langsam erwärmen und nur allmähig abkühlen.

Lebenden Pflanzentheilen kömmt auch ein beträchtliches Wärmeausstrahlungsvermögen zu. Es geht dies schon

aus der Reifbildung an Blättern bei über dem Gefrierpunkt gelegener Lufttemperatur hervor. Die Wärmeausstrahlung ist namentlich in klaren Nächten eine beträchtliche, und desto grösser, je mehr sich der betreffende Pflanzentheil der horizontalen Lage, und desto geringer, je mehr er sich der verticalen Lage nähert, da die Grösse der Ausstrahlung mit dem Cosinus des Neigungswinkels wächst. (Leslie-Fourier'sches Gesetz.)

Die Durchlässigkeit der Pflanzentheile für strahlende Wärme — die Diathermanität — ist selbstverständlich keine grosse, da ja das Wasser der Gewebe allein einen grossen Theil der durchgehenden Wärmestrahlen absorbiert. Die geringe Diathermanität der Organe kömmt der Pflanze offenbar zugute, da die verschluckte Wärme entweder die Temperatur des Pflanzentheils erhöht oder zur Arbeit herangezogen wird.

III. Einfluss der Schwerkraft.

76. Obwohl die Schwerkraft continuirlich auf alle Theile der Pflanzen einwirkt, so sehen wir doch einen Theil der Vegetationsorgane über den Boden sich erheben, den anderen mit einer aus ihrem Gewichte nicht erklärbaren Kraft in die Erde eindringen. Es sind die in der Pflanze gleichfalls ununterbrochen thätigen Molekularkräfte, welche die Gravitationswirkungen überwinden.

Nichtsdestoweniger übt die Schwerkraft eine direct sichtbare oder doch durch das Experiment festzustellende Wirkung auf die meisten im Wachsthum begriffenen Pflanzentheile aus, welche sich vorzugsweise durch deren Richtung zu erkennen giebt. Wahrscheinlich wird auch die relative Grösse und die Form der Organe durch die Schwerkraft beeinflusst.

77. Zahlreiche Stengel und Stämme neigen sich in Folge ihres Gewichtes nach abwärts, wie z. B. die Zweige der Trauerweide, ältere Triebe der Birke. Aber auch ganz junge Stengel nicken häufig in Folge der Last der am Zweigende stehenden Blätter und Knospen, wie dies z. B. bei *Ulmus*, *Corylus* etc. zu sehen ist. Abwärtskrümmungen von Blüten- und Fruchtsielen in Folge von Belastung kommen ausserordentlich häufig vor.

Die Richtung der Pflanzentheile wird aber viel häufiger in einer ganz anderen Weise durch die Schwere bestimmt, nämlich durch Einwirkung dieser Kraft auf das Längenwachsthum

der Organe. Diese merkwürdige Wachstumserscheinung wird als *Geotropismus* bezeichnet.

Geotropische Pflanzentheile wachsen unter dem Einfluss der Schwerkraft entweder nach abwärts, wie die Wurzeln, oder nach aufwärts, wie die meisten Stengel; erstere sind, der üblichen Bezeichnung zufolge positiv, letztere negativ geotropisch. Es erscheint auf den ersten Blick widersinnig, das Aufwärtsstreben der Stengel und das Abwärts wachsen der Wurzeln als Gravitationswirkung aufzufassen, da ersteres in einer der Fallrichtung gerade entgegengesetzten Richtung, letzteres aber, wie bemerkt, mit einer Kraft erfolgt, welche ausser Verhältniss zum Gewichte der in den Boden eindringenden Organe steht. — Es ist aber von Knight (1806) ein Experiment gemacht worden, welches den unwiderleglichen Beweis liefert, dass gewisse Organe der Pflanze unter dem Einflusse der Schwerkraft nach aufwärts, andere unter demselben Einflusse nach abwärts wachsen. Er befestigte Keimlinge an einem um eine verticale Axe rotirenden, von Wasserkraft getriebenen Apparate derart, dass sowohl Stengel als Wurzel nach jeder beliebigen Richtung hin wachsen konnten. Die Pflänzchen waren im Versuche der Fliehkraft und selbstverständlich auch der Schwerkraft ausgesetzt. Es stellte sich heraus, dass die Wachstumsrichtung der Stengel und Wurzeln nicht mehr die Verticale, sondern die Resultirende aus beiden im Experimente thätigen Kräften war. Bei sehr rascher Rotation, wenn nämlich die Wirkung der Gravitation im Vergleiche zur Fliehkraft verschwand, richtete sich die Keimaxe nur mehr nach der Fliehkraft, mit anderen Worten, Wurzeln und Stengeln wuchsen in horizontaler Richtung. Immer — und gerade dies ist von hoher Wichtigkeit — wuchsen die Wurzeln radiär nach aussen, die Stengel radiär nach innen, nämlich gegen die Rotationsaxe zu, wie in einem um seine Axe rasch rotirenden Glasballon, der Flüssigkeiten von verschiedenem specifischen Gewichte enthält, die schwersten nach aussen, die leichtesten nach innen sich wenden. So sicher es nach diesem Versuche ist, dass die Schwerkraft die Wurzeln nach abwärts, die Stengel nach aufwärts richtet, und so zweifellos der Geotropismus eine Wachstumserscheinung ist — denn er vollzieht sich nur an wachstumsfähigen Organen und nur genau unter den Bedingungen des Wachstums — so wenig können wir derzeit noch angeben, in welcher Weise diese Kraft bei dem Phänomene an-

greift und überhaupt, in welcher Art sie hierbei betheilig ist. Legt man einen wachsenden Pflanzentheil horizontal oder schief, so krümmt er sich an den wachsthumsfähigsten Stellen so lange nach oben, bis er die verticale Richtung erreicht hat. Es wächst hier die Unterseite des Organs unter dem Einflusse der Schwerkraft stärker als die Oberseite; die Unterseite wird zur convexen und deshalb die Aufrichtung. Gerade umgekehrt verhält sich eine wachsende Wurzel. Da bei horizontaler oder schiefer Lage ihre Oberseite in Folge Einflusses der Schwerkraft stärker wächst, so erfolgt eine Beugung nach abwärts, die so lange anhält, bis die verticale Richtung erreicht ist. — Es giebt Organe mit localisirtem Geotropismus, z. B. die mit Knoten versehenen Stengel. Legt man einen Grashalm oder einen Trieb der Gartennelke horizontal, so erfolgt die Aufrichtung nicht wie an anderen Stengeln im Bogen, sondern knieförmig, am Knoten, indem dessen Gelenktheil an der Unterseite stärker als an der Oberseite wächst.

Die Frage, ob ein Organ geotropisch ist, kann nur durch den Knight'schen Rotationsversuch endgiltig entschieden werden; doch kann man stets mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass ein im Finstern nach abwärts wachsender Pflanzentheil positiv, ein im Dunkeln nach aufwärts wachsendes Organ hingegen negativ geotropisch ist. Die meisten Wurzeln und einige Rhizome sind positiv, die meisten Stengel und Blattstiele, desgleichen die Fruchträger und Strünke mancher Pilze sind negativ geotropisch. Der Grad des Geotropismus eines Organs ist nicht nur nach der Pflanzenart, welcher er angehört, verschieden; er wechselt auch nach dem Entwicklungszustande und dem Orte der Anlage. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass ein Organ auf der Höhe seiner grossen Periode, also im Zustande grösster Wachsthumsfähigkeit am stärksten geotropisch ist und dass Hauptwurzel oder Hauptstämme ausgeprägteren Geotropismus als seitliche Auszweigungen dieser Organe darbieten. — Nebenwurzeln und Nebenaxen höherer Ordnungen sind oft gar nicht mehr geotropisch.

Manche Organe reagiren während ihres Wachsthums sowohl auf Licht als auf Schwerkraft, z. B. Stengel, welche stets positiv heliotropisch und negativ geotropisch sind. Die Lagen, welche solche Organe annehmen, resultiren aus Licht- und Gravitationswirkung. Es ist höchst bemerkenswerth, dass, wenn ein Organ

sich in normaler Lage befindet, Heliotropismus und Geotropismus einander entgegenwirken, dasselbe mithin nur schwierig aus seiner Lage zu bringen ist, dass hingegen, wenn das Organ die umgekehrte Lage inne hat, Schwere und Licht in ihren Wirkungen sich summiren, dasselbe mithin leicht in die normale Lage übergehen kann. Es lassen sich die Vorgänge leicht versinnlichen, wenn man sich einen aufrechten und einen umgekehrten Stengel, oder eine mit der Spitze nach aufwärts und eine umgekehrt aufgestellte Wurzel einseitig, z. B. durch horizontal einfallendes Licht beleuchtet denkt. Der aufrechte Stengel wird durch das Licht in die geneigte Lage gebracht, seine Unterseite wächst aber stärker als die Oberseite, und so strebt die Schwere, die durch das Licht geschaffene Stellung aufzuheben. Der mit der Spitze nach abwärts gekehrte Spross neigt sich gegen das Licht vor und das in Folge negativen Geotropismus eintretende stärkere Wachsthum an der Unterseite des heliotropisch vorgeneigten Sprosses unterstützt die Aufwärtsbewegung.

78. An aufrechten Sprossen sind die Blätter so angeordnet, dass die durch dieselben hervorgerufene Belastung eine gleichmässige ist. Die Blattgewichte sind hier regelmässig vertheilt. An schiefen oder horizontalen Aesten ist hingegen die Vertheilung der Blattgewichte eine symmetrische. Die Symmetrieebene ist entweder gegen den Horizont geneigt, wie dies an Sprossen, die mit kleinen oder mässig grossen Blättern besetzt sind, wie z. B. an der Roth- und Weissbuche zu sehen ist, oder die Symmetrieebene liegt vertical, wie man dies z. B. an der Rosskastanie und an Ahornen beobachten kann. Es haben hier die Blätter der unteren Zweighälfte ein grösseres Gewicht als die der oberen. An den genannten Baumarten tritt diese Ungleichblättrigkeit der Sprosse in Folge der Lage — die Anisophyllie — besonders deutlich hervor, da man wegen der gegenständigen Blattstellung an denselben Blätter gleichen Alters aber ungleicher Lage unmittelbar vergleichen kann. Man sieht deutlich, dass das obere Blatt eines Paares das kleinere, das untere das grössere ist; man bemerkt aber auch, dass, wenn die Blätter eines Paares eine gleiche Neigung gegen den Horizont haben, ihre Grössen übereinstimmen. In der Anisophyllie haben wir eine Erscheinung der Grössenänderung (oder Gewichtsänderung) von Organen in Folge der Lage vor uns.

Aber auch die Form eines wachsenden Organs kann in Folge der Lage modificirt werden. Wenn das Blatt im Lichte eine derartige Lage annimmt, dass man eine über und eine unterhalb des Mittelnervs gelegene Hälfte unterscheiden kann, so findet man, dass die untere Hälfte mehr an Gewicht und Volum zunimmt und dass in Folge dessen ein symmetrisch angelegtes Blatt assymetrisch wird, ein an Rothbuchen und zahlreichen anderen Pflanzen unschwer zu constatirendes Factum.

Es hat den Anschein, als würden die genannten Grösse- und Formänderungen in Folge der Lage der Organe, gleich dem Geotropismus, auf Schwerkraftwirkungen beruhen. Doch fehlt hierfür noch der strenge Beweis.

IV. Aeussere mechanische Einflüsse.

79. Es ist wohl schon von vornherein anzunehmen, dass von aussen her auf die Pflanze einwirkende Zug- und Druckkräfte das Wachsthum beeinflussen, da ja derartige, im Innern der Zellen zu Stande kommende Kräfte beim Wachsthum selbst theilhaftig sind. Die Wirkungen, welche derartige von aussen auf wachsende Pflanzentheile wirkende Kräfte ausüben, reichen indess weiter, als sich von vornherein vermuthen lässt.

Aeusserer Zug wird auf wachsende Theile in gleicher Weise wirken wie innerer Druck; es wird durch ersteren eine Dehnung der Zellwände vollbracht, wie eine solche sonst durch den Turgor der Zelle hervorgerufen wird und die Folge davon ist eine Begünstigung des Längenwachsthums. Die an das Gefässbündel angrenzenden Parenchymzellen lassen oft eine ausserordentliche Längsstreckung erkennen, welche auf eine Dehnung des ersteren zurückzuführen ist. Freilich muss das Zurückbleiben der gestreckten Zellen im Zellheilungsvorgange auch auf Rechnung der äusseren Dehnung gestellt werden, welche störend auf die zellbildende Thätigkeit des Protoplasma einwirkt.

Starker, lang andauernder äusserer Druck hemmt das Wachsthum. Am deutlichsten zeigen dies die stets parallel zur Rinde stark abgeplatteten Herbstholzzellen (s. Anatomie, S. 16). Der mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode sich steigende Druck der Rinde auf das Cambium bedingt dieses morphologische Verhältniss.

80. Es giebt Organe, welche durch leichten einseitigen Druck im Längenwachsthum in ähnlicher Weise, wie positiv heliotropische Organe durch einseitige Beleuchtung gehemmt werden. Die gedrückte Seite wächst langsamer, als die entgegengesetzte, erstere wird concav, letztere convex. In diese Kategorie gehören die Ranken. Kömmt eine Ranke mit irgend einer Stütze in Berührung, so genügt der hierdurch ausgeübte Druck, um ein schwächeres Wachsthum an der Berührungsseite zu veranlassen. Die Folge davon ist, dass die Ranke sich um die Stütze windet. Wenn die Ranke auf der Höhe ihrer grossen Periode anlangt, reagirt sie auf Druck. Früher schon hat sie die Fähigkeit angenommen, kreisend zu nutiren und kömmt hierdurch mit Stützen in Berührung. Die durch den Druck bewirkte Krümmung äussert sich zunächst blos in einer Turgordifferenz, da bei Aufhebung des Turgors durch Plasmolyse die Krümmung wieder ausgeglichen wird, wie de Vries constatirte. Bringt man eine Ranke, welche in Folge von Berührung sich krümmte, sofort in eine concentrirte Salzlösung, so tritt Plasmolyse ein und die Ranke streckt sich wieder gerade. Lässt man aber, nachdem die Krümmung eintrat, einige Zeit verstreichen, so streckt sie sich nach eingetretener Plasmolyse nicht wieder gerade, zum Beweise, dass die Krümmung später durch Intussusception fixirt wurde, also sich Wachsthum einstellte.

Es genügt, wie Darwin zeigte, bei sehr empfindlichen Ranken (*Passiflora*) ein sehr geringer, durch das Gewicht einiger Milligramme bestimmter Druck, um die Krümmung hervorzurufen. Je nach der Empfindlichkeit der Ranken ist ein Zeitraum von einigen Secunden bis mehreren Stunden nöthig, damit die Druckwirkung durch Krümmung zum Ausdruck kommt.

Die Ranken können eine sehr verschiedene morphologische Bedeutung haben; sie können Stammgebilde sein, wie die Ranken von *Vitis* und *Passiflora*, oder Blattgebilde, wie z. B. die fadenförmigen Blattenden der Erbse. Immer ist es die Wachsthumshemmung durch äusseren Druck, welche die Ranken als solche charakterisirt. Sie unterscheiden sich deshalb auf das Bestimmteste von den windenden Pflanzentheilen, bezüglich welcher oben (S. 225) nachgewiesen wurde, dass ihr Umgreifen der Stützen ein vom äusseren Einflusse unabhängiges, in der Organisation dieser Gebilde begründetes Wachsthums-Phänomen darstellt.

Fünfter Abschnitt. Bewegungserscheinungen.

81. Alle Lebensvorgänge der Pflanze beruhen auf mechanischen Processen, und deshalb auf Bewegungsformen der Materie und des Aethers.

Aber selbst abgesehen von diesem Gesichtspunkte, der für die derzeitige Auffassung des Pflanzenlebens trotz seiner Berechtigung doch nur ein wenig fruchtbarer ist, bietet uns die Pflanze während ihres Lebens eine Kette von durch die Beobachtung festzustellenden Veränderungen dar, die selbst nichts anderes als Bewegungserscheinungen sind, und wir haben in den früheren Abschnitten der Hauptsache nach nur Bewegungsphänomene beschrieben und erklärt.

Von der Substanzbewegung innerhalb des Organismus soll hier nicht weiter die Rede sein; vielmehr diene dieser Abschnitt dazu, eine Uebersicht über die Bewegungen der organisirten Theile der Pflanze zu geben.

Wir können die Bewegungserscheinungen der organisirten Pflanzentheile folgendermassen übersichtlich zusammenstellen: 1. Bewegungen des Protoplasma, 2. Wachstumsbewegungen, 3. Reizbewegungen, 4. spontane Bewegungen ausgewachsener Pflanzentheile.

I. Protoplasmabewegung.

82. Lebendes Protoplasma ist häufig in Bewegung begriffen. Die Bewegungsform ist eine verschiedene. Am genauesten sind bekannt: die Protoplasmaströmung, die amöbenartige und die auf Lichtreize erfolgenden Bewegungen.

Die Strömung des Protoplasma ist schon in der Anatomie (S. 20) kurz beschrieben worden. Die Geschwindigkeit der Strömung ist eine verschiedene. Hofmeister fand die grösste Geschwindigkeit im Plasmodium einiger Myxomyceten (10 Millim. pr. Minute), eine mittlere in den Brennhaaren der *Urtica dioica* (0·3 Millim. pr. Min.), und die geringste (0·009 Millim. pr. Min.) in den Zellen des Blattes an *Potamogeton crispus*. Die Ermittlung noch kleinerer Geschwindigkeiten ist

gar nicht mehr durchführbar. Da aber von dem höchsten bis zu dem niedrigsten für diese Bewegung gefundenen Werthe ein allmäliger Uebergang stattfindet, so lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass alles lebende Plasma in Strömung begriffen ist. Die Mechanik der Protoplasmabewegung ist noch gänzlich unbekannt, wir kennen nur das Aeussere der Erscheinung, die schon oben erwähnten Circulations- und Rotationsströme (Anatomie, S. 20). Zur Unterhaltung der Bewegung ist Sauerstoff nothwendig; denn wird dieser einer Zelle entzogen, so hört die Strömung auf. Offenbar rührt also wenigstens ein Theil der lebendigen Kraft, welche zur Fortbewegung des Protoplasma erforderlich ist, von jenen Spannkraften her, die beim Verbrennungsacte in lebendige Kraft umgesetzt wurden. Die letzten Bedingungen, unter welchen die Strömung stattfindet, sind genau ermittelt worden. Die Strömung vollzieht sich nur innerhalb bestimmter, je nach der Pflanze wechselnder Temperatursgrade und verläuft innerhalb dieser Grenzen mit verschiedener Energie. Auch bei diesem Vorgange hat man ein Minimum, Optimum und Maximum der Temperatur zu unterscheiden. Die Strömungsgeschwindigkeit wächst bis zum Optimum continuirlich und fällt von hier zum Maximum gleichfalls continuirlich, das Minimum liegt bei einigen Pflanzen (*Chara*) unter Null; in extremen Fällen aber ziemlich hoch, z. B. für die Haare der *Cucurbita* bei 10° . Die Maxima liegen zwischen 28 und 50° C. Der unterhalb des Minimums oder oberhalb des Maximums gelegene, durch Temperatur hervorgerufene Ruhezustand des Protoplasma wird als Kälte-, beziehungsweise Wärmerstarre bezeichnet. Die Temperaturen, bei welchen das Protoplasma getödtet wird, liegen tiefer, beziehungsweise höher als jene, welche Starrezustände hervorbringen. Mit der Tödtung des Protoplasma hört selbstverständlich die Strömung ein- für allemal auf. Schwache elektrische Ströme wirken weder hemmend, noch fördernd auf strömendes Protoplasma ein; starke constante elektrische Ströme, sowie heftige Inductionsschläge tödten aber das Plasma wie hohe Temperatur. — Versetzt man Zellen, deren Protoplasma in Strömung begriffen ist, durch Einwirkung von wasserentziehenden Mitteln in den plasmolytischen Zustand (S. 222), so hört, wie Unger zuerst bewies, die Bewegung auf; beginnt aber wieder, wenn den Zellen Wasser zugeführt wird. — Bemerkenswerth ist endlich, dass Verletzungen der Gewebe, sowie

kurzandauernder Druck die Strömung für einige Zeit einstellen. Führt man beispielsweise durch ein Gewebe, welches aus mit strömendem Protoplasma versehenen Zellen besteht, einen Schnitt und bringt man denselben unter's Mikroskop, so bemerkt man, dass erst nach einiger Zeit die Strömung eintritt. Doch ist in einigen Fällen auch eine Geschwindigkeitsvermehrung durch Verletzung beobachtet werden.

83. Manche selbstständige, nämlich Zellen repräsentirende oder zu Zellgruppen vereinigte Protoplastmakörper bewegen sich in eigenthümlicher, der Bewegung der Amöben vergleichbarer Weise. So z. B. die Myxamöben der Myxomyceten (S. 12) und die durch Verschmelzung aus ersteren hervorgegangenen Plasmodien. Die Myxamöben sind kernführende nackte Zellen, die Plasmodien aber Gruppen hautloser Zellen, die gewissermassen einen grossen Protoplastmakörper repräsentiren. Diese amöbenartigen Bewegungen führen zu Ortsveränderungen und bestehen in localer Ausdehnung und Zusammenziehung der Protoplastatheile, wodurch fortwährende Formänderungen hervorgerufen werden. Gewöhnlich treibt ein Theil der individualisirten Protoplastmakörper Fortsätze und der andere schiebt sich unter Contraction nach. Auch der Zellkern macht nach Hanstein's neueren Untersuchungen amöbenartige Bewegungen in der Zelle durch.

Es seien hier auch die Bewegungen der Schwärmsporen erwähnt; dieselben sind gleich den Myxamöben hautlose, aber mit nicht einziehbaren Wimpern versehene Zellen und haben die Fähigkeit, sich selbständig zu bewegen. Wie schon oben (S. 232) mitgetheilt wurde, reagiren diese Zellen auch auf das Licht.

Das Licht übt auch auf die Plasmodien einen sichtlichen Einfluss aus. Es wurde beobachtet, dass auf feinkörnigem Substrate, z. B. feuchter Erde, befindliche Plasmodien sich durch Einkriechen in das Substrat vor der Wirkung intensiven Lichtes schützen.

Endlich sei noch erwähnt, dass die Chlorophyllkörner vieler Pflanzen im Lichte ganz andere Stellungen einnehmen als im Finstern; diese Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner, die ja auch den Protoplastmagedilden zugehören, sind zum Theil activer Natur, also der Lichtwärtsbewegung der Schwärmsporen vergleichbar, zum Theil aber passive Bewegungen, welche ihren

Grund in dem die Chlorophyllkörner beherbergenden Protoplasma haben, das unter Umständen durch das Licht zu Bewegungen veranlasst wird.

II. Wachstumsbewegungen.

84. Organe, deren Zellen im Wachstum begriffen sind, machen Bewegungen durch, die aber in der Regel zu schwach sind, um unmittelbar wahrgenommen zu werden. Durch besondere Apparate, welche die Bewegung vergrößert darstellen (Auxanometer), kann dieselbe zur Anschauung gebracht und gemessen werden.

Auf die wichtigsten, das gleichseitige Wachstum der Organe begleitenden Bewegungen, namentlich auf die grosse Periode, ist schon oben hingewiesen worden.

Durch ungleichseitiges Wachstum nehmen die Pflanzentheile bestimmte Lagen und Krümmungen an. Alle auf diese Weise vor sich gehenden Bewegungen werden als Nutationsbewegungen bezeichnet.

Dieselben zerfallen in zwei Kategorien: 1. in spontane, 2. in paratonische (oder receptive) Nutationen. Unter den ersteren sind alle jene auf Wachstum beruhenden Bewegungen zu verstehen, die unabhängig von äusseren Einflüssen vor sich gehen, also in der Organisation der Pflanze begründet erscheinen. Hierzu gehören Epinastie, Hyponastie, die undulirende und revolute Nutation. Zu der letzteren zählen jene Bewegungserscheinungen, bei welchen die Ungleichseitigkeit des Wachstums durch äussere Einflüsse hervorgerufen wird, also die heliotropischen und geotropischen Erscheinungen, die Rankenkrümmungen u. n. a. Die wichtigsten dieser Phänomene sind schon oben in Kürze abgehandelt worden.

III. Reizbewegungen und spontane Bewegungen von Organen (Variationsbewegungen).

85. Reizbewegungen. Es sind dies Bewegungen, welche zumeist in sehr augenfälliger Art in Erscheinung treten und die das gemeinsame haben, dass es ein äusserer Einfluss besonderer Art, ein Reiz ist, der dieselben hervorruft. Unter Reiz ist aber hier ein Einfluss zu verstehen, dessen mechanische Leistung

ausser Verhältniss zu dem erzielten mechanischen Effecte steht. Ein Reiz in diesem Sinne bewirkt nicht unmittelbar die Bewegung, er löst die hierzu erforderliche Kraft bloß aus, wie der Druck des Fingers auf die Feder eines Gewehres den Schuss wohl einleitet, aber in keinem Verhältnisse zu der Kraft steht, mit welcher die Kugel durch das Rohr getrieben wird.

Berührt man das Blatt der Sinnpflanze (*Mimosa pudica*), so falten sich die Blättchen, die kleineren Blattstiele legen sich aneinander und der gemeinschaftliche Stiel senkt sich. Hier haben wir eine ausgesprochene Reizbewegung vor uns. Der Reiz wirkt da nicht direct als mechanische Kraft, sondern bloß auslösend; die Kraft, welche die genannten Bewegungen hervorruft, muss in Form von Spannung, wie im obigen Beispiele, bereits vorhanden gewesen sein.

Reizbewegungen in dem angegebenen Sinne kommen nur an ausgewachsenen Pflanzentheilen vor. Als Reize wirken Berührung, Erschütterung, auch Licht, Wärme und Elektrizität. Nach erfolgter Reizbewegung stellen sich unter günstigen Vegetationsbedingungen wieder jene Spannungszustände her, welche eine neuerliche Reizbewegung ermöglichen.

86. Die bekanntesten hierher gehörigen Phänomene sind die Bewegungen der Mimosenblätter, der Staubfäden von *Berberis* und zahlreicher Compositen und der Blätter der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*).

Das Blatt der *Mimosa pudica* ist doppelt gefiedert und im reizungsfähigen Zustande flach ausgebreitet. Wie an jedem doppeltgefiederten Blatte hat man auch an diesem den gemeinschaftlichen Blattstiel, die Blattstiele zweiter Ordnung und die eigentlichen Blättchen, welche hier mit kurzen Stielchen aufsitzen, zu unterscheiden. Alle Stiele und Stielchen enden am Grunde in einen verdickten Theil, den Gelenkwulst, und nur dieser ist reizbar; aber wie der Versuch lehrt, auch nur an bestimmten Stellen. Es ist der Gelenkwulst des gemeinschaftlichen Blattstiels und jedes Blattstiels zweiter Ordnung nur an der Unterseite, der eines Blattstielchens hingegen nur an der Oberseite reizbar. Durch Berührung oder durch Erschütterung legen sich die Blättchen mit ihrer Oberseite zusammen, die Blattstiele zweiter Ordnung, welche vor der Reizung auseinandergespreizt standen, legen sich aneinander und der gemeinschaftliche Stiel senkt sich. Die Reizbewegung ergreift allerdings alle Theile

des Blattes, sie pflanzt sich auch thatsächlich von jedem Punkte aus über das ganze Blatt fort; allein die eigentliche Action geht doch nur in den Gelenkwülsten, genauer gesagt, in den reizbaren Theilen derselben vor sich.

Die auf Reizung erfolgenden, die Bewegung hervorrufenden Veränderungen sind von Brücke (1848) erkannt worden. Jeder Gelenkwulst besteht aus einem saftreichen, von luftführenden Intercellularen durchsetzten Parenchym (Schwellgewebe) und ist von einem sehr geschmeidigen Gefässbündel durchzogen. Berührt man die reizbare Hälfte des Wulstes, so zieht sie sich zusammen und färbt sich tiefer grün. Beides beruht auf verminderter Turgescenz der Zellen. Die Zellen dieser Hälfte entlassen einen Theil ihres Wassers in die Intercellularen und injiciren diese, wodurch das Gewebe an Spannung verlieren und in Folge dessen sich zusammenziehen muss. Das verkürzte und mit Flüssigkeit injicirte Gewebe muss aber auch begreiflicher Weise eine tiefer grüne Farbe annehmen. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass bei der Reizung ein Theil des Wassers in die obere Wulsthälfte getrieben wird, wodurch der hier herrschende, an sich schon grosse Turgor eine weitere Steigerung erfährt, was selbstverständlich die Kraft, mit der die Blatttheile sich bewegen, noch verstärken muss. Erschütterungen wirken auf die Blätter von *Mimosa* in derselben Weise, wie Berührung.

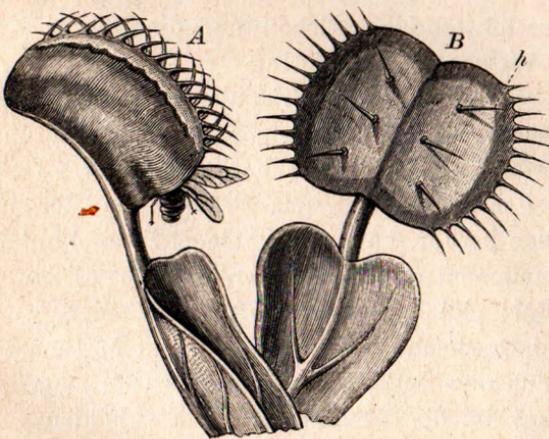
Worin die im reizbaren Blatte vorhandene Spannung besteht und in welcher Weise die Auslösung durch Berührung oder Erschütterung erfolgt, ist noch gänzlich räthselhaft. Dass die Erscheinung auf der Reizbarkeit des Protoplasma der im Prozesse thätigen Zellen beruht, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Es wird angenommen, dass das Protoplasma des reizbaren Gewebes durch den Reiz plötzlich für Zellsaft durchlässiger wird und der in der Zelle herrschende Druck nunmehr ein bestimmtes Flüssigkeitsquantum aus den Zellen herauszupressen vermag.

87. Sehr bekannt ist die Reizbarkeit der Staubfäden von Sauerdornarten (*Berberis* und *Mahonia*). Berührt man die vor der Reizung vom Griffel weit abstehenden Staubfäden am Grunde, und zwar an der gegen das Innere der Blüthe gekehrten Seite, so erheben sie sich plötzlich und es kommen nunmehr die Antheren mit der Narbe in Berührung. Diese Bewegungserscheinung ist ebenso typisch wie die vorhergehende. Während das Parenchym im Gelenke von *Mimosa pudica* von luftführenden

Intercellularen durchzogen ist, in welche der Saft aus den sich contrahirenden Parenchymzellen sich ergiesst, fehlen im reizbaren Gewebe der Staubfäden von *Berberis* solche Luftgänge. Die Flüssigkeit, welche aus den gereizten Zellen ausfliesst, tritt hier in Zellen der Gegenseite über, wie denn auch bei *Mimosa* ein Theil des Zellwassers aus der reizbaren Hälfte in die andere übergeht. Auch bei den genannten Staubfäden kömmt die Bewegung durch eine plötzlich eintretende Turgordifferenz zu Stande. Die gereizte Seite des Staubfadens contrahirt sich, die entgegengesetzte dehnt sich aus, und so muss, da die erstere an dem horizontal gedachten Staubfaden oben liegt, die Reizbewegung nach oben gerichtet sein. Auch hier kennen wir den zur Bewegung führenden Vorgang ebenso wenig, als den vorherigen Spannungszustand. Wohl aber müssen wir auch hier die Reizbarkeit des Organs auf die Reizbarkeit seines Protoplasma zurückführen.

88. Höchst charakteristisch gestalten sich die Verhältnisse bei der Reizbewegung der Blätter von *Dionaea muscipula*. Die

Fig. 101.



Blätter von *Dionaea muscipula*. etwas über natürl. Grösse. A geschlossenes, B offenes, noch ungereiztes Blatt, an dem die sechs sogenannten Tentakeln *h* zu sehen sind.

verhältnissmässig kleine Spreite der langgestielten und mit breiten Flügeln versehenen Blätter sind am Rande mit schwach concav gekrümmten stachelförmigen Blattzähnen versehen. Jede Blatthälfte trägt an der Oberseite drei stachelförmige Haare (Tentakeln). Werden diese Haare oder das benachbarte Gewebe berührt, so klappen die Blatthälften zusammen und die

Blattzähne kreuzen sich. Erfolgt die Reizung durch ein Insekt, so wird dasselbe gefangen. Auch hier erfolgt die Reizbewegung durch Turgordifferenz. Das ist aber für das Blatt der Venusfliegen-

falle das Charakteristische, dass das Oeffnen des Blattes und die zu neuer Reizung erforderliche Spannung nur durch Wachstum, nämlich durch verstärktes Längenwachsthum der Blattoberseite (Epinastie; s. S. 225) erzielt werden kann. — Es sei hier noch bemerkt, dass an den Blättern der Venusfliegenfalle auch kleine Drüsen auftreten, welche, wenn ein Insekt vom Blatte festgehalten wird, in Folge mechanischer Reizung ein Secret ausscheiden, das zur Löslichmachung (Verdauung) des Insektenfleisches führt. Die in Lösung gebrachte Substanz wird von dem Blatte aufgesaugt und dient der Pflanze als stickstoffhaltige Nahrung. *Dionaea muscipula* gehört mithin in die Kategorie der insektenfressenden Pflanzen (S. 180).

89. Die Blätter von *Mimosa pudica* und andere auf mechanische Reize reagirende Organe werden auch durch das Licht in Reizbewegung versetzt. Im Lichte breitet sich das Blatt der Sinnpflanze aus, im Finstern hängt es hinab, ist gefaltet und macht überhaupt den gleichen Eindruck, wie ein durch Berührung gereiztes Blatt. Obgleich auch hier eine Turgordifferenz zur „Nachtstellung“ führt, so kömmt dieselbe doch, wie ebenfalls Brücke zuerst zeigte, auf andere Weise zu Stande als der durch Berührung erzielte Zustand. Im Lichte sinkt der Turgor der Zellen, im Finstern steigt er. Wird *Mimosa pudica* in's Finstere gebracht, so nimmt der Turgor in der oberen Gelenkhälfte zu und es tritt Senkung und Faltung des Blattes ein. Im Lichte fällt aber der Turgor in der vom Lichte am stärksten getroffenen oberen Gelenkhälfte und es kehrt das Blatt wieder in die normale Lage zurück, es nimmt die „Tagstellung“ an.

Auch die Blätter der Robinien bieten, wie bekannt, das Phänomen der Tag- und Nachtstellung dar. In der Nacht sind die Blätter nach abwärts gekehrt, die Blättchen stehen nach abwärts, sich mit den Unterseiten berührend, bei sehr hohem Sonnenstande sind sie aufgerichtet und die in die Richtung der Lichtstrahlen gebrachten Blättchen berühren sich mit den Oberseiten. Auch diese Bewegung ist als eine auf Turgordifferenz beruhende Reizerscheinung aufzufassen. Das Laub der Robinien antwortet auch auf mechanische Reize, es sind aber sehr kräftige Erschütterungen nothwendig, um Reizbewegungen einzuleiten.

Es giebt aber auch Pflanzenorgane, welche wohl durch das Licht gereizt werden, auf mechanische Reize aber in keinerlei

Weise reagiren. So z. B. die Blätter von *Phaseolus*, *Marsilia*, *Maranta* u. z. a.

90. Die Pflanzenorgane verbleiben nur so lange in reizungsfähigem Zustande, als die wesentlichen Vegetationsbedingungen erfüllt sind; so lange als Wasser, Sauerstoff und passende Wärme vorhanden ist. Bei Mangel einer dieser Bedingungen tritt zuerst ein Starrezustand ein, aus welchem die Pflanze noch zu erwecken ist, wenn die den Pflanzen gebotenen Bedingungen nicht den Tod herbeiführten. Die Blätter von *Mimosa pudica* sind nur zwischen 15 und 40° C. reizbar. Unter 15° C. tritt Kältestarre, über 40° C. Wärmestarre ein. Man spricht auch von Trockenstarre, welche bei mangelnder Wasserzufuhr eintritt, ferner von Dunkelstarre, welche sich einstellt, wenn durch Licht reizbare Pflanzen längere Zeit im Dunkeln stehen.

Das äussere Bild eines im Starrezustand befindlichen Organes ist verschieden und kann selbst für verschiedene Starrezustände einer und derselben Pflanze verschieden sein. So sind die Blättchen der *Mimosa pudica* bei Kälte-, Trocken- und Dunkelstarre offen, bei Wärmestarre geschlossen.

Der Wechsel von Tag und Nacht muss an Pflanzen, welche auf Lichtreize reagiren, eine periodische Folge von Tag- und Nachtstellung der reizbaren Organe hervorrufen. Reizbewegungen dieser Art werden als periodische bezeichnet.

91. Spontane Bewegungen. Es giebt aber auch periodische Bewegungen an Pflanzenorganen, welche unabhängig von äussern Reizen erfolgen, die auch nicht als Wachstumsbewegungen gedeutet werden können, und die in rhythmisch ablaufenden Turgoränderungen der beweglichen Theile ihren Grund haben. Solche Bewegungen werden zum Unterschiede von den genannten periodischen Reizbewegungen als spontane periodische Bewegungen angesprochen.

Die auffallendste einschlägige Erscheinung bietet das Laubblatt von *Hedysarum (Desmodium) gyrans* dar. Jedes der beiden Seitenblättchen macht bei Temperaturen zwischen 22 und 30° C. innerhalb eines Zeitraums von 2—5 Minuten eine kreisende Bewegung durch, welche im Lichte wie im Dunkel in vollkommen gleicher Weise verläuft.

Zahlreiche andere Blattorgane (z. B. an *Mimosa pudica*, *Phaseolus vulgaris*, *Oxalis acetosella* etc.) lassen dieselbe Erscheinung aber in einem schwächeren Masse erkennen. Langsam, aber weitgehend ist die spontane Bewegung der Blätter an *Trifolium pratense*. Im Lichte ist dieselbe durch Reizbewegungen gedeckt; bringt man aber die Pflanze in's Dunkle, so lässt sich constatiren, dass jedes Blatt innerhalb eines Zeitraums von etwa 2—4 Stunden einen Bogen von durchschnittlich 100 Graden beschreibt.

92. Sämmtliche Reiz- und spontane Bewegungen kommen ohne Mitwirkung von Wachsthum zu Stande und unterscheiden sich deshalb auf das Auffälligste von den Wachsthumsbewegungen. Sie treten in voller Schärfe zumeist erst auf, wenn das Organ nicht mehr wächst, und sind in der Regel in der Zeit, in welcher das Organ im stärksten Wachsthum begriffen ist, noch gar nicht nachweisbar. Man hat deshalb die genannte Bewegungsform zum Unterschiede von den Wachsthumsbewegungen als Variationsbewegungen bezeichnet.

Die Ansammlung von Spannung (Arbeitsvorrath), welche durch den Reiz ausgelöst wird, erfolgt in der Regel unabhängig vom Wachsthum; in einzelnen Fällen, z. B. bei *Dionaea muscipula*, ist aber ein — wenn auch nur schwaches — Wachsthum zur Herstellung der Reizbarkeit (Zustand der Spannung) erforderlich.

Noten.

a) Zur Einleitung.

In der Einleitung wurde der Versuch gemacht, die botanischen Grunddisciplinen kurz zu charakterisiren und auf ihre gegenseitigen Beziehungen hinzuweisen. So wichtig mir jene kurzen Erläuterungen schienen, um den Anfänger vorläufig über die Hauptaufgaben der Botanik zu orientiren, für so überflüssig hielt ich es, Vollständigkeit anstrebende Definitionen der botanischen Disciplinen zu geben. Solche Definitionen, sollte deren Aufstellung überhaupt möglich sein, würden sich als ebenso unfruchtbar erweisen, wie alle bis jetzt unternommenen Classificationen der Wissenschaft; die lebendige Entwicklung der Wissenszweige und ihre gegenseitige Abhängigkeit bliebe dabei doch verborgen. — Ich hielt es für zweckmässiger, den in der Einleitung eingeschlagenen Weg zu gehen, als dem jetzt üblichen Principe zu folgen, nämlich den Anfänger gleich in medias res zu führen und beispielsweise in einem mit dem Titel „Anatomie“ versehenen Capitel ihn mit den Thatsachen bekannt zu machen, ohne die Hauptaufgabe dieser Disciplin früher oder später zu präcisiren. Es bleibt dabei dem Anfänger selbst überlassen, sich die Gesamtaufgabe der Disciplinen zurecht zu legen, wobei manche falsche Auffassung unterlaufen kann.

Ich habe mich allerdings bestrebt, die Charakterisirung der einzelnen botanischen Disciplinen möglichst objectiv zu halten; dennoch muss ich bei dem so vielfach Schwankenden in vielen unsere Wissenschaft betreffenden Grundauffassungen befürchten, dass obige Darstellung nicht von allen Seiten als vollkommen richtig anerkannt werden wird. Namentlich dürfte die Charakterisirung der systematischen Morphologie und der Biologie bei einigen Forschern auf Widerspruch stossen.

Die erstere betreffend wird von mancher Seite nicht zugestanden werden, dass die sogenannten Grundglieder blosse künstliche Kategorien repräsentiren. Ich halte diese Auffassung indess für die richtige und wenn man das Unsichere in der Aufstellung dieser Grundglieder bedenkt, z. B. auf die jüngsten von hervorragender Seite kommenden Auffassungen Rücksicht nimmt — Warming lässt keinen Unterschied zwischen Blatt und Stamm zu und führt beide auf den Begriff „Epiblastem“ zurück; Drude lässt als Grundglieder nur Caulom, Rhizicom und Phyllocom zu, anderer neuer

Ansichten nicht zu gedenken — so wird man wohl geneigt sein, allen diesen Kategorien nur den Werth künstlicher Abstractionen beizumessen.

Bezüglich des Begriffes Biologie gehen die Ansichten wohl sehr auseinander. Die älteren Botaniker nahmen Biologie und Physiologie als gleichbedeutende Worte (so z. B. Aghard, Biologie der Pflanzen) und manche Forscher sind bei dieser Auffassung geblieben. Andere verstehen unter Biologie die Lehre von den Einrichtungen des Organismus zum Zwecke der Erfüllung bestimmter Lebensfunctionen; Andere die Beziehung der Organismen unter einander und zur Aussenwelt überhaupt. Wieder Andere nehmen das Wort als Bezeichnung der durch Darwin neubelebten Forschungsrichtung, mithin als die Lehre von der Anpassung, Erblichkeit, dem genetischen Zusammenhange der Pflanzen- und Thierformen etc. Diese Auffassung stimmt, genau besehen, auch mit der von mir gegebenen im Grossen und Ganzen überein. Ich glaube, dass das Wort Biologie sich am besten eignet zur Bezeichnung der Gesammtheit aller „vitalistischen“ Prozesse der Organismen, d. i. jener Vorgänge, die sich auf mechanische Prozesse noch nicht zurückführen liessen. Da sich mit der Erforschung dieser letzteren Prozesse die Physiologie beschäftigt, so ergibt sich durch die im Buche vertretene Fassung des Begriffes Biologie eine greifbare Abgrenzung dieser gegenüber der Physiologie, was für die Anordnung des Stoffes zweckmässig ist und Wiederholungen ausschliesst.

b) Zur Anatomie.

Ad 7—10: Zur Literatur des Protoplasma: Nägeli, Pflanzen-physiologische Untersuchungen. Zürich 1855. — Brücke, Die Elementarorganismen, in den Sitzungsberichten der kais. Akademie der Wissensch., Wien 1861. — Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Ad 12: Lumenlose Zelle. Die hier mitgetheilte Beobachtung völlig verdickter Zellen machte ich im Jahre 1870 (s. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd. 62). Dieselben wurden übersehen, wahrscheinlich weil der Titel der Abhandlung (Beiträge zur Kenntniss der indischen Faserpflanzen etc.) derartige histologische Daten nicht vermuthen liess. Es sind l. c. noch andere Bastzellen mit vollständiger Wandverdickung namhaft gemacht. — Schichtung und Streifung der Zellwand. Nach der herrschenden im Texte acceptirten Ansicht kommen Schichtung und Streifung der Zellmembran durch Wechsellagerung wasserarmer und wasserreicher Lamellen zu Stande. Es ist aber erwiesen, dass auch völlig ausgetrocknete Membranen Schichtung darbieten und auch durch Einwirkung von Substanzen, welche weder wasserentziehend noch wasserzuführend wirken, Schichtung hervorgerufen werden kann. So bringt die stark oxydierend wirkende Chromsäure in vielen Zellen, welche weder durch wasserentziehende noch durch wasserzuführende Mittel (Wasser, alkalische Flüssigkeiten etc.) zur Membranschichtung zu bringen sind, Lamellirung der Zellwand zur Anschauung. Man hilft sich hier durch Annahme einer besonderen Structur, der man den Namen Schalenbildung gegeben hat. Wo ist aber die Grenze zwischen dieser und der Schichtung? Es ist wohl das Einfachste, sich unmittelbar an die Thatsachen zu halten und nur einfach vom ungleichen Lichtbrechungsvermögen der Schichten zu sprechen. Dass in den Zellwänden wasserreiche und wasserarme Schichten häufig

wechsell, kann gar nicht in Abrede gestellt werden, ebensowenig, dass bei einer bestimmten Wasservertheilung die Schichtung mit relativ grosser Schärfe hervortritt. Das mehr oder minder deutliche Hervortreten der Schichten steht in einer nicht zu leugnenden Beziehung zur Vertheilung des Wassers in der Membran, die Schichtung an sich ist aber begründet in der ungleichen physikalischen, beziehungsweise chemischen Beschaffenheit der Lamellen. Man muss sich ja auch die Frage vorlegen: wie kommt es, dass eine Schichte viel Wasser aufnimmt, die benachbarte aber nur wenig? Dies setzt ja selbst schon eine zum mindesten physikalische Ungleichheit der Lamellen voraus. Die Schichten der Wand müssen somit auch in absolut trockenem Zustande von einander differiren. Die Schichtung ist also vom Wassergehalte unabhängig.

Ad 13: Mittellamelle und Intercellulärschubstanz. Diese beiden Begriffe sind noch nicht völlig geklärt und gegen einander abgegrenzt. Die meisten Autoren identificiren beide, andere (z. B. Weiss, Anatomie, 1878) sehen in der Mittellamelle die mit einander verschmolzenen primären Membranen benachbarter Zellen. Letzterer Auffassung kann ich nicht zustimmen, denn aus der gemeinsamen Primärhaut wächst die gesammte Zellwand hervor und in ihr differenzirt sich erst durch Wachstum die Mittellamelle. Ich habe im Texte versucht, den Unterschied zwischen Mittellamelle und Intercellulärschubstanz festzustellen. Erstere entsteht durch Wachstum, letztere durch chemische Metamorphose aneinanderstossender Wandpartien benachbarter Zellen. Dass die Mittellamelle durch Wachstum entsteht, lässt sich am besten bei der Entstehung der Tracheiden des Coniferenholzes verfolgen. Die gemeinsame Primärhaut zweier benachbarter Cambiumzellen wächst zu einer dicken, anfänglich sehr weichen Membran heran, in welcher sich noch während des Wachstums der ganzen Zelle die Mittellamelle, anfänglich in Form einer überaus zarten Haut ausbildet. An den relativ dicken Radialwänden der Cambiumzelle ist dieser Process leichter als an den tangentialen Wänden zu verfolgen. Da sich die Mittellamelle während des Wachstums differenzirt, so muss sie offenbar selbst noch im Wachstum begriffen sein. Hingegen tritt die Entstehung unzweifelhafter Intercellulärschubstanzen (Schleim im Endosperm von *Ceratonia siliqua*, Pectose im Parenchym der Runkelrübe etc.) entschieden erst in einer Zeit ein, in welcher das Wachstum der Zelle schon vollkommen beendigt ist. Die Intercellulärschubstanz entsteht also unabhängig vom Wachstum und ihr Zustandekommen ist auf einen rein chemischen Vorgang zurückzuführen.

Dass die Mittellamelle im Vergleiche zu den benachbarten Zellwandschichten einen verschiedenen chemischen Charakter darbietet, kann an meiner Auffassung nichts ändern, da ja auch während des Wachstums die Zellmembranen chemische Veränderungen erleiden können.

Ad 13: Innenhaut. Dieselbe bildet ein Häutchen, welches so charakteristisch ist und ebenso häufig in der Zelle constatirt werden kann als die Mittellamelle; in neuerer Zeit ist dieser von Schacht u. A. beschriebene Wandbestandtheil fast völlig in Vergessenheit gerathen. Die älteren Autoren definirten sie als eine homogene, die Zelle von innen auskleidende

Haut, welche alle Erhöhungen und Vertiefungen, welche durch die Verdickungsschichten entstanden, überzieht, und zogen dieselbe als Stütze der Appositionstheorie heran. Diese Auffassung ist selbstverständlich nicht mehr erlaubt; es bildet aber die Existenz der Innenhaut die beste Stütze der Intussusceptionstheorie, indem sie in vielen Fällen (z. B. in den Tracheiden der Coniferen) vor Beendigung des Dickenwachsthums der Zellwand, ja in einzelnen Fällen in einer Zeit entsteht, in welcher sich selbst die Mittel-lamelle noch nicht differenzirt hat.

Ist die im Gewebe zuerst angelegte Wand (gemeinschaftliche Primärwand) einfach oder doppelt? Diese Frage wird namentlich auf Grund der höchst sorgfältigen Beobachtungen von Strasburger als im ersteren Sinne gelöst betrachtet. Es ist aber doch nur festgestellt worden, dass diese gemeinschaftliche Wand homogen erscheint. Da sie von getrennten Protoplasmen, nämlich von zwei Zellen her gebildet wird und häufig in späteren Entwicklungsstadien mitten durch in zwei Membranen zerfällt, so ist auch die zweite Alternative nicht ausgeschlossen. Ich halte die angeführten Gründe für so schwerwiegend, dass ich die Zusammensetzung der gemeinsamen Primärhaut aus zwei Schichten sogar für wahrscheinlicher ansehe. Auch scheint mir diese Auffassung aus didactischen Gründen berechtigter. Indess ich gebe auch die Möglichkeit der ersteren Alternative zu, denn streng genommen gilt auch heute noch der Ausspruch, mit welchem H. v. Mohl in seinen „Grundzügen der vegetabilischen Zelle“ (p. 194) sich gegen Th. Hartig wendet, welcher, wie gegenwärtig die Mehrzahl der Anatomen, behauptete, dass eine natürliche Grenze zwischen im Gewebeverbände befindlichen Zellen nicht existire. Die Stelle lautet:

„Wenn Hartig hieraus (nämlich aus dem Nichtsichtbarsein der Zellgrenzen) den Schluss zieht, dass überhaupt keine Grenze existire und dass die äussere Membran beiden Zellen gemeinschaftlich sei, so ist dieser Schluss zu rasch. Die Unmöglichkeit, mittelst unserer Mikroskope eine Grenzlinie zu sehen, berechtigt vorerst zu nichts weiter als zu der Vermuthung, dass unsere gegenwärtigen Instrumente noch zu unvollkommen sind. . . .“ Diese Stelle ist auch deshalb lehrreich, weil sie zeigt, dass die heute als landläufig anzusehende Ansicht über die Gemeinschaftlichkeit benachbarter Zellwände schon von Th. Hartig mit aller Bestimmtheit und auf die gleichen Argumente gestützt, ausgesprochen wurde.

Ad 15: Apposition und Intussusception. Dass die Intussusception im Wachsthum vorwiegt, ist zweifellos und geht schon aus dem Flächenwachsthum und aus dem frühzeitigen Auftreten der Innenhaut hervor. Dass aber die Apposition doch stets eine Rolle beim Aufbaue der Zellwand spielen muss, ist eigentlich von vornherein klar. Die Intussusception setzt ja Apposition geradezu voraus. Erst wenn durch Anlagerung der Theilchen eine Haut entstanden ist, kann dieselbe durch Zwischenlagerung weiter wachsen. Wenn aber einmal das Protoplasma der Zelle eine Haut durch Apposition bildet, so lässt sich annehmen, dass dieser Process unter Umständen sich wiederholt.

Ad 12—15: Zur Literatur über die Structur und das Wachsthum der Zellmembran: Nägeli, Sitzungsberichte der Münchener Akademie der Wissen-

schaften. 1862 und 1864. — Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Traube, Experimente zur Theorie der Zellbildung etc. im Archiv für Anatomie, Physiologie etc. von Reichert und Du Bois 1867.

Ad 16: Pilzcellulose. Ich habe schon vor Langem die Vermuthung ausgesprochen, dass eine Pilzcellulose nicht existirt und dass das Nichteintreten der bekannten Cellulosereaction bei den Pilzzellmembranen auf der Anwesenheit von Substanzen beruhe, welche ähnlich wie Holzsubstanz oder Suberin die Cellulosereaction verhindern. Dr. Karl Richter hat nun im Wiener pflanzenphysiologischen Institute in einer sorgfältigen Arbeit für eine grosse Zahl von Pilzen constatirt, dass die Membranen ihrer Zellen, wenn selbe durch längere Zeit mit Kali oder abwechselnd mit Kali und Schulze'scher Macerationsflüssigkeit behandelt werden, sowohl durch Jod und Schwefelsäure gebläut, als durch Kupferoxydammoniak in Lösung übergeführt werden. Obgleich eine grosse Zahl von Pilzen und Flechten zu dem Versuche benützt wurden, ergab sich kein einziges Mal ein negatives Resultat. (Siehe Sitzungsanzeiger der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mai 1881.)

Ad 16—17: Zur Literatur über die chemische und physikalische Beschaffenheit des Zellmembran: Wiesner, Technische Mikroskopie. Wien 1867. — Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig 1877. — Poulsen, Botanische Mikrochemie; aus dem Dänischen von C. Müller. Cassel 1881.

Ad 17: Ich habe mich seit Jahren in meinen Vorlesungen gegen die von Nägeli begründete herrschende Lehre, derzufolge die Erscheinungen, welche die Zellmembranen im Polarisationsmikroskope darbieten, nur durch die Annahme doppelbrechender Krystallmoleküle zu erklären sei, gewendet. Vor Allem ist zu bemerken, dass unsere Kenntnisse über die Natur der Cellulose, welche nur als amorpher Körper aus ihren Lösungen abgeschieden werden konnte, der herrschenden Ansicht allerdings nicht widersprechen, ihr aber ungünstig sind. Auch völlig amorphe Substanzen, wie arabisches Gummi, Kautschuk etc. sind doppelbrechend; hier liegen gewiss keine krystallisirten Körper vor, die Doppelbrechung beruht hier auf Spannungsunterschieden. Solche Spannungsunterschiede sind aber zweifellos in den Zellmembranen vorhanden. Indess muss schon die Zusammensetzung der Membranen aus Schichten verschieden, wenn auch einfach brechender Substanz Doppelbrechung bedingen. Allerdings lassen sich an vegetabilischen Membranen durch Druck und Zug nicht, wie bei Kautschuk, Aenderungen in den Polarisationsfarben hervorbringen. Die Membranen können aber auch nicht so leicht wie Kautschuk zusammengepresst werden. Die Kräfte, welche wir bei der mikroskopischen Untersuchung anwenden, um die Membranen zusammenzupressen, reichen offenbar für den Zweck nicht aus.

Ad 19: Zur Literatur der Stärke: C. Nägeli, Die Stärkekörner. Zürich 1858. — Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig 1873. — Walter Nägeli, Die Stärkegruppe. Leipzig 1874. — Flückiger, Pharmacognosie. 2. Aufl. Berlin 1881.

Ueber Schichtung der Stärkekörnchen. Auch hier kann ich nicht den verschiedenen Wassergehalt als die Ursache der Schichtung an-

erkennen. (Vgl. Anmerkung ad 12.) Das Wasser macht die Schichten je nach der Menge deutlicher oder undeutlicher; die Schichtung an sich muss aber vom Wassergehalt unabhängig bestehen, weil nur das differente physikalische Verhalten der Schichten deren verschiedene Wassergehalte möglich macht.

Da im Weizenstärkekorn durch Chromsäure, welche die Granulose rasch löst, die Cellulose aber noch lange intact lässt, Schichtung hervorgerufen wird, so schliesse ich, dass das Stärkekorn ein geschichtetes Gemenge von Granulose und Cellulose ist, genau gesagt, dass granulosereiche mit cellulosereichen Schichten abwechseln.

Was die Deutung der Polarisationserscheinungen des Stärkekorns anlangt, so wird es genügen, wenn ich mich hier auf die in der Anmerkung (ad 17) enthaltenen Argumente beziehe.

Ad 20: Zur Literatur des Aleuron: Hartig, Ueber das Klebermehl in der „Botanischen Zeitung“ 1855. — Pfeffer, Untersuchungen über die Proteinkörner etc. in Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. VIII. 1872.

Zur Literatur der Krystalloide: Radlkofer, Ueber die Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs, Leipzig 1859. — A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Proteinkrystalloide der Pflanzen. Strassburg 1878.

Ad 21: Zur Literatur des Chlorophylls: H. v. Mohl, Ueber den Bau des Chlorophylls, „Botan. Zeitung“ 1855. — Sachs, Experimentalphysiologie, 1865. — G. Kraus, Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart 1872. — Wiesner, Entstehung des Chlorophylls, Wien 1877. — Pringsheim, Untersuchungen über das Chlorophyll, in dessen Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. XII. 1881.

Ad 22: Zur Literatur der in Pflanzenzellen vorkommenden Krystalle: Sanio, Monatsberichte der Berliner Akademie. April 1857. — G. Holzner, Ueber Krystalle in den Pflanzenzellen, „Flora“ 1864 und 1867. — Solms-Laubach, Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalks in lebenden Zellmembranen, „Botan. Zeit.“ 1871. — Wiesner, Ueber eine bestimmte Orientirung der Krystalle von oxalsaurem Kalk in dem Pflanzengewebe, „Oesterr. botan. Zeitschrift“ 1875.

Ad 23: Ueber die Reactionen des Anthokyan. Die im Texte vorgetragene Ansicht stützt sich auf meine in der „Botan. Ztg.“ (1862) und in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VIII, mitgetheilten Beobachtungen. Nägeli und Schwendener (Mikroskop. 2. Aufl. 1876) halten an der älteren Ansicht fest, dass das Grünwerden des Anthokyan durch Alkalien nicht, wie ich nachwies, auf dem Entstehen einer Mischfarbe beruhe, sondern eine das Anthokyan charakterisirende Reaction sei. Man vergleiche über diese Streitfrage: R. Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe etc. Leipzig 1877, Seite 76.

Ad 26—31: Zur Literatur der Zellbildung: Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1855. — Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. — Hofmeister, Die Lehre von der

Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. Jena 1876; 3. Aufl. 1880. — Die Copulation der Spirogyra wurde im Texte nach Kny's sorgfältigen Untersuchungen (siehe den Text zu den „botan. Wandtafeln“ 1. Abth. Berlin 1874) dargestellt.

Ad 34: Ueber Sklerenchymzellen. Der Ausdruck „Sklerenchym“ rührt von Mettenius her, welcher denselben in seiner bekannten Schrift über die Hymenophyllaceen (Abhandlungen der mathem.-phys. Classe der kön. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. VII, Leipzig 1865, p. 418) auf unbehoft getüpfelte, isodiametrische oder in die Länge gestreckte Zellen, mit sich bräunenden, derben Membranen anwendete. Offenbar hatte er dieselben Zellkategorien vor sich, welche die Pharmakognosten schon lange als „Steinzellen“ bezeichnen. In demselben Sinne ist das Wort Sklerenchymzelle von Sachs (Lehrb. 3. Aufl. S. 81) genommen worden und in diesem Sinne habe ich es im Texte gebraucht.

Später hat man, namentlich de Bary (Anatomie), hierzu alle durch Dickwandigkeit ausgezeichneten, mechanischen Zwecken dienenden Zellen, also auch die Bastzellen gezogen. Dieser Neuerung konnte ich mich nicht anschliessen, weil das Sklerenchym im älteren Sinne mir gut charakterisirt scheint und in der Beschreibung der Gewebe gute Dienste leistet; die Bastzellen (Bastfasern) aber — abgesehen von der Dickwandigkeit — einen ganz anderen Charakter darbieten. Die exceptionelle Zugfestigkeit und das hohe Tragvermögen, die Biegsamkeit, Farblosigkeit, die ganz auffallend geringe chemische Metamorphose der Membranen der Bastzellen — sie zeigen ja zumeist directe die Cellulosereaction; — all dies unterscheidet die Bastzellen auf das Augenfälligste von den harten, starren, verholzten, sich alsbald bräunenden Sklerenchymzellen.

Ad 35: Die Abgrenzung des Begriffes „Tracheide“ ist von verschiedenen Forschern in höchst verschiedener Weise durchgeführt worden. Alle Zellen mit gefässartigen Verdickungen, u. A. auch die getüpfelten Markstrahlzellen hierher zu ziehen wie de Bary (Anatomie S. 506), scheint mir zu weit zu gehen; sie als Gefässe mit noch erhaltenen Querwänden zu betrachten, finde ich nicht logisch, nachdem die Gefässe eben nur durch die Resorption oder Perforation der Querwände sich von den Zellen unterscheiden. Ich glaube, dass man den Begriff Tracheide für den Anfänger — und vielleicht auch überhaupt — dadurch am meisten nutzbringend machen kann, wenn man darunter, wie es im Texte geschehen, fibrose Zellen des Holzes, also Holzfasern, mit gefässartiger Verdickungsweise versteht. Holzparenchymzellen, Markstrahlen mit Hoftüpfeln oder gar gewisse gefässartig verdickte Oberhautelemente (mancher Wurzelhüllen) sind eben im Habitus, in der Entstehungsweise etc. von den fibrosen Elementen des Holzes zu verschieden, als dass sie von denselben nicht getrennt werden sollten. Die fibrosen Elemente des Holzes lassen sich aber sofort auffälligst in bastfaserartige, und in solche mit gefässartigen Verdickungen, also in Librifasern und Tracheiden unterscheiden. Ich habe mich überzeugt, dass diese Auffassung der Tracheiden dem Anfänger am meisten einleuchtet; auch nähert man sich durch eine solche Begriffsbestimmung wieder der Ansicht Sanio's, welcher durch das Bedürfniss gedrängt, den Ausdruck Tracheiden zuerst einführte. (Vergleichende Unter-

suchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Botan. Zeitung, 1863, S. 113.)

Ad 36. Zur Lit. d. Thyllen: Ein Ungenannter, Botan. Zeitung, 1845. — Rees, Botan. Zeitung 1868. — Zur Literatur über Siebröhren: Th. Hartig, Botan. Zeitung 1853. — Hanstein, die Milchsaftgefäße und verwandte Organe der Rinde, Berlin 1864. — Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates, Leipzig 1880.

Zur Literatur der Milchsaftgefäße: Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1855. Hanstein, l. c.; Dippel, die Milchsaftgefäße, Rotterdam 1865.

Ad 40: Zur Lit. der Meristeme: Nägeli, die neuen Algensysteme, Neuenburg, 1847. — Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. München 1867. — Hanstein, die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, Bonn 1868. — J. Reinke, Wachsthum und Morphologie der Phanerogamenwurzel, in Hanstein's „botan. Abhandlungen“, Bonn 1871.

Ad 41: Zur Lit. der Intercellularräume: Frank, über die Entstehung der Intercellularräume in den Pflanzen, Leipzig 1867.

Ad 42: Gelegentlich einer genauen anatomischen Charakteristik der Kolbenblätter des Mais habe ich den Begriff „Polymorphie der Zellen eines Gewebes“ präcisirt (Dingler's polytech. Journal, 1865). Der Ausdruck „Idioblast“ zur Bezeichnung von Zellen, die sich von den übrigen Elementen des Gewebes auffällig in der Form unterscheiden, rührt von Sachs (Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874) her.

Ad 48: Zur Lit. der Spaltöffnungen: A. Weiss, in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik, Bd. IV, 1865. — Strasburger, ebendasselbst, Bd. V, 1866. — Pfitzer, ebendasselbst, Bd. VII., 1870.

Ueber Wasserspaltöffnungen s. De Bary, Anatomie, S. 54.

Ad 49: Zur Lit. der Haare und verwandter Bildungen: A. Weiss, die Pflanzenhaare, in Karsten's „botan. Untersuchungen“, Berlin 1867. — F. Rauter, Entwicklungsgeschichte der Trichomgebilde in den Denkschriften der kais. Akademie der Wiss., Bd. 31, Wien 1871. — Delbrouck, die Pflanzenstacheln in Hanstein's „botan. Abhandlungen“, Bd. II, Bonn 1875.

Ad 50: Zur Lit. der Wachsüberzüge: De Bary, Botan. Zeitung, 1871, S. 128 ff. — Wiesner, ebendasselbst 1871, S. 771 ff., und 1876 S. 225 ff.

Bezüglich der äusseren Formverhältnisse und der Entstehungsweise der Wachsüberzüge folge ich de Bary's ausführlicher und gründlicher Darstellung; hingegen kann ich seiner Auffassung, es wären die geformten Wachsüberzüge den organisirten Bildungen beizuzählen (l. c. S. 613) nicht beipflichten. Ich durfte meine Auffassung, dass die geformten Wachsüberzüge krystallisirte Efflorescenzen der Oberhautzellen sind, umso mehr im Texte zum Ausdrucke bringen, als sie, so viel mir bekannt, allgemein Eingang gefunden hat.

Ad 52: Zur Lit. der zusammengesetzten Oberhaut: Pfitzer, Ueber die mehrschichtige Oberhaut und das Hypoderm, in Pringsheim's Jahrbüchern für wiss. Botanik, Bd. VIII, 1872.

Ad 53—55: Zur Lit. des Periderms: Hanstein, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Baumrinde, Berlin, 1853. — De Bary, Anatomie. — Höhnel, Ueber Kork und verkorkte Gewebe in den Sitzungsberichten der kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 76 (1877).

Ad 56: Zur Lit. der Lenticellen: Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen, Botan. Zeitung, 1873, S. 561 ff. — G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen, in den Sitzungsberichten der kais. Akad. der Wiss., Wien, Juli 1875.

Es wird gewöhnlich angegeben, dass die Lenticellen während der Winterruhe für Luft undurchlässig sind. Dies ist nicht ganz richtig. Verstärkt man den Luftdruck in den Geweben des Stammes und bleiben die Lenticellen trocken, so lassen sie Luft durch. (Vergl. Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen, in den Sitzungsberichten der kais. Akad. der Wiss., Wien, April 1879.)

Ad 58: Begrenzung des Begriffes „Stranggewebe“. Die Eintheilung der Gewebeformen in Haut-, Grund- und Stranggewebe rührt bekanntlich von Sachs her. Diese Eintheilung gewährt, namentlich für den Anfänger, eine rasche Orientirung über die Zusammensetzung der Organe aus Geweben und eine so gute Uebersicht über die Formen derselben, dass ich sie gleich den meisten zeitgenössischen Botanikern acceptirte und der obigen Darstellung zu Grunde legte.

Es schien mir aber zweckmässig, diese Eintheilung noch consequenter durchzuführen, als dies von Sachs geschehen und alle strangförmigen Gewebe als „Stranggewebe“ zusammenzufassen, während Sachs allerdings in der allgemeinen Darstellung der Gewebeformen (Lehrb. 3. Aufl. S. 80 u. 81) die Stranggewebe in der gleichen Weise definirt, in der Einzelndarstellung aber hierzu doch nur die Gefässbündel (l. c. S. 95) rechnet und anderweitige ganz ausgesprochene Stränge zum Grundgewebe zieht.

Die Sachs'sche Eintheilung der Gewebeformen kann auf eine tiefere Begründung nicht Anspruch machen; sie hat indess einen eminent didactischen Werth; soll sie aber die Aufgabe, den Anfänger zu orientiren, erfüllen, so müssen die genannten drei Gewebeformen möglichst anschaulich definirt werden und da schien es mir vortheilhaft, alle strangartigen Gewebeformen zusammenzufassen, also die isolirt auftretenden Bast- und Siebröhrenstränge, ferner die Collenchymzüge und die Gefässbündel im weitesten Sinne des Wortes in eine Kategorie zu bringen. Dadurch gewinnt man den Vortheil, den Begriff des Grundgewebes genauer begrenzen zu können, ohne dass die Gruppe der Stranggewebe einen gezwungenen Charakter annähme.

Ich glaube auch durch Eintheilung der Stranggewebe in einfache und zusammengesetzte die Uebersicht erleichtert zu haben.

Ad 59—66: Zur Lit. der Stranggewebe: Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. 1858. — Sachs, Lehrbuch der Botanik. — De

Bary, Anatomie. — Russow, Vergleichende Untersuchungen, Petersburg 1872. — Schwendener, Das mechanische Princip im Aufbaue der Monocotylen. Leipzig 1874. — G. Haberlandt, die Entwicklungsgeschichte des mechan. Gewebesystems. Leipzig 1879.

Ad 67—71: Zur Lit. der Secretbehälter: Frank, Ueber die Entstehung der Intercellularräume in den Pflanzen. Leipzig 1867. — J. C. N. Müller, Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ätherischen Oele, Gummi und Gummiharze und die Stellung der Secretionsbehälter im Pflanzenkörper, in Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. V, 1867. — De Bary, Anatomie.

Speciell über Milchsaftbehälter s. die Anmerkung ad 36. Die im Texte gegebene Erklärung des Auftretens von Milchsaft in Holzgefäßen stützt sich auf Beobachtungen Höhnel's (s. Oesterr. bot. Zeitschrift 1872, S. 15 ffd).

Ad 74: Ueber Hypoderma und Wassergewebe s. Pfitzer, über die mehrschichtige Epidermis und das Wassergewebe, in Pringsheim's Jahrbüchern f. wiss. Bot., Bd. VIII, 1872.

Ad 75: Ueber Gefäßbündelscheiden s. Caspary, Bemerkungen über die Schutzscheide etc., in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV, 1865. — Pfitzer, Ueber die Schutzscheide der deutschen Equisetaceen, ebendasselbst Bd. VI, 1867.

Ad 77: Ueber die Gewebe der Pilze s. De Bary, Morphologie und Physiol. d. Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. — Brefeld, Die Schimmelpilze, Leipzig, 1872—1881.

Ad 78: Ueber die Gewebe der Algen s. Nägeli, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847. — Reinke, Beiträge zur Kenntniss der Tange, in Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. X, 1875.

Ad 79: Ueber das Gewebe der Flechten s. De Bary l. c. — Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Leipzig 1877.

Ad 80—89: Zur Lit. über die Anatomie des Blattes: Dippel, Das Mikroskop. Braunschweig 1872. — De Bary, Anatomie. — Schwendener, Das mechanische Princip etc.

Ad 90—102: Zur Lit. über die Anatomie des Stammes ausser den eben genannten Werken noch: H. v. Mohl, Bau des Palmenstammes in dessen vermischten Schriften. Tübingen 1845. — Nägeli, Beiträge zur wiss. Botanik, Leipzig 1858; derselbe, über Dickenwachsthum und Anordnung der Gefäßstränge bei den Sapindaceen, München 1864.

Ad 104—107: In Betreff der Anatomie der Wurzeln s. gleichfalls die oben genannten Werke, namentlich De Bary's Anatomie.

Ad 108—111: Ueber Holzanatomie s. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. „Botan. Zeitung“ 1862. — Speciell über anomalen Holzbau s. die zuletzt genannte Schrift von Nägeli, ferner Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania. München 1875.

Ad 113: Ueber Rindenanatomie s. die bekannten pharmakognostischen Werke von Berg (Pharmaceutische Waarenkunde. 4. Aufl. Berlin 1869), A. Vogl (Commentar zur österr. Pharmacopoe. 3. Aufl. Wien 1880), etc.

c) Zur Physiologie.

Ad 3: Ueber die chemische Zusammensetzung des Protoplasma s. Reinke, Ueber die Zusammensetzung des Protoplasma von *Aethalium septicum*, Göttingen 1880; ferner Annalen der Chemie, Bd. 207, 1881.

Ad 5—6: Zur Lit. über die mineralischen Bestandtheile der Pflanzen s. Liebig, Agriculturchemie. 8. Aufl. Braunschweig 1864; E. Wolf, Aschenanalysen. Berlin 1871.

Ad 7—14: Zur Lit. über die organischen Bestandtheile der Pflanzen: Rochleder, Phytochemie. — Husemann, Die Pflanzenstoffe. Berlin 1871. — Sachsse, Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlenhydrate etc. Leipzig 1877.

Ad 15: Ueber Chlorophyll s. Wiesner, Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 69 (April 1874) und Entstehung des Chlorophylls, Wien 1877. — Sachsse, l. c. — Pringsheim, Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze, in dessen Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XII, 1881.

Jüngsthin von Gauthier und Hoppe-Seylern unternommene Analysen sollen ergeben haben, dass dieser Körper krystallisirt und eisenfrei sei. Dass ich diese anscheinend wichtige Entdeckung im Texte nicht erwähnte, erfordert an dieser Stelle eine Erläuterung. Dass die Substanz, welche die genannten Chemiker untersuchten, wenig oder kein Eisen enthielt, soll nicht in Abrede gestellt werden. Allein ich bezweifle, dass der von ihnen dargestellte Körper das Chlorophyll der Pflanze ist. Die Procedur, welche zur Darstellung ihrer Substanz führte, ist so complicirt und langwierig, dass eine stattgehabte Zersetzung sehr wahrscheinlich ist. Für den Eisengehalt des Chlorophylls spricht folgende von mir (Entstehung des Chlorophylls) aufgefundene Thatsache. Schüttelt man Eisensalzlösungen mit Benzol, so geht auch nicht eine Spur von dem ersteren in das letztere über. Wenn mithin eine Rohchlorophylllösung mit Benzol ausgeschüttelt wird, so kann man sicher sein, dass keines der in den Pflanzen doch so häufig vorkommenden Eisensalze mit dem Chlorophyll in's Benzol übergeht. In der Benzol-Chlorophylllösung ist Eisen direct nicht nachweisbar. Dunstet nun aber diese Lösung ein und verascht, so kann man nunmehr Eisen nachweisen, woraus sich ergibt, dass entweder im Molekül des Chlorophylls Eisen vorkommt, oder doch eine organische Eisenverbindung das Chlorophyll begleitet. — Bezüglich der Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze s. meine Abhandlung: Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze, Wien 1876, und Pringsheim l. c. Dasselbst befindet sich auch eine geistvolle, aber der herrschenden Meinung ganz entgegengesetzte Ansicht über die physiologische Rolle des Chlorophylls und über das erste Assimilationsproduct (Hypochlorin) im Chlorophyllkorn, die aber, da die hierfür zur Geltung gebrachten tatsächlichen Beobachtungen noch der Bestätigung harren, in diesem Buche einstweilen noch übergangen werden musste.

Ad 16—24: Zur Lit. der Nahrungsmittel der Pflanzen s. Sachs: *Experimentalphysiologie*, Leipzig 1865. — Knop, *Kreislauf des Stoffes*, Leipzig 1868. — A. Mayer, *Agriculturchemie*, Heidelberg 1871. — Detmer, *Bodenkunde*, Heidelberg 1876.

Ad 23: Es ist wahrscheinlicher, dass die sog. Humusbewohner aus dem Boden unverweste Reste von Reservestoffen als Huminsubstanzen selbst aufnehmen; letzteres wird heute von den meisten Botanikern angenommen (s. Wiesner, Ueber die Menge des Chlorophylls in *Neottia Nidus avis*, *Flora* 1874).

Ad 24: Es wird gewöhnlich angegeben, dass die chlorophylllosen parasitischen Phanerogamen auf rein anorganische Nahrung angewiesen sind. Es ist dies bezüglich der stickstofffreien Verbindungen auch vollkommen richtig. Ob indess diese Pflanzen nicht, gleich den Pilzen, die Fähigkeit haben, Salpetersäure oder Ammoniak oder beide zu assimiliren, nämlich in stickstoffhaltige organische Substanzen zu verwandeln, ist unentschieden, aber mit Rücksicht auf den Stoffwechsel der Pilze doch in sehr hohem Grade wahrscheinlich.

Ad 25: Zur Lit. über insectenfressende Pflanzen: Darwin, *Insectenfressende Pflanzen*, deutsch v. Carus, Stuttgart 1876.

Ad 26—32: Die Lit. der chemischen Metamorphose in der Pflanze findet sich am ausführlichsten zusammengestellt in Sachsse: *Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlenhydrate und Eiweisskörper etc.*, Leipzig 1877. — Speciell über die Regeneration der Eiweissstoffe im Lichte s. Pfeffer: Ueber die Proteinkörper und die Beziehung des Asparagins zur Eiweissbildung in der Pflanze, in Pringsheim's *Jahrbücher für wiss. Bot.*, Bd. 8, 1871.

Ad 28: Fett der Chlorophyllkörner. Als erstes sichtbares Assimilationsproduct wurde ausser Stärke noch Fett genannt. Man ist sogar so weit gegangen, durch eine Gleichung zu veranschaulichen, wie aus Wasser und Kohlensäure unter Sauerstoffabgabe ein Fett entsteht. Ich muss aber bemerken, dass noch gar nicht mit Sicherheit festgestellt wurde, ob die Chlorophylleinschlüsse, welche in *Strelitzia*, *Rhipsalis* etc. vorkommen und die man als Fette ansieht, auch echte Fette, nämlich Glyceride sind. Man stützt sich bei dieser Aussage blos auf die Löslichkeitsverhältnisse. Dies führt aber zu keiner sicheren Schlussfolge, da es zahlreiche Körper gibt, welche in den Löslichkeitsverhältnissen mit den Glyceriden übereinstimmen, z. B. das in Aetherextracten vegetabilischer Gewebe so häufig aufgefundene Cholesterin, ätherische Oele, in diesen gelöste Harze etc.

Ad 29: Harzkörner. Ich habe zuerst auf die Umwandlung der Stärkekörner in Harzkörner und auf das häufige Vorkommen derselben im Holze aufmerksam gemacht (*Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss.*, Bd. 51, Juni 1865); später wurden derartige Harzkörner auch von A. Vogl (*Botan. Zeitung* 1866) und jüngsthin von Radlkofer beobachtet.

Umwandlung der Kohlenhydrate in Fette. Die im Texte vertretene Ansicht über den chemischen Process bei der Umwandlung von Kohlenhydraten in Fette stützt sich auf Sachsse's Arbeiten (*Chem. und Physiol.*

der Farbstoffe etc., S. 143 ff.). Dass auch Cellulose in Fett übergehen könne, habe ich vor längerer Zeit für das Parenchymgewebe der Runkelrübe nachgewiesen. (S. Ueber das Auftreten der Pectinkörper in dem Gewebe der Runkelrübe. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss., Bd. 50, Nov. 1864.)

Ad 31: Ueber das Hervorgehen des Chlorophylls aus Etiolin s. Wiesner, Entstehung des Chlorophylls; über die Beziehung der Stärke zur Entstehung des Etiolins und Chlorophylls, ausserdem noch Sachsse's oben genannte Schrift.

Ad 32: Zur Lit. der Athmung: Ausnahmsweise sei hier auf ein älteres, klassisches, auch jetzt noch höchst lehrreiches Werk, nämlich auf Th. de Saussure's chemische Untersuchungen über die Vegetation, deutsch von Voigt 1805, hingewiesen; über innere Athmung s. J. Böhm, Ueber die Respiration von Landpflanzen, in Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. 67, 1873. — Brefeld, Ueber Gährung, in den landwirthschaftlichen Jahrbüchern von Nathusius und Thiel, 1876. — Wortmann, Ueber intermolekulare Athmung der Pflanzen, Inaug.-Diss., Würzburg 1879. — Reichliche Literaturnachweise über Athmung finden sich in Detmer's Physiologie der Keimung, Jena 1880.

Ad 33: Assimilation. Es schien mir zweckmässig, die Assimilation in gleicher Weise, wie es in der Thierphysiologie üblich ist, zu definiren, nämlich als allgemeinen Ausdruck für die Prozesse der Umwandlung der Nahrungsstoffe in die chemischen Individuen, aus denen der Organismus aufgebaut ist. In diesem Sinne hat man auch früher das Wort Assimilation in der Pflanzenphysiologie gebraucht. Sachs beschränkte den Ausdruck auf die Umwandlung der Kohlensäure und des Wassers im Chlorophyllkorn in organische Substanz. Diese Definition fand allgemein Eingang und man hat sich in der Botanik gewöhnt, Assimilation blos in diesem beschränkten Sinne aufzufassen und blos das Chlorophyllkorn als das Assimilationsorgan der Pflanzen zu betrachten. Ich finde es jedoch nicht gerechtfertigt, einen fundamentalen Begriff so einseitig zu formuliren. Mit dem gleichen Rechte, mit dem man von einer Assimilation der Kohlensäure spricht, kann man doch auch von Assimilation des Ammoniaks und der Salpetersäure sprechen. Freilich werden diejenigen, welche sich in die heutige Anschauung hineingelebt haben, sagen: Zur Assimilation der beiden letzteren ist bereits organische Substanz nothwendig. Aber ist sie denn nicht auch zur Assimilation der Kohlensäure nöthig, sind nicht die organischen Bestandtheile des Chlorophyllkornes in diesen Process verwickelt? Indem man den im Texte präcisirten Begriff der Assimilation acceptirt, verliert derselbe seinen jetzigen rudimentären Charakter und gewinnt eine allgemeine und scharf umschriebene Fassung. Man erzielt aber noch folgende Vortheile: Das Wort Assimilation hat in der Thier- und Pflanzenphysiologie den gleichen Sinn, was nicht nur in Anbetracht des natürlichen Zusammenhanges beider Disciplinen, sondern auch aus didactischen Gründen werthvoll erscheint. Weiters entspricht nunmehr der Ausdruck seiner wörtlichen Bedeutung. Endlich, und dies scheint von nicht zu unterschätzendem Werthe, gewinnen wir einen Ausdruck für die den Organisationsprocess begleitenden chemischen Vorgänge. Es

scheint aber bei der im Texte gegebenen Begriffsumgrenzung an einem Worte zu fehlen für jenen wichtigen Process, den man bisher als Assimilation bezeichnete. Hierfür dürfte sich indess der im Texte bereits gebrauchte Ausdruck „Kohlensäureassimilation“ eignen*).

Das Wort Stoffwechsel wurde im Buche als Ausdruck für sämtliche im Pflanzenkörper stattfindenden Prozesse chemischer Metamorphose genommen, wie dies nach Sachs' Vorgange (Lehrbuch, 3. Aufl., S. 612) gegenwärtig üblich ist. Consequenterweise wäre indess jede Art von „Stoffwechsel“, auch wenn sie nicht mit chemischer Metamorphose verknüpft ist (z. B. der Wasserersatz bei der Transpiration) unter diesen Begriff zu stellen, wie dies ja auch in der Thierphysiologie üblich ist.

Ad 34 und 35: Zur Lit. der Nahrungsaufnahme: Sachs, Experimentalphysiologie. Zahlreiche Literaturnachweise finden sich in Detmer's System der Pflanzenphysiologie, welche im 2. Bde. des Schenk'schen Handbuches der Botanik (Breslau, 1881) erschienen ist.

Ad 35: Ueber die organischen Säuren als wichtige endosmotisch wirksame Substanzen der Pflanzenzellen, s. De Vries Bot. Zeitung 1879, S. 847, und über die Undurchlässigkeit der lebenden Protoplasma's meine oben (S. 266) genannte Abhandlung über die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls.

Ad 36: Zur Lit. des Wurzeldruckes: Brücke, Annalen der Phys. und Chem., Bd. 63, 1844. — Hofmeister in Flora 1858 und 1862. — Baranetzky, Untersuchung über die Periodicität des Blutens. Abhandlung der naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. 13, 1873. — Detmer, Theorie des Wurzeldruckes, in Preyer's Sammlung phys. Abhandlungen, Jena 1877.

Ad 38 und 39: Zur Lit. der Transpiration: Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855. — Baranetzky, Botan. Zeitung, 1872. — Burgerstein, Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 73 (März 1876) und 78 (December 1878). — Höhnel, Ueber Transpiration bei der Entwicklung des Blattes, in Wollny's Forschungen a. d. Gebiete der Agriculturphysik, Bd. 1, 1878, S. 299 ff.

Ad 40: Ueber den Nachweis des niederen Luftdruckes durch Abschneiden der Zweige unter Quecksilber, s. Höhnel, Ueber den negativen Luftdruck in den Gefässen der Pflanzen, Strassburg 1876. Inaug.-Diss.

Ad 41: Die neuen in diesem Paragraphen vorgetragenen Beobachtungen und Anschauungen stützen sich auf folgende Abhandlungen: Wiesner, Ueber den Ausgleich des Gasdrucks in den Geweben der Pflanze. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wiss. zu Wien, Bd. 79, April 1879 und Höhnel, Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegungen in den Pflanzen, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 12, 1879.

Ad 42—47: Zur Lit. über die Leitung des Wassers durch die Pflanze. Sachs, Lehrbuch der Botanik. — Höhnel, Luft- und Saftbewegung

*) Während des Druckes dieser Noten bin ich noch in der angenehmen Lage angeben zu können, dass Pfeffer in seiner eben erschienenen Pflanzenphysiologie (S. 187) in ganz gleicher Weise, wie es in diesem Buche versucht wurde, die Assimilation definiert. Was oben als Kohlensäureassimilation bezeichnet wurde, nennt Pfeffer Kohlenstoffassimilation.

(s. oben ad 41). — Wiesner, über die Bewegung des Imbibitionswassers in den Geweben der Pflanze, in Sitzungsberichten der kais. Akad. der Wiss., Bd. 72, Wien, Oct. 1875. — Zahlreiche wichtige Detailbeobachtungen über Saftleitung finden sich in den Schriften J. Böhm's, namentlich in den folgenden: Ueber die Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen (Nobbe's landwirthschaftliche Versuchsstationen, Bd. XX, 1877. Warum steigt der Saft in den Bäumen? Wien 1878. Ueber die Function der vegetabilischen Gefäße, Botan. Zeitung, 1879.

Ad 47—49: Zur Lit. über die Leitung organischer Stoffe: J. Hanstein, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde etc., in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 2, 1860. — Sachs, Experimentalphysiologie. — Pfeffer, Ueber Proteinkörner etc., ebendasselbst Bd. 8, 1872. — Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche, Bonn 1873.

Ad 50: Wachsthum und Stoffwechsel. Mit Rücksicht auf die Regeneration der organischen Substanz in ausgewachsenen Theilen des Thierkörpers ergibt sich auch bezüglich der Pflanze die Frage, ob ihr die gleiche Fähigkeit zukomme, oder ob ein ausgewachsener Theil die einmal in den Geweben deponirte Menge organischer Substanz nicht mehr zu erneuern vermöge. Der Process der Stärkebildung in ausgewachsenen Blättern kömmt hier nicht in Betracht, da die hier gebildete organische Substanz Reservestoff ist und gar nicht an Ort und Stelle Verwerthung findet; vielmehr handelt es sich darum, ob eine Zelle die ihr angehörige und für sie selbst erforderliche Substanz regenerirt. So viel mir bekannt, ist diese Frage noch gar nicht gestellt worden. Da aber ausgewachsene Pflanzenstoffe, so lange sie leben, fortwährend Sauerstoff verbrauchen und manche unter ihnen Reizbewegungen durchmachen, welche wohl zweifellos mit Substanzconsum verbunden sind, so ist ersichtlich, dass die Frage in bejahendem Sinne zu beantworten ist. Dies zur Rechtfertigung des im Texte Vorgetragenen.

Ad 50—57: Zur Lit. des Längenwachsthums: Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874. — Derselbe, über orthotrope und plagiotope Pflanzentheile in „Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg“, Bd. II, 1879. — De Vries, Ueber die Ursachen bilateral symmetrischer Pflanzentheile, ebendasselbst, Bd. I, 1872. — Derselbe, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, Leipzig, 1877. — Speciell über Gewebespannung s. Gregor Kraus, die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen, Botan. Zeitung, 1867. — Ueber undulirende Nutation, s. Wiesner, Die undul. Nutation der Internodien, in Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss., Bd. 77, 1878.

Ad 58: Ueber die Abhängigkeit des Lebens der Pilze vom Lichte: Brefeld, Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Pilze, in den Sitzungsber. naturforschender Freunde zu Berlin, 1877.

Ad 60: Ueber Entstehung des Chlorophylls, s. Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls, Wien 1877.

Ad 61: Ueber Zerstörung des Chlorophylls: Wiesner, die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanzen, Festschrift der k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien, 1876. Daselbst findet

sich zum ersten Male der Nachweis, dass auch in der lebenden und weiter ergrünungsfähigen Pflanze bei hohen Lichtintensitäten eine Zerstörung des Chlorophylls stattfindet.

Ad 62: Ueber Kohlensäureassimilation im Lichte s. Pfeffer, Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Kohlensäurezersetzung der Pflanze, in Sachs' Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. I, 1871.

Ad 64 und 65: Ueber Heliotropismus s. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, eine physiologische Monographie, in den Denkschriften der kais. Akad. der Wiss., Bd. 39, 1878, Bd. 41, 1880.

Ad 66: Ueber Phototaxis s. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen, Jena 1878 und Stahl, Ueber Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitung 1880.

Ad 67: Ueber den Zusammenhang zwischen Lichtabsorption im Chlorophyll und der gesteigerten Transpiration im Lichte s. Wiesner, Ueber den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration, in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss., Bd. 74, Wien 1876.

Ad 69: Ueber Etiollement s. Gregor Kraus, Ueber die Ursachen der Formänderungen etiolirender Pflanzentheile, in Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. VII, 1869.

Ad 70: Ueber Phosphorescenz im Pflanzenreiche s. Fabre, Annales des scienc. nat. T. IV, 1855.

Ad 71: Ueber Abhängigkeit der Pflanzen von der Temperatur s. Sachs, Ueber die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur, in Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 2, 1860. — Fr Haberlandt, Die oberen und unteren Temperaturgrenzen für die Keimung der Samen, in Nobbé's landwirthsch. Versuchsstation, Bd. 17, 1874.

Die im Texte enthaltene Angabe über die discontinuirliche Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit vom Optimum bis zum oberen Nullpunkte stützt sich auf meine Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Penicillium glaucum*, veröffentlicht in den Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Bd. 67, Wien 1873.

Ad 72: Ueber Abhängigkeit der Pflanzen von der Wärmemenge s. H. Hoffmann, Das Wärmebedürfniss der Pflanze, in den Abhandlungen der Senkenbergischen naturf. Gesellsch. Bd. 8, 1873. — Die Angaben über den Wärmegewinn der Pflanzen durch Verdichtung des Wassers in den Geweben und in der Stärke stützen sich auf folgende Untersuchungen: Jungk, in Poggendorfs Annalen, 1865, Bd. 125. — Wiesner, Experimentaluntersuchungen über die Keimung der Samen, in den Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Bd. 64, 1871 und Reinke, Quellungserscheinungen vegetabilischer Substanzen, in Hanstein's botan. Abhandl., Bd. IV, 1879.

Ad 73: Die im Texte angeführte Wärmeleitungsconstante der Baumwolle wurde durch volumetrische Versuche von Schuhmeister (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss., Bd. 76, 1877) ermittelt.

Ad 75: Zur Lit. des Geotropismus: Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868. — Th. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzeln, in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, Heft 2, 1872. — Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, in dessen Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg, Bd. I, Heft 3 u. f., 1873—1874; ferner dessen Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. 1874.

Was im Texte speciell über das Zusammen- und Entgegenwirken von Geotropismus und Heliotropismus vorgetragen wurde, stützt sich auf Wiesner, Monographie des Heliotropismus (s. oben S. 271).

Ad 76: Ueber Anisophyllie und Assymetrie der Blätter in Folge der Lage s. Hofmeister, Ueber die Beeinflussung der Gestaltung der Pflanzen durch in Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte, in dessen allgem. Morphologie. Leipzig 1868; Frank, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile, botan. Zeitung, 1868; Wiesner, Ueber den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Pflanzen, Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss., Bd. 58, 1868. Diese drei Arbeiten erschienen gleichzeitig und unabhängig von einander. Ferner: Kny, Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers, in den Sitzungsber. der Gesellschaft naturforschender Freunde, Berlin, März 1877.

Ad 78: Zur Lit. der Ranken: Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der Kletterpflanzen, deutsch von J. V. Carus, Stuttgart 1876 (das Original erschien 1875).

Ad 80—81: Ueber Bewegungen des Protoplasma und protoplasmatischer Gebilde (Myxamoeben, Plasmodien, Schwärmosporen, Chlorophyllkörner) s. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867. — Strasburger l. c. — Stahl l. c.; ferner derselbe, über den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen der Desmidien etc. in den Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, Bd. XIV, 1879.

Ad 82: Ueber Bestimmungen der Zuwachse mittelst Auxanometer s. Sachs, in Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. I, 2. Heft, 1872, und Reinke, Untersuchungen über Wachsthum, Botan. Zeitung 1876.

Ad 83—90: Zur Lit. der Variationsbewegungen: Brücke, Ueber die Bewegungen der Mimosa pudica in J. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1848; s. auch Brücke, Vorlesungen über Physiologie, Wien 1875, wo eine höchst lichtvolle Darstellung der Reizbewegungen von Mimosa pudica zu finden ist. — Cohn, Ueber contractile Gewebe im Pflanzenreiche, Jahrbuch der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur 1861. — Sachs, Ueber Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane, in „Flora“, 1863. — Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

Sachregister.

Abietinsäure	168	Brennhaare	82
Aetherische Oele	54, 167	Buttersäure	165
Albumin	162	Calypptrogen	140
Aleuron	43	Cambiform	95
Algengewebe	109	Cambium	61, 71, 94
Alkaloïde	166	Cambiumring	134, 145
Ameisensäure	16 ⁵	Caseïn	162
Ammoniak	178	Cellulose	34, 161
Amylum s. Stärke.		Cerasin	162
Amygdalin	166	Chlor	156, 172
Anisophyllie	243	Chlorophyll 44, 168, 190, 227, 233	
Anthokyan	52	Chlorophyllkörner	47
Anthoxanthin	170	Chlorophyllkörper	44
Apfelsäure	165	Cholesterin	164
Apposition	32	Citronensäure	165
Arabin	162	Collenchym	63, 104
Asparagin	53, 189	Collenchymstränge	92
Assimilation	194	Collenchymzellen	72, 73
Athemhöhle	79	Colleteren	118
Athmung	190, 194, 238	Conglatin	162
Aussenrinde	150	Coniferin	166
Bassorin	162	Cuticula	63, 78, 84
Bast	93, 150	Cystolithen	25
Bastfaser	65	Dauergewebe	70
Baststränge	92	Dauerzellen	61
Bildungsgewebe, s. Meristeme.		Dermatogen	71, 121
Blattgrün, s. Chlorophyll.		Dextrin	52, 162
Blattrinde	117	Dextrose	161
Blattspurstränge	98, 136	Diffusion	197, 206
Bluten	200, 201	Drüsen	75, 99
Borke	88	Drüsenhaare	82
Borsten	82	Dunkelstarre	254

Effusion	206	Harze	54, 168
Eisen	158, 172	Harzgänge	72, 100
Eiweisskörper	162, 188	Hautgewebe	69, 76
Emergenzen	83	Hautschichte	17
Endodermis	75, 105	Hefe	18, 68
Epiblem	76, 85	Heliotropismus	229
Epidermis	77	Herbstholz	146
Epinastie	225, 249	Hoftüpfel	23
Epithel	76	Holz	145
Essigsäure	165	Holzfasern	65
Etiolin	46, 170, 190	Holzgefässe	66
Etioment	234	Holzparenchym	95, 147
Farbstoffe	168	Holzsubstanz	36, 187
Fascicularholz	135	Hüllhaut	110
Feinerde	173	Huminsubstanzen	174
Fette	54, 85, 164, 188	Humusbewohner	179
Fibrin	162	Hyphen	107
Fibrovasalstränge	93	Hypoderma	75, 104
Filzgewebe	108	Hyponastie	224, 249
Flechtengewebe	111	Idioblasten	73
Folgeristem	70, 138	Indican	167
Fruchtzucker	161	Induction, photochemische	227
Frühlingsholz	146	Innenhaut	22
Fusionen	69	Innenrinde	150
Gährung	193	Insectenfressende Pflanzen	180, 253
Gastranspiration	206	Intercellularen	72
Gefässbündel	93	Intercellularsubstanz	29
Gefässbündelscheiden	75, 105, 124	Interfascicularcambium	133
Gefässbündel, stammeigene	98	Interfascicularholz	135
Gefässe	65	Intussusception	32
Geotropismus	241	Inulin	52, 162
Gerbstoffe	53, 167	Invertzucker	161
Gewebe	150	Jahresring	146
Gewebe spannung	223	Jod	156
Gewebesysteme	151	Jungparenchym	71
Globoide	43	Kältestarre	247, 254
Glyceride	54, 85, 164	Kali	157, 172
Glycocoll	178	Kalk	158, 172
Glycoside	53, 166	Kampfer	168
Glutencasein	163	Kautschuk	54
Granulose	161	Kern, s. Zellkern.	
Grundgewebe	69, 73	Kernholz	148
Grundgewebshaare	75	Kernkörperchen	21
Grundparenchym	74	Kieselsäure	159
Gummi	162	Kieselskelett	35
Gummigänge	72, 100	Kieselzellen, s. Zwergzellen.	
Haare	81	Kleber	162
Harnstoff	178	Kohlenhydrate	161

Kohlensäure	177	Oxalsaurer Kalk	49
Kohlensäure-Assimilation	184, 229	Pallisadengewebe	114, 115
Kohlenstoff	160	Papillen	81
Kork	87	Parasiten	179
Korkgewebe	86	Parenchym	74
Korksubstanz	37, 187	Parenchymzellen	61
Korkzellen	64	Pectinstoffe	168
Krystalle	48	Periblem	71, 121
Krystalloide	44	Pericambium	144
Krystalloschläuche	100	Periderm	76, 86
Laevulose	161	Peridermzelle	64
Legumin	162	Phellogen	86, 89
Lenticellen	90	Phellogerm	89
Leucin	178	Phelloid	89
Libriformfasern	65, 72	Phlobaphene	168
Lichenin	111	Phloëm	93, 94
Luftgänge	72	Phloridzin	166
Magnesia	158	Phloroglucin	53, 167
Mangan	158, 172	Phosphor	158, 172
Mark	73, 131, 145	Phosphorescenz	235
Markkronen	106, 146	Phototaxis	233
Markscheide	106	Pilzcellulose	34
Markstrahlen	73, 95, 131, 146	Pilzgewebe	107
Meristem	70	Plasmodien	12, 19, 248
Meristemzellen	61	Plasmolyse	222
Mesophyll	74, 115	Plerom	71, 121
Mestomstränge	93	Polymorphie der Zellen	15, 73, 77
Milchsaft	67	Primäre Membran	22
Milchsaftbehälter	101	Primärhaut, gemeinsame	23
Milchsaftgänge	67, 101	Primordialschlauch	17
Milchsaftgefäße	67, 102	Procambium	94
Milchzellen	67, 101	Propionsäure	165
Mineralbestandtheile	156	Proteinkörner	43
Mittellamelle	22	Proteinkörper, s. Eiweisskörper.	
Mittlerinde	150	Protoplasma	13, 17, 246
Mutterzelle	54	Ranken	245
Myronsäure	167	Raphiden	50
Myxamöben	12, 248	Reifholz	148
Nährstoffe	171, 174	Reizbewegungen	249
Natron	157	Reservesubstanzen	43, 161
Netzgefäße	66	Rinde	73, 131, 145, 149
nucleus, s. Zellkern.		Ringgefäße	23, 66
Nutation	224, 249	Rohrzucker	161
Oberhaut	76, 85	Saccharose	161
Oberhautzellen	63	Saftstrom	213
Oel	164	Salpetersäure	173, 178
Oelgänge	72, 99	Saponin	166
Oxalsäure	165	Saprophyten	180

Sauerstoff	177	Tüpfel	23
Säuren, organische	52, 165	Turgor	198
Scheinparenchym	108	Tyrosin	178
Scheitelzelle	110, 121	Urmeristem	70
Schichtung	26	Vacuolen	18, 20
Schleimbehälter	100	Variationsbewegungen	249, 255
Schliesszellen	78	Verdickungsring	128, 134, 145
Schraubengefäße	23, 66	Verdickungsschichten	23
Schuppen	82	Verholzung, s. Holzsubstanz.	
Schutzscheiden, s. Gefäßbündelscheiden.		Verkorkung, s. Suberin.	
Schwärmsporen	20, 232, 248	Vielzellbildung	60
Schwefel	159	Vollzellbildung	59
Schwefelsäure	158, 172	Vorsprungsbildungen	25
Secretbehälter	98	Wachsthum	216
Secretionsorgane	98	Wachsthumsbewegungen	249
Siebröhren	67, 216	Wachsüberzüge	84
Siebröhrenstränge	93	Wärmeeinfluss	236
Sklerenchym	62, 73	Wärmeleitung	239
Spaltöffnungen	78, 103	Wärmestarre	247, 254
Sphärokrystalle	52	Warzen	25, 83
Spiralgefäße, s. Schraubengefäße.		Wassergewebe	104, 117
Splintholz	148	Wasserspaltöffnungen	81
Stärke	39	Wasserstrom	213
Stärkekörner	39	Weinsäure	165
Stärkemehl, s. Stärke.		Wundkork	92
Stacheln	25, 83	Wurzelhaare	85
Stickstoff	177	Wurzelhaube	139, 140
Stranggewebe	69, 92	Wurzeldruck	200
Streifung	26	Wurzelkraft, s. Wurzeldruck.	
Stomata	78	Xanthophyll	46, 168, 170
Suberin	187	Xylem	93, 95
Symbiose	111	Zellbildung, freie	57
Tannin	167	Zellcolonie	68
tela contexta	108	Zellen	10
Terpene	167	Zellfusion	69
Terpentin	167	Zellhaut, s. Zellmembran.	
Thyllen	66	Zellkern	13, 21
Tochterzellen	54	Zellmembran	13, 22
Transpiration	201	Zellsaft	18, 51
Traube's anorganische Zellen 33, 222		Zellstoff, s. Cellulose.	
Tracheen, s. Holzgefäße.		Zelltheilung	55
Tracheiden	65	Zellverschmelzung	58
Traubenzucker, s. Dextrose.		Zoosporen, s. Schwärmsporen.	
Trichome	83	Zucker	161
Trimethylamin	166	Zwergzellen	78

