BIBLIOTEKA
MUZEUM SLĄSKIEGO
100.97
III | 3

DIE KULTUR DER GEGENWART
HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

# ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

## I: BOTANISCHER TEIL

VERLAG VON B. G. TEUBNER IN LEIPZIG UND BERLIN

# DIE KULTUR DER GEGENWART

## IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

### HERAUSGEGEBEN VON PROF. PAUL HINNEBERG

In 4 Teilen. Lex.-8. Jeder Teil in inhaltlich vollständig in sich abgeschlossenen und einzeln käuflichen Bänden (Abteilungen). Geheftet und in Leinwand gebunden. In Halbfranz gebunden jeder Band M. 2.— mehr.

Die „Kultur der Gegenwart" soll eine systematisch aufgebaute, geschichtlich begründete Gesamtdarstellung unserer heutigen Kultur darbieten, indem sie die Fundamentalergebnisse der einzelnen Kulturgebiete nach ihrer Bedeutung für die gesamte Kultur der Gegenwart und für deren Weiterentwicklung in großen Zügen zur Darstellung bringt. Das Werk vereinigt eine Zahl erster Namen aus allen Gebieten der Wissenschaft und Praxis und bietet Darstellungen der einzelnen Gebiete jeweils aus der Feder des dazu Berufensten in gemeinverständlicher, künstlerisch gewählter Sprache auf knappstem Raume.

Seine Majestät der Kaiser hat die Widmung des Werkes Allergnädigst anzunehmen geruht.

Prospekthefte werden den Interessenten unentgeltlich vom Verlag B. G. Teubner in Leipzig, Poststr. 3, zugesandt.

### I. Teil. Die geisteswissenschaftlichen Kulturgebiete. 1. Hälfte. Religion und Philosophie, Literatur, Musik und Kunst (mit vorangehender Einleitung zu dem Gesamtwerk). [14 Bände.]

(* erschienen.)

*Die allgemeinen Grundlagen der Kultur der Gegenwart. (I, 1.) 2. Aufl. [XIV u. 716 S.] 1912. M. 18.—, M. 20.—

Die Aufgaben und Methoden der Geisteswissenschaften. (I, 2.)

*Die Religionen des Orients und die altgerman. Religion. (I, 3, 1.) 2. Aufl. 1913. [X u. 287 S.] M. 8.—, M. 10.—

Die Religionen des klassisch. Altertums. (I, 3, 2.)

*Geschichte der christlichen Religion. Mit Einleitg.: Die israelitisch-jüdische Religion. (I, 4, 1.) 2. Aufl. [X u. 792 S.] 1909. M. 18.—, M. 20.—

*Systematische christliche Religion. (I, 4, 2.) 2., verb. Aufl. [VIII u. 279 S.] 1909. M. 6.60, M. 8.—

*Allgemeine Geschichte der Philosophie. (I, 5.) 2. Auflage. 1913. [X u. 620 S.] M. 14.—, M. 16.—

*Systematische Philosophie. (I, 6.) 2. Auflage. [X u. 435 S.] 1908. M. 10.—, M. 12.—

*Die orientalischen Literaturen. (I, 7.) [IX u. 419 S.] 1906. M. 10.—, M. 12.—

*Die griechische und lateinische Literatur und Sprache. (I, 8.) 3. Auflage. [VIII u. 582 S.] 1912. M. 12.—, M. 14.—

*Die osteuropäischen Literaturen und die slawischen Sprachen. (I, 9.) [VIII u. 396 S.] 1908. M. 10.—, M. 12.—

Die deutsche Literatur und Sprache. (I, 10.)

*Die romanischen Literaturen und Sprachen. Mit Einschluß des Keltischen. (I, 11, 1.) [VIII u. 499 S.] 1908. M. 12.—, M. 14.—

Englische Literatur und Sprache, skandinavische Literatur und allgemeine Literaturwissenschaft. (I, 11, 2.)

Die Musik. (I, 12.)

Die orientalische Kunst. Die europäische Kunst des Altertums. (I, 13.)

Die europäische Kunst des Mittelalters und der Neuzeit. Allgemeine Kunstwissenschaft. (I, 14.)

### II. Teil. Die geisteswissenschaftlichen Kulturgebiete. 2. Hälfte. Staat und Gesellschaft, Recht und Wirtschaft. [10 Bände.]

(* erschienen.)

Völker-, Länder- und Staatenkunde. (II, 1.)

*Allg. Verfassungs- u. Verwaltungsgeschichte. (II, 2, 1.) [VIII u. 375 S.] 1911. M. 10.—, M. 12.—

Staat und Gesellschaft des Orients von den Anfängen bis zur Gegenwart. (II, 3.) Erscheint 1913.

*Staat und Gesellschaft der Griechen u. Römer. (II, 4, 1.) [VI u. 280 S.] 1910. M. 8.—, M. 10.—

Staat und Gesellschaft Europas im Altertum und Mittelalter. (II, 4, 2.)

*Staat u. Gesellschaft d. neueren Zeit (b. z. Franz. Revolution). (II, 5, 1.) [VI u. 349 S.] 1908. M. 9.—, M. 11.—

Staat und Gesellschaft der neuesten Zeit (vom Beginn der Französischen Revolution). (II, 5, 2.)

System der Staats- und Gesellschaftswissenschaften. (II, 6.)

Allgemeine Rechtsgeschichte mit Geschichte der Rechtswissenschaft. (II, 7, 1.) Erscheint 1913.

*Systematische Rechtswissenschaft. (II, 8.) 2. Aufl. 1913. [U. d. Presse.] ca. M. 14.—, M. 16.—

Allgemeine Wirtschaftsgeschichte mit Geschichte der Volkswirtschaftslehre. (II, 9.)

*Allgemeine Volkswirtschaftslehre. (II, 10, 1.) 2. Aufl. 1913. [U. d. Presse.] ca. M. 7.—, M. 9.—

Spezielle Volkswirtschaftslehre. (II, 10, 2.)

System der Staats- und Gemeindewirtschaftslehre (Finanzwissenschaft). (II, 10, 3.)

## III. Teil. Die mathematischen, naturwissenschaftlichen und medizinischen Kulturgebiete. [19 Bände.]

(* erschienen: I, 1. III, 2. IV, 2; † unter der Presse: I, 2. III, 1. III, 3. IV, 1. IV, 4. VII, 1.)

*I. Abt. **Die math. Wissenschaften.** (1 Band.) Abteilungsleiter und Bandredakteur: F. Klein. Zunächst bearbeitet von P. Stäckel, H. E. Timerding, A. Voß, H. G. Zeuthen. 1. Lieferung. [IV u. 95 S.] Lex.-8. 1912. Geh. M. 3.—

II. Abt. **Die Vorgeschichte der modernen Naturwissenschaften u. d. Medizin.** (1 Band.) Bandredakteure: J. Ilberg und K. Sudhoff. Bearb. von F. Boll, S. Günther, I. L. Heiberg, M. Hoefler, J. Ilberg, E. Seidel, H. Stadler, K. Sudhoff, E. Wiedemann u. a.

III. Abt. **Anorgan. Naturwissenschaften.** Abteilungsleiter: E. Lecher.

†Band 1. **Physik.** Bandredakteur: E. Warburg. Bearb. von F. Auerbach, F. Braun, E. Dorn, A. Einstein, J. Elster, F. Exner, R. Gans, E. Gehrcke, H. Geitel, E. Gumlich, F. Hasenöhrl, F. Henning, L. Holborn, W. Jäger, W. Kaufmann, E. Lecher, H. A. Lorentz, O. Lummer, St. Meyer, M. Planck, O. Reichenheim, F. Richarz, H. Rubens, E. v. Schweidler, H. Starke, W. Voigt, E. Warburg, E. Wiechert, M. Wien, W. Wien, O. Wiener, P. Zeeman.

*Band 2. **Chemie. Allgemeine Kristallographie und Mineralogie.** Bandredakteur: Fr. Rinne. Bearbeitet von K. Engler, H. Immendorf, †O. Kellner, A. Kossel, M. Le Blanc, R. Luther, E. v. Meyer, W. Nernst, Fr. Rinne, O. Wallach, O. N. Witt, L. Wöhler.

†Band 3. **Astronomie.** Bandredakteur: J. Hartmann. Bearbeitet von L. Ambronn, F. Boll, A. v. Flotow, F. K. Ginzel, K. Graff, J. Hartmann, J. v. Hepperger, H. Kobold, E. Pringsheim, F. W. Risteupart.

Band 4. **Geonomie.** Bandredakteure: † I. B. Messerschmitt und H. Benndorf. Mit einer Einleitung von F. R. Helmert. Bearbeitet von H. Benndorf, † G. H. Darwin, † H. Ebert, O. Eggert, S. Finsterwalder, E. Kohlschütter u. a.

Band 5. **Geologie (einschließlich Petrographie).** Bandredakteur: A. Rothpletz. Bearbeitet von A. Bergeat, E. v. Koken, J. Königsberger, A. Rothpletz.

Band 6. **Physiogeographie.** Bandredakteur: E. Brückner. 1. Hälfte: Allgemeine Physiogeographie. Bearbeitet von E. Brückner, S. Finsterwalder, J. von Hann, † O. Krümmel, A. Merz, E. Oberhummer u. a. 2. Hälfte: Spezielle Physiogeographie. Bearbeitet von E. Brückner, W. M. Davis u. a.

IV. Abt. **Organische Naturwissenschaften.** Abteilungsleiter: R. von Wettstein.

†Band 1. **Allgemeine Biologie.** Bandredakteure: C. Chun und W. L. Johannsen. Bearbeitet von E. Baur, P. Claußen, A. Fischel, E. Godlewski, W. L. Johannsen, E. Laqueur, B. Lidforss, W. Ostwald, O. Porsch, H. Przibram, E. Rádl, W. Roux, W. Schleip, H. Spemann, O. zur Straßen, R. von Wettstein.

*Band 2. **Zellen- und Gewebelehre, Morphologie u. Entwicklungsgeschichte.** 1. **Botanischer Teil.** Bandredakteur: † E. Strasburger. Bearbeitet von W. Benecke und † E. Strasburger. 2. **Zoologischer Teil.** Bandredakteur: O. Hertwig. Bearb. von E. Gaupp, K. Heider, O. Hertwig, R. Hertwig, F. Keibel, H. Poll.

Band 3. **Physiologie und Ökologie.** Bandredakteure: M. Rubner und G. Haberlandt. Bearbeitet von E. Baur, Fr. Czapek, H. von Guttenberg u. a.

†Band 4. **Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie.** Bandredakteure: R. Hertwig und R. v. Wettstein. Bearbeitet von O. Abel, I. E. V. Boas, A. Brauer, A. Engler, K. Heider, R. Hertwig, W. J. Jongmans, L. Plate, R. v. Wettstein.

V. Abt. **Anthropologie einschl. naturwissenschaftl. Ethnographie.** (1 Bd.) Bandredakteur: G. Schwalbe. Bearb. von E. Fischer, R. F. Graebner, M. Hoernes, Th. Mollison, A. Ploetz, G. Schwalbe.

VI. Abt. **Die medizin. Wissenschaften.** Abteilungsleiter: Fr. von Müller.

Band 1. **Die Geschichte der modernen Medizin.** Bandredakteur: K. Sudhoff. Bearb. von M. Neuburger, K. Sudhoff u. a. **Die Lehre von den Krankheiten.** Bandredakteur: W. His. Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 2. **Die medizinischen Spezialfächer.** Bandredakteur: Fr. v. Müller. Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 3. **Beziehungen d. Medizin zum Volkswohl.** Bandredakteur: M. v. Gruber. Mitarb. noch unbestimmt.

VII. Abt. **Naturphilosophie u. Psychologie.**

†Band 1. **Naturphilosophie.** Bandredakteur: C. Stumpf. Bearbeitet von E. Becher.

Band 2. **Psychologie.** Bandredakteur: C. Stumpf. Bearbeitet von C. L. Morgan und C. Stumpf.

VIII. Abt. **Organisation der Forschung u. des Unterrichts.** (1 Band.) Bandredakteur: A. Gutzmer.

## IV. Teil. Die technischen Kulturgebiete. [18 Bände.]

Abteilungsleiter: W. von Dyck, O. Kammerer. (* erschienen: Band 12.)

Band 1. **Vorgeschichte der Technik.** Bandredakteur und Bearbeiter: C. Matschoß.

Band 2. **Verwertung der Naturkräfte zur Gewinnung mechanischer Energie.** Bandredakteur: M. Schröter. Bearbeitet von H. Bunte, R. Escher, K. v. Linde, W. Lynen, R. Schöttler, M. Schröter.

Band 3. **Umwandlung und Verteilung der Energie.** Bandredakteur: M. Schröter. Bearbeitet von F. Schäfer, A. Schwaiger u. a.

Band 4. **Bergbau und Hüttenwesen.** (Stoffgewinnung auf anorganischem Wege.) I. Teil. Bergbau. Bandredakteur: W. Bornhardt. Bearbeitet von H. E. Böker, G. Franke, Fr. Herbst, M. Krahmann, M. Reuß, O. Stegemann. — II. Teil. Hüttenwesen. Bandredakteur und Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 5. **Land- und Forstwirtschaft.** (Stoffgewinnung auf organischem Wege.) I. Teil. Landwirtschaft. Bandredakteur und Mitarbeiter noch unbestimmt. — II. Teil. Forstwirtschaft. Bandredakteure und Bearbeiter: R. Beck und H. Martin.

Band 6. **Mechanische Technologie.** (Stoffbearbeitung auf maschinentechnischem Wege.) Bandredakteure: E. Pfuhl und A. Wallichs. Bearbeitet von P. v. Denffer, Fr. Hülle, O. Johannsen, E. Pfuhl, M. Rudeloff, A. Wallichs.

Band 7. **Chemische Technologie.** (Stoffbearbeitung auf chemisch-technischem Wege.) Bandredakteur und Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 8 und 9. **Siedelungen.** Bandredakteure: W. Franz und C. Hocheder. Bearbeitet von H. E. von Berlepsch-Valendas, W. Bertsch, K. Diestel, M. Dülfer, Th. Fischer, H. Grässel, C. Hocheder, R. Rehlen, R. Schachner, H. v. Schmidt.

Band 10 und 11. **Verkehrswesen.** Bandredakteur: O. Kammerer. Mitarbeiter noch unbestimmt.

*Band 12. **Technik des Kriegswesens.** Bandredakteur: M. Schwarte. Bearbeitet von K. Becker, O. v. Eberhard, L. Glatzel, A. Kersting, O. Kretschmer, O. Poppenberg, J. Schroeter, M. Schwarte, W. Schwinning. Mit Abbildungen. [X, 886 S.] Lex.-8. 1913. Geh. *M* 24.—, geb. *M* 26.—

Band 13. **Die technischen Mittel des geistigen Verkehrs.** Bandredakteur: A. Miethe. Bearbeitet von A. Miethe, E. Goldberg u. a.

Band 14. **Die technischen Mittel der Beobachtung und Messung.** Bandredakteur: A. Miethe. Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 15. **Entwicklungslinien der Technik im 19. Jahrhundert.** Bandredakteur: W. v. Dyck. Mitarbeiter noch unbestimmt.

Band 16. **Organisation der Forschung. Unterricht.** Bandredakteur: W. v. Dyck. Mitarb. noch unbestimmt.

Band 17. **Die Stellung d. Technik zu den anderen Kulturgebieten. I.** Bandredakteur: W. v. Dyck. Bearbeitet von Fr. Gottl von Ottlilienfeld u. a.

Band 18. **Die Stellung der Technik zu den anderen Kulturgebieten. II.** Bandredakteur: W. v. Dyck. Bearb. von H. Herkner, C. Hocheder u. a.

DIE

# KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

## MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG

## ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R. v. WETTSTEIN

ZWEITER BAND

## ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UNTER REDAKTION VON † E. STRASBURGER UND O. HERTWIG

DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1913

L. B. 521, 19.

# ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UNTER REDAKTION VON † E. STRASBURGER UND O. HERTWIG
BEARBEITET VON † E. STRASBURGER · W. BENECKE · R. HERTWIG
H. POLL · O. HERTWIG · K. HEIDER · F. KEIBEL · E. GAUPP

Bibliothek des Königl. Landwirtschaftl. Hochschule

## I: BOTANISCHER TEIL

UNTER REDAKTION VON † E. STRASBURGER BEARBEITET
VON † E. STRASBURGER UND W. BENECKE

MIT 135 ABBILDUNGEN IM TEXT

DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1913




10097
III
- 3.

Pr. - III
13957

COPYRIGHT 1913 BY B.G. TEUBNER IN LEIPZIG

ALLE RECHTE, EINSCHLIESSLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN

# VORWORT.

Als die Aufgabe an mich herantrat, das Programm für die Behandlung der Biologie in der „Kultur der Gegenwart“ zu entwerfen, ergab sich eine Schwierigkeit. Einerseits hat die notwendige Arbeitsteilung und Spezialisierung zu einer so weitgehenden Selbständigkeit der beiden Zweige der Biologie, der Botanik und Zoologie, geführt, daß eine einheitliche Darstellung des Tatsachenmateriales unmöglich erschien. Anderseits haben die beiden Schwesterwissenschaften gerade in neuester Zeit soviel übereinstimmende Resultate geliefert, daß es als eine dankbare Aufgabe begrüßt werden mußte, den Versuch zu unternehmen, dieses Gemeinsame zusammenfassend eine allgemeine Schilderung des Lebens zu geben.

Das Programm, welches den vier Bänden der „Kultur der Gegenwart“, in denen die gesamte organische Naturwissenschaft ihre Bearbeitung findet, zugrunde liegt, trachtet beiden Gesichtspunkten Rechnung zu tragen. Der erste Band, welcher seinem Abschluß nahe ist, wird nach einer Darstellung der Geschichte der modernen Biologie, nach der Besprechung ihrer Methoden und Arbeitsrichtungen in Kürze zu schildern versuchen, in welchen Erscheinungen das Leben sich überhaupt äußert und was wir über das Leben im allgemeinen wissen; er wird in diesem Sinne einen kurzen Abriß der allgemeinen Biologie bringen. In den drei übrigen Bänden wird die getrennte Behandlung der Pflanze und des Tieres mit ihren Lebenserscheinungen stärker hervortreten. Dies gilt namentlich von dem nunmehr vorliegenden II. Bande, dessen Aufgabe die Besprechung der Zellen- und Gewebelehre, der Morphologie und Entwicklungslehre ist, so daß hier auch eine äußerliche Trennung des Bandes in zwei Teilbände vorgenommen wurde. Schon die verschiedene botanische und zoologische Terminologie ließ eine solche Zweiteilung wünschenswert erscheinen, dazu kam noch der Umstand, daß gerade in der morphologischen Gestaltung sich der Unterschied des tierischen Lebens vom pflanzlichen Leben ausprägt.

An die morphologischen Darlegungen des II. Bandes wird sich die Behandlung der Physiologie und Ökologie im III., die Besprechung der Ergebnisse der Abstammungslehre, der Systematik, Biogeographie und Paläontologie im IV. Bande anschließen. Insofern, als der II. Band das morphologische Tatsachenmaterial darstellt, welches der Inhalt der übrigen Bände verwertet, erscheint es motiviert, wenn im Erscheinen dieser Band den übrigen vorauseilt.

In die Redaktion des II. Bandes haben sich die Herren E. Strasburger in Bonn und O. Hertwig in Berlin geteilt. E. Strasburger übernahm den botanischen Teil, für den er auch die Abfassung des Artikels über die „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre“ selbst besorgte. Das Schicksal gönnte ihm nicht, das Erscheinen des Bandes zu erleben. Zwei Tage nach der Einsendung des Manuskriptes des von ihm übernommenen Abschnittes ereilte ihn der Tod. So stellt der erwähnte Abschnitt die letzte Arbeit dieses hervorragenden Meisters der Botanik dar. Ein merkwürdiger Zufall fügte es, daß gerade diese letzte Arbeit ihm Gelegenheit bot, seine Gesamtauffassung über die pflanzliche Gestaltung zusammenhängend darzustellen, und es wird auch für den Fachmann von besonderem Reize sein, zu sehen, wie eine ungeheure Summe von Einzeleindrücken sich in dem Geiste eines Mannes wie Strasburger zu einem Gesamtbilde vereinigte.

Nach dem Hinscheiden Strasburgers übernahm der Gefertigte die Fortführung der Redaktion des botanischen Teiles.

Es obliegt ihm die angenehme Aufgabe, allen jenen zu danken, welche ihn bei dieser Aufgabe unterstützten, den Herren Prof. Dr. W. Benecke und Dr. Clemens Müller, Bonn, welche die Korrekturen des Strasburgerschen Artikels übernahmen, und Herrn Privatdozenten Dr. E. Janchen, der die Ausarbeitung des Namen- und Sachregisters besorgte.

Die größten Verdienste um das Zustandekommen der ganzen, die organischen Naturwissenschaften behandelnden Abteilung erwarben sich die wissenschaftlichen Mitarbeiter des Verlages, die Herren Dr. C. Thesing und Dr. A. Günthart. Es ist mir ein Bedürfnis, ihrer sachlichen und unermüdlichen Hilfe in dem Momente zu gedenken, in welchem der erste Band dieser Abteilung der Öffentlichkeit übergeben wird.

Wien, im Februar 1913.

R. v. WETTSTEIN.

# INHALTSVERZEICHNIS.


Seite

PFLANZLICHE ZELLEN- UND GEWEBELEHRE . . . . . 1—174
Von E. STRASBURGER.

MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNG DER PFLANZEN 175—327
Von W. BENECKE.

REGISTER . . . . . 328—338
Von E. JANCHEN.

# PFLANZLICHE ZELLEN- UND GEWEBELEHRE.

VON

EDUARD STRASBURGER.

Die Grenzen des Pflanzenreichs.

Den grünen Anflug, der eine feuchte Baumrinde deckt, die grünen Fäden, die im Wasser eines Teiches fluten, die Kräuter einer Wiese, die Bäume eines Waldes erkennt auch der Laie als Pflanzen an. Ist er sich dessen bewußt, was ihn bewogen hat, diese untereinander so verschiedenen Wesen in derselben Bezeichnung zu vereinigen? Möglicherweise war es in allen diesen Fällen die grüne Farbe, die seine Schlußfolgerung beeinflußte. Auch mag er mit dem Begriff eines Tieres die Vorstellung freier Ortsveränderung verbinden, die er hier vermißte. Aus dem gleichen Grunde sind ihm auch die Pilze Pflanzen, ungeachtet das Grün auf sie nicht paßt. Dafür vermißt er auch bei ihnen Öffnungen zur Aufnahme fester Nahrung, die ihm für das Tier bezeichnend erscheinen.

Alle üblichen Vorstellungen von Tier und Pflanze werden aber bei dem Uneingeweihten versagen, wenn er im Schatten eines Waldes, zwischen totem Laub oder auf moderndem Holz, ein schleimiges Netzwerk, oft von auffälliger Färbung, erblickt, das, wenn auch nur träge, seine Gestalt verändert und auf der Unterlage fortkriecht, also unter allen Umständen ein lebendes Wesen sein muß. Ein Sachkundiger könnte hier zu Hilfe kommen und die Aufklärung geben, daß dieser zähflüssiger Körper einen bestimmten Entwicklungszustand der Schleimpilze oder Myxomyceten darstelle. Seine Fähigkeit, von Ort zu Ort zu wandern, habe freilich auch manchen Forschern so imponiert, daß sie es vorzogen, diese Organismen nicht weiter als Schleimpilze, sondern als Schleimtiere oder Mycetozoen zu bezeichnen. Heute reihe man sie, ihren sonstigen Beziehungen nach, ganz allgemein dem Pflanzenreich an.

An den Grenzen der beiden organischen Reiche verwischen sich eben die Unterschiede; dort liegen die gemeinsamen Ausgangspunkte des Lebens. Erst nach und nach, im Laufe der fortschreitenden Entwicklung, welche die lebenden Wesen durchgemacht haben, um von der einfacheren zur zusammengesetzteren Organisation zu gelangen, und die seit Ernst Haeckel ihre Phylogenie heißt, markierten sich immer stärker die Unterschiede und prägten sich jene Merkmale aus, die man als tierische oder pflanzliche aufzufassen pflegt.

Der zellige Bau.

Ob wir aber den grünen Anflug einer feuchten Rinde, die grünen Fäden eines Tümpels, oder zarte Schnitte durch höher organisierte Pflanzen bei hinreichend starker Vergrößerung untersuchen, stets treten uns bestimmte Einheiten in ihrem Aufbau entgegen, die wir als Zellen bezeichnen.

Dieser Name: Zelle, Cellula, reicht auf das Jahr 1667 zurück, auf die erste Betrachtung von Pflanzenteilen mit solchen Vergrößerungsgläsern, die eine,

wenn auch noch so unvollkommene Unterscheidung innerer Strukturen in ihnen zuließen. Was der englische Mikrograph Robert Hooke*, der Schöpfer dieses Namens, damals in seinen Objekten zu sehen bekam, waren Hohlräume, die er mit den Zellen der Bienenwaben verglich und daher wie jene als Zellen bezeichnete. Wir wissen heute, daß es nur die Wände von Zellen waren, die er sah. Und es dauerte bis in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts hinein, bevor erkannt wurde, daß die Substanz, an welche die Lebensvorgänge gebunden sind, in solchen Hohlräumen bei den Pflanzen erst eingeschlossen ist. Diese Substanz entspricht ihrer Natur nach jener zähflüssigen Masse, mit der wir zuvor bei den Schleimpilzen bekannt wurden. Sie trat uns dort als selbständiges Wesen entgegen; in jeder höher organisierten Pflanze füllt sie jene Hohlräume aus, die Robert Hooke Zellen nannte und ist dementsprechend in ebenso viele Elementargebilde zerlegt. Sie macht in Wirklichkeit das Wesen der organischen Zelle aus, sie ist es, mit der wir heute diesen Begriff verbinden.

Das Protoplasma.

Diese Substanz hat durch Hugo von Mohl*, zuerst bei Pflanzen, den Namen Protoplasma erhalten, welcher Name dann auf das ganze organische Reich ausgedehnt wurde, um überall die Trägerin des Lebens zu bezeichnen. Der protoplasmatische Leib jeder Zelle heißt in Verbindung damit Protoplast.

Die Phylogenie der beiden organischen Reiche.

Die nackte Protoplasmamasse, die uns bei den Schleimpilzen entgegentrat, stellt ein Plasmodium dar. Es ist eine „Amöbe", wie solche an den Grenzen der beiden organischen Reiche verbreitet sind. Bei den Schleimpilzen geht aus dieser Amöbe, wenn sie einen bestimmten Entwicklungszustand erreicht hat, ein Fruchtkörper hervor, der oft sehr zierlich gestaltet ist und je nach der

Bewegung.

Spezies, die er vertritt, verschiedenen Bau zeigt. Das Plasmodium verändert, wie andre Amöben, fortdauernd seine Gestalt. Hier wölbt es die Masse seines Körpers vor, hier zieht es sie ein, und so führt es auch seine kriechenden Bewegungen auf der Unterlage aus. Solche Formänderung des Körpers und solche Bewegungsart ist aber auf die untersten Abteilungen des organischen Reiches beschränkt. Weiterhin wird der Körper, auch der noch einzelligen, nur einen einzigen Protoplasten darstellenden Wesen, starrer und, um von der Stelle zu kommen, bilden diese an ihrer Oberfläche feine protoplasmatische Fortsätze aus, die als Geißeln oder Zilien das umgebende Wasser schlagen. Diese Bewegungsart hat sich für die als Schwärmsporen bekannten, ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen der Algen und bestimmter Pilze im Pflanzenreich noch längere Zeit erhalten, zudem blieb sie bei Tieren und bis in die höher organisierten Abteilungen der Pflanzen hinein, das Lokomotionsmittel der männlichen Geschlechtsprodukte, der Spermatozoen, während die weiblichen Geschlechtsprodukte, die Eier, in beiden Reichen frühzeitig unbeweglich wurden. Diese durch Geißeln vermittelte Bewegung kann nur in einem flüssigen Medium erfolgen, während andererseits zum Kriechen stets eine feste Unterlage erforderlich ist.

Umhüllung der Protoplasten mit einer Membran.

Im weiteren Verlauf der phylogenetischen Ausgestaltung umhüllten sich die einzelligen, nackten Protoplasten in einzelnen Entwicklungsreihen mit einer von der Substanz ihres Körpers chemisch verschiedenen, starren Membran,

und das war der Weg, der zur Ausbildung des Pflanzenreichs führte. Zunächst versuchten es auch noch die so umhüllten Protoplasten, sich die freie Beweglichkeit im umgebenden Wasser zu wahren, indem sie Geißeln durch feine Öffnungen ihrer Haut nach außen vorstreckten. Manche Vertreter der als Pflanzen geltenden Diatomeen sparten zu gleichem Zweck enge Spalten in ihrer verkieselten Zellhaut aus, durch welche ihr Protoplast als schmaler Saum die Oberfläche erreichen konnte. Doch blieben solche Bewegungseinrichtungen beschränkt auf die einzelligen Wesen, fanden allenfalls noch Anwendung auf Kolonien nackter, von einer gemeinschaftlicher Membran umgebener Zellen, aus der diese ihre Geißeln hervorstrecken. Das kann man sehen bei dem einst so bewunderten „Kugeltierchen"*, *Volvox globator*, das grün gefärbt ist und tatsächlich zu den Algen gehört und einst für ein Tier nur deshalb gehalten wurde, weil es sich frei im Wasser umhertummelt. Es stellt eine dem bloßen Auge eben noch sichtbare, sandkorngroße Kugel dar, an deren Wandung sich eine Schicht grüner Protoplasten befindet, die je zwei Geißeln nach außen entsenden. Im Innern ist diese Kugel mit Wasser erfüllt. Wunderbar erschien sie einst den Forschern, weil sie ihnen oft das Schauspiel ineinandergeschachtelter Generationen darbot. Dieses Wesen pflanzt sich nämlich auf ungeschlechtlichem Wege dadurch fort, daß einzelne seiner Protoplasten in Teilung eintreten und neuen Kugeln den Ursprung geben, die sich von der Außenwandung loslösen, um ihre drehenden Bewegungen im Hohlraum der Mutter auszuführen. In ihnen kann sich der Vorgang wiederholen, so daß man dann drei Generationen dieses Wesens vereinigt sieht. Die Töchter und Enkelinnen werden erst frei, wenn die Wand ihrer Erzeugerinnen Risse erhält. — Mehrzellige Organismen mit umhüllten Protoplasten können zunächst noch frei geblieben sein, um mit Hilfe von Krümmungen, die ihr Körper ausführt, sich kriechend fortzubewegen, oder sich auch nur noch passiv durch Wasserströmungen von einer Stelle zur andern befördern zu lassen. Das geschieht im allgemeinen aber so lange nur, wie sie aus völlig gleichwertigen Zellen bestehen. Ein derartiger Fall liegt bei solchen unserer Süßwasseralgen vor, deren Fäden miteinander verfilzt frei im Wasser schweben. — Alle pflanzlichen Wesen, die es soweit brachten, daß ein Unterschied von Scheitel und Basis bei ihnen besteht, sitzen an ihrer Basis fest, haben somit die ursprüngliche, freie Lebensweise, die einst allen Wesen eigen war, aufgegeben, um die spezifisch pflanzliche anzunehmen. So lange sie untergetaucht lebende Wasserpflanzen verblieben, befestigten sie sich nur mit Haftorganen an einer erreichbaren Unterlage; als sie zum Landleben übergingen, bildeten sie eine Wurzel aus, die in den Boden eindrang und ihre Lage dort fixierte. Doch was die Pflanzenwelt damit einbüßte, war nicht das Bewegungsvermögen an sich, vielmehr nur die Möglichkeit, den Aufenthaltsort zu wechseln. Im Innern der umhüllten Protoplasten dauert eine mehr oder weniger auffällige Bewegung fort, und auch der Pflanzenkörper als Ganzes führt Bewegungen aus, indem er wächst; er bewegt sich auch, wenn seine schon ausgewachsenen Teile sich krümmen, um eine bestimmte, ihnen zusagende Lage anzunehmen. Die Zellhäute, durch welche die freie

Festsitzende Lebensweise.

Ortsveränderung in der Pflanzenwelt aufgehoben wurde, ermöglichten es ihr andererseits durch mannigfache Krümmungen und Drehungen ihre Glieder in erwünschte Lagen zu bringen und auch etwaigen Hindernissen, auf die sie stießen, auszuweichen. Die Blätter der Robinie sieht man in unseren Gärten sich jeden Abend zum „Schlaf" zusammenlegen und am folgenden Morgen wieder ausbreiten. Ja, selbst die Fähigkeit, auf mechanische Reizung mit einer Bewegung zu antworten, kommt den Pflanzen zu, denn ihre Ranken krümmen sich bei Kontakt, die Staubblätter mancher Blüten verändern Gestalt und Lage, wenn man sie berührt, und die Blätter der Mimosen senken sich dann abwärts am Sproß. Daß die Bewegungsfähigkeit der festsitzenden Pflanzen wenig auffiel, ja, daß sie in früheren Zeiten sogar in Abrede gestellt wurde und unter den Unterscheidungsmerkmalen von Tier und Pflanze figurierte, hing damit zusammen, daß sie für gewöhnlich zu langsam sich vollzieht, um direkt sichtbar zu sein. Rasche Bewegung als Folge mechanischer Reizung, die sich bei Tieren so allgemein einstellt, stellt bei Pflanzen nur eine seltene Ausnahme vor. — Dem Nachteil, der für das Fortpflanzungsgeschäft der Gewächse daraus erwächst, daß sie ihren Aufenthaltsort nicht zu verlassen vermögen, um ihresgleichen aufzusuchen, daß sie ihre Früchte und Samen nicht selber durch die Welt tragen können, wird durch die Art und Weise, wie sie Wind und Wasser für diese Zwecke ausnutzen und die unbewußte Hilfe, die ihnen die Tierwelt dabei bringt, sehr wirksam abgeholfen. Zudem sind die Landpflanzen ihrer größten Mehrzahl nach hermaphrodit, was eine Vereinigung ihrer Geschlechtsprodukte ermöglicht, wenn die äußere Vermittlung versagt.

Ernährung.

Die an ihren Keimungsort gebannte Pflanze war nur existenzfähig, soweit sie sich in solcher Lage ernähren konnte. Diese Eigenschaft mußte sie zuvor schon erlangt haben. Sie gewann sie, indem ein Teil ihres Protoplasma sich in einen Apparat verwandelte, der es vermochte, aus anorganischen Stoffen, die ihm in Luft, Wasser und Erde zur Verfügung standen, organische Stoffe, wie Eiweißkörper und Kohlenhydrate, herzustellen. Die Kraft zu dieser Leistung entnahm sie der Energie des Sonnenlichtes, und sie speicherte diese Energie in den erzeugten, organischen Stoffen auf. Letztere dienen dann einerseits zum Aufbau ihres Körpers, andererseits wird bei der Atmung aus ihnen die aufgespeicherte Energie wieder in Freiheit gesetzt, um die Betriebskräfte des Lebens zu liefern.

Solche fortgeschrittene, an Arbeitsteilung im Protoplasten geknüpfte Fähigkeiten wurden aber erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erlangt. Sie konnten nicht schon jenen Wesen eigen sein, die am Ursprung des Lebens standen. Von dem Lebensbetrieb* solcher Wesen wären wir kaum in der Lage, uns eine Vorstellung zu bilden, hätten nicht die Forschungen aus letzter Zeit uns gelehrt, daß es auch heute noch Organismen niederster Art gibt, die ihre Betriebsenergie nicht dem Sonnenlicht, sondern bestimmten, chemischen Kraftquellen der anorganischen Welt entnehmen. Das vermögen gewisse

Ursprüngliche Ernährungsweise.

Bakterien, indem sie Ammoniak zu salpetriger Säure, oder salpetrige Säure zu Salpetersäure, oder Schwefelwasserstoff zu Schwefelsäure, oder Eisenoxydul zu

Eisenoxyd, oder Methan zu Kohlensäure und Wasser, oder Wasserstoff zu Wasser oxydieren. Sie „verbrennen", um es allgemeinverständlich auszudrücken, diese Substanzen und verwerten die dabei freiwerdende Energie, um mit ihrer Hilfe ihren Lebensbetrieb zu unterhalten. Bei dem „Abbau" aller der von Organismen erzeugten, chemische Energie speichernden Verbindungen, wird genau die gleiche Menge Energie frei, die zu ihrem „Aufbau" verbraucht wurde. Ammoniak und salpetrige Säure, die bestimmten Bakterien als primäre Energiequellen dienen, entstehen, wenn auch nur in sehr geringer Menge, bei elektrischen Entladungen in der Atmosphäre, entstammen bei solchem Ursprung also ganz der unbelebten Natur. Diese ist aber zurzeit arm an solchen oxydierbaren Substanzen. Daher der Zuschuß an organischer Materie, den heute derartige Bakterien unserer Welt liefern, seiner Menge nach kaum mehr in Betracht kommt. Das wird zur Jugendzeit unserer Erde sich anders verhalten haben, als die Atmosphäre selbst reich an oxydierbaren Gasen gewesen sein muß. Unter solchen Bedingungen entwickelte sich aber das erste Leben auf unserem Erdball, und die entstehenden Wesen schöpften zunächst aus dieser reichen Kraftquelle. Erst als diese spärlicher zu fließen begann, kam die Ernährungsweise mit Verwertung der Sonnenenergie auf. Sie wurde zum Monopol jener Wesen, in welchen die grünen Assimilationsapparate zur Ausbildung gelangten. Diesen Wesen, mit bereits ausgeprägt pflanzlichem Charakter, fiel nun die Aufgabe zu, aus Stoffen, die ihnen die unbelebte Natur lieferte, und die an sich noch keinen Energievorrat darstellten, organische Stoffe mit aufgespeicherter Sonnenenergie zu bilden. Das war dann die Nahrung, aus der, so gut wie ausschließlich, die ganze lebende Welt ihren Lebensbetrieb zu decken begann. Denn das Tier vermag nicht wie die grüne Pflanze aus Kohlensäure und Wasser, mit Verwendung von Sonnenenergie, organische Substanz zu bilden. Das Tier wurde in seiner Existenz von jener der Pflanze ganz abhängig. Allein auch in der Pflanze selbst konnten Nährstoffe mit Energievorrat nur in den grünen, d. h. mit Chlorophyllapparat ausgestatteten, hinreichend starkem Lichte zugänglichen Protoplasten entstehen. Ihre übrigen Protoplasten blieben, ganz so wie die Tierwelt, auf die Arbeit der grünen angewiesen. — Übrigens geriet ihrerseits auch die grüne Pflanze in eine gewisse Abhängigkeit von solchen biochemischen Leistungen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu einem besonderen Attribut der Bakterientätigkeit wurden. Denn Bakterien sind es, welche die stickstoffhaltigen Substanzen, die als Stoffwechselprodukte der Tiere und als tote, tierische und pflanzliche Leiber in den Boden gelangen, dort in solche Verbindungen überführen, aus denen die grüne Pflanze heute der Hauptsache nach den zum Aufbau ihrer Lebenssubstanz nötigen Stickstoff schöpft, und bestimmte Bakterien sind es auch, welche den atmosphärischen Stickstoff zu binden und so der grünen Pflanze nutzbar zu machen vermögen. So hat sich im Laufe der Zeit das Ineinandergreifen der biochemischen Arbeit auf unserem Erdball ausgestaltet.

Verwertung des Sonnenlichtes.

Grüne Pflanzen und Bakterien.

Der Lichtbedarf der Pflanze beherrschte in den Hauptzügen die Art ihrer Gestaltung. Immer wieder machte sich das Bestreben bei ihr geltend, den

Gestaltung und Ernährungsweise.

größten Teil ihres Körpers in laubartige Flächen von geringer Dicke auszubreiten. So wurde sie von möglichst vielen Lichtstrahlen getroffen und konnte sie entsprechend ausnutzen. Submers lebende Wasserpflanzen kamen dadurch zugleich mit größeren Wassermassen in Berührung, aus denen sie ihre anorganische Nahrung schöpften. Bei Landpflanzen übernahm die Wurzel die Aufgabe, anorganische Nährlösungen dem umgebenden Erdreich zu entziehen, und auch sie schritt nun ihrerseits dazu, ihre Berührungsflächen mit dem Boden durch reiche Verzweigung möglichst zu vergrößern. — Bei den Wesen, deren Entwicklung die tierischen Bahnen einschlug, mußte hingegen die Ausbildung aller den Ortswechsel erleichternden Apparate gefördert werden, damit sie in den Besitz jener organischen Nahrung gelangen, die sie selbst sich nicht zu bereiten vermögen. Freilich gibt es auch Tiere, sowohl niederer als auch höherer Organisation, die verschiedenen Abteilungen des Tierreichs angehören, welche zum mindesten auf bestimmten Entwicklungszuständen eine ebensolche festsitzende Lebensweise wie die Pflanzen führen. Sie ernähren sich aber wie die sonstigen Tiere von der Substanz anderer Wesen, und da sie diesen nicht nachjagen können, so müssen sie in anderer Weise sie erbeuten. Der Bewegung dienende, freie Gliedmaßen sind bei ihnen unterdrückt, dafür verfügen sie über mannigfache Fangapparate und die Fähigkeit, Wasserströme zu erzeugen, die ihnen die Beute sichern. Solche Ernährungsweise ist aber nur im Wasser möglich, daher es festsitzende Tiere auf dem Lande nicht gibt. Wie lehrreich ist es, daß bei festsitzenden Tieren, im Gegensatz zu freilebenden, sich, wie bei Pflanzen, wieder Hermaphroditismus einzustellen pflegt!

Festsitzende Tiere.

Membranlose Wesen mit amöboidem Körper vermögen außer flüssiger auch feste Nahrung in ihren protoplasmatischen Leib aufzunehmen. Ein Plasmodium, wie wir es bei den Myxomyceten fanden, umfließt allmählich Stärkekörner, die man in seinen Weg streut und verdaut sie dann. Man kann unter dem Mikroskop feststellen, daß solche Stärkekörner im Innern des Plasmodiums langsam gelöst werden und schließlich schwinden. Auch eine kieselschalige Diatomee würde dieses Plasmodium nicht verschmähen, ihren Protoplasten verdauen, die unverdauliche Schale aber dann ausstoßen. Solche Auswurfstoffe bezeichnen auf einer Unterlage, über die ein Plasmodium hinwegkroch, den Weg, den es verfolgt hat. — Nach ihrer Umhüllung mit allseitig abgeschlossenen Membranen hört für pflanzliche Zellen die Möglichkeit auf, feste Körper von außen in ihre Protoplasten aufzunehmen. Es können fortan nur noch solche Stoffe in ihren Zelleib gelangen, denen die Membran den Durchgang nicht verwehrt. Es sind das Stoffe „kristalloider" Natur, d. h. solche, welche mit dem Kristallisationsvermögen auch die Fähigkeit verbinden, echte Lösungen zu bilden, sowie Gase, die sich in dem Wasser lösen, das die Membranen durchtränkt, die somit auch in gelöstem Zustand diese Membranen passieren. Im Gegensatze zu den Kristalloiden vermögen Kolloide, d. h. Stoffe, die nicht kristallisieren, und die keine echten Lösungen bilden, vielmehr nur in feiner Verteilung im Wasser schweben, Membranen nicht zu durchqueren. Auf Lösungen von Gasen und kristalloiden Stoffen bleibt die Pflanze somit bei der Aufnahme anorganischer

Aufnahme fester Nahrung durch Amöben.

Flüssige Nahrung der Pflanzen.

Nahrung aus der unbelebten Natur beschränkt. Es handelt sich dabei um allgemein verbreitete Stoffe, durchaus aber nicht um solche, die am reichlichsten auf unserem Erdballe vertreten sind. Denn nicht alle anorganischen Stoffe verfügen über jene chemischen und physikalischen Eigenschaften, die zur Bildung organischer Körper erforderlich sind. Der geeignetste unter diesen Stoffen, ein Grundstoff, dessen Bestehen den Aufbau der organischen Welt tatsächlich ermöglicht hat, ist der Kohlenstoff, den die Pflanze als Kohlensäure aufnimmt. Der Kohlenstoff bildet demgemäß das wichtigste, anorganische Nahrungsmittel der Pflanze, die ihn aber erst dem sie umgebenden Wasser oder der atmosphärischen Luft entnehmen muß, worin er nur in geringen Bruchteilen von Prozenten vertreten ist. Unter den Stoffen, welche die Membranen der Zellen passieren können, treffen die Protoplasten dann noch eine weitere Auswahl, und nur solche Stoffe, denen auch sie, unter bestimmten Voraussetzungen, den Eingang gewähren, machen in letzter Instanz ihre Nahrung aus. Die anorganischen Nahrungsstoffe der Pflanzen.

Das Vermögen, auch feste Stoffe in das Innere des Körpers aufnehmen zu können, blieb ein Attribut des Tierreichs. Doch änderten sich die Mittel und Wege dieser Aufnahme im Laufe der phylogenetischen Entwicklung. Ein Verschlingen des fremden Körpers durch Umfließen mit Leibessubstanz, wie es das Plasmodium uns zeigte, ist nur bei amöboiden Wesen möglich. Auch einzellige, nackte Wesen mit festerer, bestimmt geformter Oberfläche brauchen bereits vorgebildete Öffnungen, sollen feste Stoffe in ihr Protoplasma gelangen, bzw. dieses wieder verlassen. Bei mehrzelligen Wesen werden besondere Hohlräume zwischen den Protoplasten ausgebildet, in welche die feste Nahrung durch die Mundöffnung gelangt, worauf nicht der aufgenommene, feste Körper selbst, sondern die in ihm enthaltenen, in Lösung versetzten Nahrungsstoffe es sind, die in das Innere der Protoplasten Eingang finden. Die Pflanze, die nur gelösten Stoffen gestattet, in ihren Körper einzudringen und zugleich schon eine Auswahl unter diesen Stoffen trifft, häuft auch unbrauchbare Reste nicht in solcher Masse an, daß sie besondere Öffnungen nötig hätte, um sie zu beseitigen. In der festen Nahrung, die das Tier ohne vorausgehende Sonderung ihrer Bestandteile in seinen Körper aufnimmt, gelangen in diesen aber sehr viele nicht verdauliche Substanzen, die von den verdaulichen getrennt und schließlich aus dem Körper entfernt werden müssen. So bilden sich in den Körpern höher organisierter Tiere immer komplizierter werdende Darmsysteme aus, um die Ausnutzung einer derartigen Nahrung zu ermöglichen. Die Aufnahme der Nahrungsstoffe in die lebendigen Zelleiber erfolgte aber dabei grundsätzlich nicht anders als in pflanzliche Protoplasten, nämlich ebenfalls in gelöster Form und mit Auswahl. Das Tier vermag weder Kohlenhydrate noch Eiweißkörper, diese beiden Grundsubstanzen der organischen Nahrung, aus Stoffen, welche die anorganische Welt liefert, zu erzeugen, es entnimmt sie der Pflanzenkost, oder in konzentrierterer Form der Fleischnahrung, d. h. der Leibessubstanz anderer Tiere, die in letzter Instanz ihren Körper der pflanzlichen Nahrung verdanken. — Wie die Tiere von der Arbeit Die feste Nahrung des Tieres. Organische Nahrung der Tiere.

Ernährung nicht-grüner Pflanzen.

grüner Pflanzen, leben auch solche pflanzliche Organismen, die nicht selber grün gefärbt sind, so die große Abteilung der Pilze, von dieser. Sie brauchen organische Nährstoffe, die sie in gelöster Form durch ihre Membranen in das Innere der Protoplasten aufnehmen. Ihre Ernährung ist vom Lichte unabhängig, wie denn beispielsweise künstliche Champignonkulturen stets im Dunkeln gehalten werden. Die flächenartigen Ausbreitungen für Lichtgenuß fallen bei solchen Pflanzen demgemäß auch fort, hingegen macht sich bei ihnen Oberflächenvergrößerung nach Art von Wurzelverzweigung geltend, sofern als die Ernährungsbedingungen das verlangen, d. h. der Nahrungserwerb dadurch erleichtert wird. Vertreter der obersten Abteilungen des Pflanzenreichs, die sich einer parasitischen Lebensweise anpaßten, büßten zu gleicher Zeit ihren grünen Apparat und ihre Blattflächen ein und leben ähnlich wie die Tiere von

Ungewohnte Ernährungsweise der Tiere.

organischer Substanz. — Anderseits richteten sich gewisse niedere Tiere, wie manche Infusorien und Schwämme, ja, selbst einige Strudelwürmer, auf pflanzliche Lebensweise dadurch ein, daß sie sich mit grünen Pflanzenzellen assoziierten. Statt kleine, grüne Algen einer bestimmten Art, die sie in ihre Protoplasten aufgenommen haben, zu verdauen, lassen sie diese im Lichte für sich arbeiten und entnehmen ihnen die erzeugten organischen Stoffe. Dadurch werden sie einem mit grünem Apparat ausgestatteten Pflanzenkörper physiologisch ähnlich. Manchen Infusorien kann bei solcher Lebensweise die Mundöffnung zuwachsen, so daß sie dann nicht weiter vermögen, feste Nahrung aufzunehmen. Eine ähnliche Folge, doch aus anderen Ursachen, hatte bei den Bandwürmern (*Cestoden*), also Vertretern einer weit höheren Abteilung des Tierreichs, das Leben im Darm anderer Tiere, aus deren Speisebrei sie sich ernähren. Diesem entnehmen sie gelöste Nährstoffe mit den Protoplasten ihrer Haut, in ebensolcher Weise, wie es die den Darm ihres Wirtes auskleidenden Zellen tun. Bei solcher Lebensweise haben die Bandwürmer Mundöffnung und Darm ganz eingebüßt.

Leistungsfähigkeit der Pflanzen durch Membranen herabgesetzt.

Die Zellhäute, mit denen sich die Protoplasten auf ihrer zum Pflanzenreich führenden Bahn umhüllt hatten, mußten ihr Zusammenwirken in den immer vielzelliger werdenden Wesen erschweren. Dadurch blieben naturgemäß die Gesamtleistungen des Pflanzenkörpers in allen durch ein unmittelbares Zusammenwirken der Protoplasten geförderten Funktionen hinter jenen des Tierreichs zurück. Das betraf vor allem die Fortpflanzung der Reize, die im Vergleich nur träge durch die trennenden Wände bei den Pflanzen sich vollziehen konnte. Daher auch die Ausbildung von Sinneszentren zu einer bevorzugten Eigenart der Tiere sich entwickelte. Das hat des weiteren eine mangelhafte Zentralisation des Körpers, auch der höchst organisierten Pflanzen, im Vergleich zu den Tieren, zur Folge gehabt. Ihre Individualität ist weniger ausgeprägt, die einzelnen Teile des Körpers von einander unabhängiger, so daß sie getrennt meist zu selbständiger Weiterentwicklung sich befähigt zeigen.

Körperwärme.

Die innere Temperatur des Pflanzenkörpers gleicht, wenn von nur geringen, zudem schwankenden Abweichungen abgesehen wird, ganz der der Umgebung. Nur bei gewissen, an eng begrenzte Entwicklungsvorgänge geknüpften An-

lässen, wird bei bestimmten Pflanzen durch Steigerung des Atmungsvorgangs die Innenwärme merklich über die Temperatur der angrenzenden Luft gesteigert. Ein ähnliches Verhalten gilt aber der Hauptsache nach auch für das Tierreich, denn nur die Vögel und Säugetiere haben es mit Hilfe der Atmung erreicht, eine höhere, dauernd regulierbare Körperwärme sich zu schaffen, die sie, innerhalb bestimmter Grenzen, von der Temperatur der Umgebung unabhängig macht.

Ontogenie der Pflanzen und Tiere.

Zu einem auffälligen Unterschied zwischen ausgeprägten Tieren und Pflanzen wurde auch die Art ihrer „individuellen Entwicklung", d. h. ihre Ontogenie. Hoch organisierte Tiere schließen mit dem Reifezustand ihre individuelle Entwicklung im wesentlichen ab. Ihre embryonalen Anlagen sind dann aufgebraucht worden, bis auf einen Rest, der bestimmt ist, weiterhin die Geschlechtsprodukte zu liefern, und bis auf etwaige Zellmassen, die im embryonalen Zustande verharren, um für den Ersatz verbrauchter, älterer Gewebe zu sorgen. Das gilt beispielsweise für die tieferen Lagen der „Matrix" bei Fischen, Vögeln und Säugern, die bestimmt ist, ältere Teile der Epidermis, die dauernd abgestoßen werden, zu ersetzen, und in welchen daher fortgesetzte Zellvermehrung stattfindet. Auch bei solchen Tieren, von denen es heißt, daß sie zeitlebens wachsen, wie manche Fische und Schildkröten, ist die individuelle Entwicklung in Wirklichkeit eine begrenzte, und nur die der Fortpflanzung dienende, embryonale Substanz verharrt als solche in ihrem Körper und liefert die Geschlechtsprodukte, die den ununterbrochenen Zusammenhang zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen der betreffenden Art erhalten. Im Gegensatz zu der abgeschlossenen Ontogenie des Tierreichs sehen wir schon in den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs sich eine Entwicklungsart ausbilden, die ihrem Wesen nach unbegrenzt ist. Die embryonalen Anlagen, welche die Entwicklung des Individuums einleiten, fahren als solche fort, die Zahl ihrer Zellen durch Teilung zu vermehren und geben dauernd neue Zellen für den Aufbau des Körpers ab. So schließen die fertigen Teile des Körpers mit embryonalen Vegetationspunkten ab, in welchen die Entwicklung sich fortsetzt. Dort erfolgt auch die Sonderung in vegetative und generative Anlagen, so oft als die Pflanze zur Bildung von Geschlechtsprodukten schreitet.

Tierische Stockbildung.

An die unbegrenzte, pflanzliche Entwicklungsart erinnert jene, die gewisse kolonienbildende Tiere aufweisen. Denn es gibt unter ihnen welche, die es zu Verzweigungssystemen bringen, die den pflanzlichen auffällig ähnlich werden können. Eine solche äußerliche Ähnlichkeit hat einer Klasse von Tieren, die im System meist in der Nähe der Würmer untergebracht werden, den Namen „Moostierchen" oder Bryozoen verschafft. Sie sitzen wie Pflanzen fest ihrer Unterlage an und erheben sich von ihr in Gestalt kleiner Büsche oder Bäumchen. Bei den zu den „Pflanzentieren" oder Cölenteraten gehörenden Korallentieren entstehen, durch dauernde Vermehrung der in gegenseitiger Verbindung bleibenden Einzeltiere, individuenreiche Stöcke, deren mit kohlensaurem Kalk imprägnierte Skelette die Bildung mächtiger Riffe veranlassen können. Doch handelt es sich

im Gegensatze zu den Pflanzen bei diesen kolonienbildenden Tieren nicht um die Weiterentwicklung an fortbestehenden, embryonalen Vegetationspunkten, vielmehr um eine sich fort und fort wiederholende Vermehrung der in der Kolonie vertretenen Einzeltiere durch Teilung oder Knospung. Falls die Vermehrung durch Teilung vor sich gehen soll, nimmt das Muttertier gleichmäßig an Größe zu, um hierauf in zwei Tochtertiere sich zu spalten; gilt es die Bildung einer Knospe, so entsteht am Muttertier durch lokalisiertes Wachstum eine Ausstülpung, die sich zu einem Tochtertier gestaltet.

Aus dieser einleitenden Übersicht gewinnen wir ein Bild, wie es sich etwa zurzeit von den Entwicklungswegen entwerfen läßt, die zur Ausbildung des Tier- und Pflanzenreiches führten. Zugleich brachte es uns eine Charakteristik jener lebenden Wesen, die wir hier als Pflanzen zusammenfassen wollen.

Gliederung der Aufgabe.

Die Aufgabe, die uns an dieser Stelle innerhalb der biologischen Abteilung der „Kultur der Gegenwart" zufällt, umfaßt nur einen bestimmten Abschnitt der Botanik. Sie soll die Gestaltung des pflanzlichen Körpers behandeln, und ist demgemäß seine Morphologie. Soweit sie den Bau und die Entwicklung der einzelnen Zelle erforscht, nennt man sie Zellenlehre oder Zytologie, wenn sie an die Zellenverbände sich wendet, Gewebelehre oder Histologie; an letzte schließt dann weiter die Anatomie an, das Studium größerer Gewebekomplexe. Dieser Behandlung des inneren Baues der Gewächse soll dann weiter die ihrer äußeren Gestalt sich anschließen. Im Vordergrunde unserer Darstellung werden, wie es die uns zugeteilte Aufgabe verlangt, die morphologischen Tatsachen stehen. Doch wollen wir uns der Einsicht nicht verschließen, daß ein tieferes Verständnis des inneren Baues und der äußeren Gestalt eines lebenden Wesens nur zu gewinnen ist, wenn wir sie in Beziehung zu ihren Leistungen bringen. Daher wir auch physiologische Erörterungen in unsere morphologischen Schilderungen einflechten wollen. Wir werden auch noch weiter gehen und, wo es uns geboten scheint, versuchen, den gegebenen Tatbestand in Beziehung zu den Bedingungen der Außenwelt zu bringen. Eine solche „ökologische" Betrachtungsweise, die es anstrebt, die morphologischen und physiologischen Befunde als Anpassungserscheinungen begreiflich zu machen, ist, auch wo sie auf weniger sicherem Boden sich bewegt, doch geeignet, das Interesse an dem Gegenstand noch zu heben.

Die pflanzliche Zelle.

Um gleich vollen Einblick in die Merkmale zu gewinnen, die für eine ausgeprägt pflanzliche Zelle bezeichnend sind, müssen wir uns an ausgewachsene, grüne Körperteile höher organisierter Pflanzen wenden und die Zellen dort im gegenseitigen Verband, innerhalb eines „Zellgewebes" betrachten.

Das ist nur bei entsprechend starker Vergrößerung an Schnitten möglich, die wir durch den betreffenden Pflanzenteil ausgeführt haben, und die dünn genug sind, um dem Lichte den Durchgang zu gestatten. Solche Schnitte legen wir auf eine Glastafel in einen Wassertropfen und bedecken sie mit einem dünnen Deckglas. Die Untersuchung nehmen wir mit einem Mikroskop, im durchfallenden Lichte, bei etwa 300maliger Linearvergrößerung vor.

Was uns zuerst im Bilde (Fig. 1) auffällt, das dürften die Zellwände (*m*), und innerhalb der Räume, die sie umgrenzen, grün gefärbte Körner (*cl*) sein. Den Zellwänden liegt von innen eine dünne, lückenlose Schicht von Protoplasma (*c*) an. Sie umschließt den mit wässerigem Zellsaft erfüllten Saftraum der Zelle (*l*). In dieser farblosen, mehr oder weniger feinkörnigen Protoplasmaschicht werden wir ein annähernd kugeliges oder scheibenförmiges, ebenfalls farbloses Gebilde erblicken (*n*), das den „Kern" der Zelle darstellt. In seinem Innern tritt uns ein kugeliges „Kernkörperchen" (*nl*), auch wohl mehrere solche Kernkörperchen, mit stärkerem Lichtglanz entgegen. In die Protoplasmaschicht sind auch die grünen, ellipsoidischen Körner, die Chlorophyllkörner (*cl*), eingebettet. In ihrem Innern lassen sie meist noch kleinere, körnige Einschlüsse erkennen.

Die Protoplasmaschicht kann in solchen Zellen so dünn sein, daß es Schwierigkeit bereitet, sie an der Zellwand zu unterscheiden. Man wendet alsdann die „Plasmolyse" an, damit sie deutlicher sichtbar werde. Man setzt zu diesem Zwecke dem Präparat eine an sich unschädliche Flüssigkeit hinzu, die eine starke Anziehung auf Wasser ausübt, etwa Glyzerin oder Salpeterlösung. Zu diesen wandert Wasser aus dem Zellsaft über, so daß der Saftraum sich verkleinert und eine Zusammenziehung des ganzen Protoplasten bewirkt. Dieser hebt sich von der Zellwand, der er dicht angeschmiegt war, ab und bietet sich nun frei der Beobachtung dar. So stellt man mit Sicherheit, und zwar in jeder noch am Leben befindlichen Pflanzenzelle ausnahmslos, fest, daß der Protoplast, auch wenn er auf eine ganz dünne Protoplasmaschicht eingeschränkt war, einen in sich völlig abgeschlossenen Schlauch darstellt und auch dann noch einen Kern besitzt.

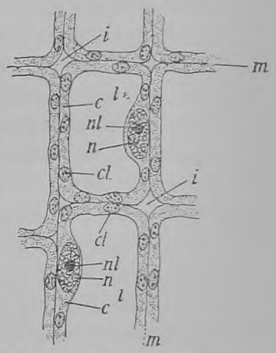



Fig. 1. Schematische Darstellung aneinander grenzender Pflanzenzellen. Nur eine Zelle vollständig. Bezeichnet mit *c* der zytoplasmatische Wandbelag, mit *n* der Zellkern, mit *nl* das Kernkörperchen, mit *cl* die Chlorophyllkörner, die Stärkeeinschlüsse führen, mit *m* die Zellwand (Membran), mit *l* der Saftraum, mit *i* die Zwischenzellräume. Vergr. etwa 300.

Protoplasma.

Das den Körper des Protoplasten bildende Protoplasma nennen wir Zellplasma oder Zytoplasma. Dieses schließt, wie wir zuvor sahen (Fig. 1), als besondere Gebilde, den Kern und die Chlorophyllkörner ein. Alle lebenden Bestandteile des Protoplasten fassen wir in dem Begriff des „Protoplasma" zusammen. Dieser Begriff ist somit auch auf die Chlorophyllkörner auszudehnen, da sie lebendige Gebilde darstellen, und als solche Träger des grünen Farbstoffes sind.

Hautschicht. Vakuolenwände.

Der Protoplast wird an seiner Oberfläche von einer Plasmahaut, der sog. „Hautschicht" abgeschlossen, die zytoplasmatischer Natur ist und als lebendiger Bestandteil zu ihm gehört. Dieser Hautschicht fallen wichtige Aufgaben am Protoplasten zu. Denn sie bestimmt über die Stoffaufnahme in sein Inneres und spielt, allem Anschein nach, eine bedeutende Rolle beim Reizempfang. Gegen den großen Saftraum und sonstige etwa noch vorhandenen Saftbehälter ist der Zelleib ebenfalls durch zytoplasmatische Häute abgegrenzt. Diese „Vakuolenwände" zeichnen sich durch besondere Widerstandsfähigkeit aus. Sie können noch am Leben sein, wenn der übrige Protoplast durch schädliche Stoffe,

die man auf ihn einwirken ließ, getötet wurde. Sie beherrschen den Stoffaustausch zwischen den Safträumen und dem Zytoplasma; ihre Widerstandsfähigkeit ermöglicht es, daß bestimmte Vakuolen unter Umständen solche Stoffe abschließen, die giftig für die Protoplasten sind. Von den die Zellwände bildenden Membranen unterscheiden sich die Hautschichten und Vakuolenwände der Protoplasten in ihren osmotischen Eigenschaften rein physikalisch dadurch, daß sie „semipermeabel" sind.* Denn jene Membranen lassen Lösungen kristalloider Körper passieren, sie verwehren nur den kolloiden Körpern, die keine echten Lösungen bilden, vielmehr in der Flüssigkeit suspendiert sind, den Durchgang. Die zytoplasmatischen Hautschichten und Vakuolenwände sind hingegen auch für kristalloide Körper schwer oder gar nicht durchlässig, nur für Wasser sind sie unbegrenzt wegsam. Doch diese ihre physikalische Eigenschaft steht unter dem Einfluß von Lebensfunktionen. Diese vermögen ihr entgegenzuwirken und zu veranlassen, daß ein Austausch gelöster Stoffe zwischen den Protoplasten nach Bedarf stattfindet, solche Stoffe auch, wenn nötig, in Vakuolen, Zwischenzellräume, oder selbst an die Oberfläche des Pflanzenkörpers befördert werden. Durch die Semipermeabilität der Zytoplasmahäute, die Eigenschaft somit, daß sie ohne das Eingreifen spezifischer Lebensvorgänge, fast

Turgor. ausschließlich dem Wasser den Durchgang gewähren, wird der „Turgor" der lebenden Zellen bedingt. Es ist das der hydrostatische Druck, der in ihnen herrscht, und der sehr hohe Werte erreicht. Verfügbares Wasser muß, den allgemeinen Gesetzen der Diffusion folgend, von dem Orte seiner höheren Konzentration zu dem seiner geringeren sich bewegen, also von reinem Wasser, wo die Wassermoleküle am zahlreichsten sind, zu einer Salzlösung etwa, die sie in kleinerer Zahl enthält. Das ist die Ursache der Erscheinung, die als die Anziehung einer solchen Salzlösung auf Wasser bezeichnet wird. Das ist auch die Ursache der Anziehung, die der Zellsaft auf Wasser ausübt. Besonders sind es die in ihm gelösten, kristalloiden Körper, denen hohe osmotische Leistungsfähigkeit zukommt. Diese hält an, weil die semipermeablen, zytoplasmatischen Häute auch den Kristalloiden den Durchgang nicht gewähren. Das Vorhandensein von fünf Prozent Rohrzucker in einem gegebenen Zellsaft würde genügen, um innerhalb des betreffenden Zelleibes osmotische Druckhöhen bis zu $3^1/_2$ Atmosphären zu erzeugen. Der weiche, den Saftraum umhüllende, zytoplasmatische Belag würde einem solchen Druck nicht standhalten. Doch dieser Belag findet ein Widerlager an der festen, äußeren Zellwandung, auf die der Druck sich überträgt. Diese wird elastisch gespannt und ihr Gegendruck verhindert schließlich eine weitere Wasserzufuhr in den Saftraum, er bewirkt es, daß ebensoviel Wasser aus der Zelle herausgepreßt wird, als durch osmotische Saugung in sie eintritt. — Legt man pflanzliche Schnitte in Lösungen kristalloider Körper ein, die stärker sind als die Lösungen in den Protoplasten, so wandert Wasser aus diesen zu jenen, und es ziehen sich die Protoplasten zusammen, eine Erscheinung, die wir als Plasmolyse bereits kennen gelernt haben. Die Stärke der Lösung, die nötig ist,

Plasmolyse um eine Plasmolyse einzuleiten, klärt uns, falls diese Lösung den Protoplasten sonst nicht schädigt, über die Druckverhältnisse auf, die innerhalb der Zellen

herrschen. Wir stellen auf solche Weise fest, daß dieser Druck für gewöhnlich nicht unter fünf Atmosphären beträgt.* Der in den Zellen herrschende Turgor ist es, der vor allem die Steifheit grüner Pflanzenteile bedingt. Fehlt es solchen Pflanzenteilen an dem nötigen Wasser, so welken sie. Das lehren uns besonders häufig die in Töpfen kultivierten Pflanzen. Haben wir vergessen, sie zu begießen, so lassen sie ihre Sprosse hängen. Baldige Versorgung mit neuem Wasser kann ihnen ihren Turgor wiedergeben. Daß es die lebendigen Zytoplasmahäute sind, unter deren Herrschaft der Turgor steht, zeigt der Umstand, daß ihr Tod die Steifheit eines weichen Pflanzenteils sofort aufhebt. Eine rote Rübe, die wir durch tiefe Kältegrade getötet haben, ist nach dem Auftauen schlaff und läßt sich wie ein Schwamm auspressen. Die rote Färbung der vortretenden Flüssigkeit lehrt uns zugleich, daß es auch die lebenden Zytoplasmahäute waren, welche den roten Farbstoff in den Safträumen bannten, und daß, nachdem ihr Widerstand gebrochen ist, die Zellwandungen ihm den Durchtritt nicht zu verwehren vermögen. Das Welken

Das mußte alles hier schon in die morphologische Aufgabe, die uns obliegt, eingeschaltet werden, um uns einen Begriff von der Bedeutung und der Leistungsfähigkeit jener lebendigen Substanz der Zelle zu geben, auf die wir in unseren Schilderungen unausgesetzt werden zurückzukommen haben.

Also eine ganz dünne Lage dieser lebenden Substanz, die lückenlos einen Saftraum umschließt, ermöglicht es, mitsamt ihrem Kern, daß sich alle Vorgänge des Lebens in einer pflanzlichen Zelle abspielen.

Auf einen so dünnen Wandbelag zeigt sich aber das Protoplasma einer lebenden Zelle höher organisierter Gewächse erst dann eingeschränkt, wenn diese Zelle ihre volle Ausbildung erreicht hat. Wenden wir uns an die embryonalen Zellen dieser Gewächse, so finden wir sie mit Protoplasma mehr oder weniger vollständig angefüllt. So tritt uns als erste Zelle, mit der ihre Entwicklung beginnt, das Ei entgegen. Es klingt für den Uneingeweihten etwas eigen, wenn er hört, daß auch eine solche Pflanze ihren Ursprung aus dem Ei nimmt. Tatsächlich beginnt aber die Ontogenie aller Wesen, die eine bestimmte Höhe der phylogenetischen Entwicklung erreicht haben, aus einer einzigen Zelle, der eine derartige Bezeichnung zukommt. Das Ei müssen wir bei einer hoch organisierten Pflanze, etwa bei einer Lilie, im Innern des Fruchtknotens suchen, jenes Gebildes, das sich in der Mitte der Blüte erhebt. Dieser Fruchtknoten schließt Samenanlagen ein. Halbiert man eine Samenanlage der Länge nach, so weist sie eine mittlere, dem bloßen Auge noch eben kenntliche Höhlung auf, in deren oberen Ende sich erst bei stärkerer Vergrößerung das in Betracht kommende Ei auffinden läßt. Es stellt einen rundlichen Protoplasten dar, der in seinem zytoplasmatischen Körper einen, im Verhältnis zu dessen Gesamtmasse, groß erscheinenden Kern und einen nur kleinen Saftraum birgt. Die Eier der Pflanzen sind, ebenso wie jene der Tiere, nackte Protoplasten, und sie scheiden, erst nachdem ihre Befruchtung erfolgt ist, eine dünne Zellhaut aus. Das befruchtete Ei beginnt dann zu wachsen, und sich zu teilen. Auf diese Weise geht aus ihm eine Keimanlage hervor, die zunächst aus gleichförmig embryonalem Gewebe Embryonale Zellen.

besteht, an der sich aber alsbald bestimmte Gewebe von den embryonal bleibenden Vegetationspunkten zu sondern beginnen. Die Vegetationspunkte behalten auch an der erstarkten Pflanze ihren embryonalen Charakter bei und geben dauernd neue Zellen an ihren Körper ab, die sich entsprechend weiter differenzieren und schließlich die ihnen zukommende Ausbildung erlangen (Fig. 2).

Vegetations-Punkte.

Das embryonale Gewebe der Pflanzen zeichnet sich durch seinen Protoplasmareichtum dauernd aus. Das lehrt der Anblick selbst solcher Schnitte, die man den Sproßgipfeln eines ganz alten Baumes entnommen hat. Auch sie weisen kleine, mit Protoplasma angefüllte Zellen auf. Solche embryonale Zellen schließen stets lückenlos zusammen und weisen sehr dünne Zellwände auf. In jedem der von dichtem, körnigem Zytoplasma gebildeten Zellkörper (Fig. 3, I) liegt zentral der große, meist noch dichter als dieses Zytoplasma erscheinende Zellkern (*n*) eingebettet. Sein Durchmesser mag zwei Drittel des Gesamtdurchmessers der Zelle betragen. In diesem embryonalen Zustand ist, sofern man von den dünnen Zellhäuten (*m*) absieht, der pflanzliche Charakter der Zellen noch wenig ausgeprägt; sie gleichen in ihrem Verhalten annähernd den tierischen. Auch wächst dieses embryonale, pflanzliche Gewebe als solches, nicht anders als das tierische, d. h. durch Neubildung von Protoplasma in den Zellen, was eine Vergrößerung ihres Körpers und ihre darauffolgende Vermehrung durch Teilung bedingt. Ein auf Protoplasmazunahme beruhendes, pflanzliches Wachstum kann aber nicht ergiebiger als jenes eines tierischen Körpers sein. Die auffällig rasche Größenzunahme, durch welche die Pflanzen vor den Tieren sich auszeichnen, und die es manchen Gewächsen ermöglicht, ihre Sprosse in einem Tage um einen halben Meter und selbst mehr zu verlängern, stellt eine spezifische Einrichtung bei Pflanzen dar, die erst auf das embryonale Wachstum bei ihnen folgt.

Wachstum der embryonalen Gewebe.

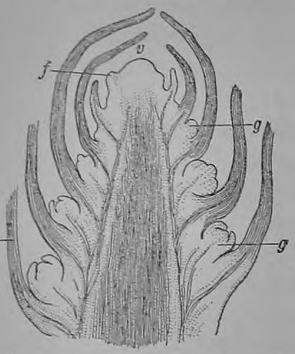



Fig. 2. Sproßscheitel einer phanerogamen Pflanze. Bei *v* Vegetationskegel, *f* Blattanlagen, *g* Achselknospenanlagen. Vergr. 42.

Eigenart des pflanzlichen Wachstums.

Ihr Wesen ergibt sich uns aus dem Studium der Veränderungen, die eine pflanzliche Zelle durchmacht, nachdem sie aus dem embryonalen Zustand herausgetreten ist. Betrachten wir einen zarten, medianen Längsschnitt durch den Sproßscheitel einer höher organisierten Pflanze, der für gewöhnlich Kegelform besitzt und daher Vegetationskegel heißt (Fig. 2), so finden wir sein oberes Ende von embryonalem Gewebe eingenommen. Indem wir uns nun langsam von diesem oberen Ende entfernen, sehen wir die Zellen an Größe zunehmen. Das geschieht dann aber nicht mehr durch entsprechende Vermehrung ihres Protoplasmas, sondern durch Aufnahme von Wasser in blasenförmige, als Vakuolen (*v*) bezeichnete Hohlräume, die jetzt im Zytoplasma auftreten (Fig. 3, II). Die Zahl dieser Vakuolen vermehrt sich; schließlich verschmelzen sie miteinander und bilden den Saftraum (Fig. 3, III, *w*), um welchen das Protoplasma schließlich nur noch eine Schicht von geringer Dicke bildet. Die Zelle mag währenddem wohl das

Wasser als Wachstumsmaterial.

Vielfache ihres ursprünglichen Volumens erreicht haben. Das ist die Ursache des raschen Pflanzenwachstums. Die Pflanze verwertet hierzu ein Material, das die unbelebte Natur ihr in unbegrenzter Menge darbieten kann, das sie sich somit nicht selber herzustellen braucht, das sie vielmehr, falls sie im Wasser lebt, mit ihrer ganzen Oberfläche aus dem umgebenden Medium, falls sie das Land bewohnt, mit ihren Wurzeln aus dem Boden schöpft. Auch bei Tieren spielt übrigens in den Phasen schnellsten Wachstums die Wasseraufnahme in das Protoplasma eine weit größere Rolle, als man früher glaubte.*) Bei der Froschlarve beträgt beispielsweise der Prozentsatz des Wassers im Verhältnis zu dem Gesamtgewicht des Körpers, am Tage des Auskriechens 56 und nach 15 Tagen 96. Das Protoplasma ist dann von entsprechend mehr Wasser, bzw. Zellsaft durchtränkt und hat in demselben Maße an Volumen gewonnen. Die Ausbildung eines einzigen, zentralen Saftraums und dessen besondere Verwertung beim Wachstum, bleibt bei alledem eine spezifisch pflanzliche Einrichtung, die auch das Vorhandensein solcher Zellhäute, wie sie den Pflanzen eigen sind, verlangt.*) Dieselben Kräfte, die wir als die Bewerksteller des Turgors in den pflanzlichen Zellen erkannt haben, sind es auch, die über ihre ergiebige Größenzunahme bestimmen. Dort, wo es nur darauf ankommt, einem gegebenen Pflanzenteil durch Turgor die nötige Festigkeit zu verleihen, wird ein stetiger Gleichgewichtszustand zwischen der Wasseranziehung durch den Zellsaft und der elastischen Spannung der Membran hergestellt. In wachsenden Zellen, deren Membran eine Flächenzunahme erfährt, nimmt naturgemäß deren Spannung ab, so daß der Zellsaft neues Wasser an sich reißen kann. Er wird dabei verdünnt und seine osmotische Leistungsfähigkeit herabgesetzt. Die Membran müßte schließlich bei solchem Vorgang ihre Spannung ganz einbüßen, wenn der Protoplast nicht für gleichzeitige Erhöhung des Turgors in seinem Saftraum sorgen würde. Das tut er durch Erzeugung neuer, osmotisch wirksamer Stoffe. Das ist auch sonst notwendig, weil die Dehnbarkeit der Membran sich allmählich verändert: sie ist am größten in der Jugend und nimmt mit dem Alter ab. Daher greift die lebendige Substanz durch aktive Arbeit fortgesetzt in die physikalischen Vorgänge regulierend ein und wacht darüber, daß jene Spannung der Membran, die zudem zu ihrem Wachstum notwendig ist, erhalten bleibe. Diese Spannung ist aber je nach der Pflanzenart und den gegebenen Bedingungen verschieden. — Die ge-

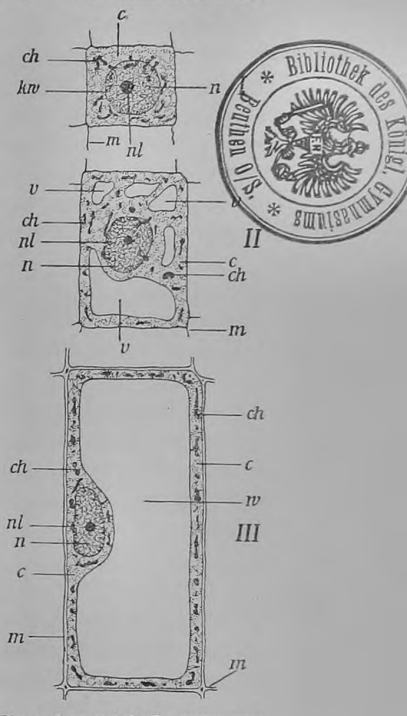



Fig. 3. Schematische Darstellung von Zellen, die dem Sproßscheitel einer höher organisierten Pflanze entnommen sind. I am Vegetationspunkt, noch ganz embryonal. II mit verschieden großen Vakuolen im Zytoplasma. III mit nur einem Saftraum, der aus der Verschmelzung der Vakuolen hervorging; das Zytoplasma hier nur noch einen Wandbelag bildend. *n* Zellkern, *nl* Kernkörperchen; *ch* Chondriosomen, *v* Vakuolen, *w* Saftraum, *c* Zytoplasma, *m* Zellhaut, *kw* Kernhaut. Vergr. etwa 300.

Regulation durch das Protoplasma.

Bibliothek des Königl. Gymnasiums zu Bautzen

dehnte Membran müßte dauernd an Dicke einbüßen, wenn ihr nicht, vom Protoplasten aus, immer neue Membranschichten angelagert, bzw. solche Membranstoffe geliefert würden, die in schon vorhandene Membranschichten eindringen, um sie zu vergrößern. Der ganze Vorgang schreitet bei den höher organisierten Pflanzen derart fort, daß sowohl im Sproß wie in der Wurzel eine Erscheinung zur Geltung kommt, die Julius Sachs als die große Periode des Wachstums bezeichnet hat. Sie äußert sich in einer zunächst steigenden, dann sinkenden Schnelligkeit der Streckung, in dem Maße, als die Entfernung von dem Vegetationspunkte zunimmt, bis schließlich dieses Wachstum ganz aufhört. Man kann feststellen, daß der großen Periode des Wachstums entsprechend, die Atmungskurve zunächst steigt und dann fällt. Der vitale Verbrennungsvorgang in den Zellen erfährt eben bei zunehmender Schnelligkeit des Wachstums eine Zunahme, um bei dessen Abnahme zu sinken.

Große Periode des Wachstums.

Mit wachsender Entfernung vom Vegetationspunkt haben sich an der pflanzlichen Zelle, die dort in ihrem embryonalen Zustand so tierähnlich war, durch fortschreitende Ausbildung des Saftraums und Förderung der Membranbildung, die pflanzlichen Merkmale immer stärker ausgeprägt. Ist das Längenwachstum vollendet, so nimmt die Membrandicke meist noch merklich zu. Manche Zellen verlegen ihre Aufgabe jetzt ganz in diesen Vorgang und brauchen ihren lebendigen Zelleib dabei auf, um als Skeletteile der Pflanze zu fungieren. Andere büßen schon während ihres Längenwachstums, oder bald danach, ihren protoplasmatischen Zelleib ein, um die Wasserbahnen der höher organisierten Pflanze zu bilden.

Die Ausprägung pflanzlicher Merkmale.

Das Protoplasma wird nicht von einem einzigen chemischen Stoffe gebildet, vielmehr von einer Vielheit solcher. Wieviel von dem, was uns als Protoplasma entgegentritt, aus lebendiger Substanz besteht, d. h. organisiert und reizempfänglich ist, aktiv in die Entwicklungsvorgänge eingreift und die Stoffwechselerscheinungen reguliert, wieviel nur plastisches Reservematerial darstellt, läßt sich nicht entscheiden. Sicherlich spielen aber im lebenden Protoplasma die Eiweiß- oder Proteinstoffe die Hauptrolle. In die chemische Zusammensetzung dieser Eiweißstoffe gehen außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, auch Stickstoff in erheblicher Menge, etwa zu 15 bis 19 Prozent und außerdem Schwefel, teilweise auch Phosphor ein. Es handelt sich um sehr kompliziert gebaute Körper, um hochmolekulare Verbindungen im Sinne der Chemie, die eben aus diesem Grunde geeignet waren, das Substrat des Lebens zu bilden. Sie stellen auch die zusammengesetztesten chemischen Bestandteile der lebenden Wesen dar und werden zumal dort angehäuft, wo die Lebensvorgänge sich besonders energisch abspielen. In ihrer Aufgabe unterstützt sie ihre kolloidale Natur, d. h. die Eigenschaft mit ihren Lösungsmitteln nicht Lösungen im wahren Sinne des Wortes, sondern nur Suspensionen sehr feiner Teilchen zu bilden. Solche kolloidale Lösungen sind durch einen hohen Grad von Veränderlichkeit ausgezeichnet und können oft durch äußerst geringe Einflüsse zu einer Änderung ihres Zustandes veranlaßt werden, so wie es eben die

Chemische Natur des Protoplasmas.

Kolloidale Eigenschaften.

mannigfachen Erscheinungen des Lebens verlangen. Zudem gehen Eiweißstoffe unter sich und mit anderen Substanzen weitere Verbindungen von steigender Komplikation ein. Unter diesen nehmen die wichtigste Stelle die Nukleoproteide ein, die vornehmlich in den Zellkernen der organischen Wesen ihren Sitz haben. Die gewohnten Reaktionen auf Protoplasma, die der Mikroskopiker anzuwenden pflegt, rühren von den Eiweißkörpern her. Es ist das die dunkelviolette, bzw. rote Färbung mit Kupfersulfat und Kalilauge, sog. Biuretreaktion, eine gelbe Färbung beim Erwärmen mit starker Salpetersäure, sog. Xanthoproteinreaktion, eine violette Färbung mit α-Naphtol und konzentrierter Schwefelsäure, sog. Furfurolreaktion, eine Braunfärbung durch Jodlösung, eine ziegelrote Färbung bei Einwirkung von salpetersaurem Quecksilberoxydul, dem sog. Millonschen Reagens, eine rosenrote Tönung mit Schwefelsäure, nach vorausgehendem Zusatz von Zucker, bekannt als Raspailsche Reaktion. Diese Erkennungsmittel erfüllen innerhalb des in Betracht kommenden Gebietes meist ihren Zweck, sind aber nicht in allen Fällen maßgebend, da es auch anderweitige Stoffe gibt, denen ähnliche Farbenreaktionen zukommen. Anderseits geben oft gerade die wichtigsten Eiweißstoffe des lebenden Organismus einzelne dieser Reaktionen nicht, so die Nukleoproteide nicht die Biuret- und Millonsche Reaktion. Daher das Ergebnis solcher Reaktionen stets kritisch zu prüfen ist. Die Wichtigkeit dieser Nukleoproteide als der eigentlichen Bildungsstoffe des Protoplasma ergibt sich auch daraus, daß sie in hungernden Organismen am längsten dem Abbau widerstehen. In fast endloser Mannigfaltigkeit sind als weitere Bestandteile des Protoplasmas bestimmte, sehr kompliziert gebaute, durch Äther und andre analoge Lösungsmittel ausziehbare, mit Eiweißstoffen verbundene Körper, die sog. Lipoide, und als ihr wichtigster Vertreter das Cholesterin, nachgewiesen, außerdem die höchst unbeständigen, äther- und alkohollöslichen, phosphorhaltigen, organischen Verbindungen, die man als Phosphatide zusammenfaßt. Man möchte jetzt von chemischer Seite annehmen, daß jeder Organismus über eine besondere Kernsubstanz verfügt, und daß jeder Zellenart eigenartige Phosphatide zukommen. So dürfte wohl nach alledem auch der Laie eine Vorstellung davon gewinnen, um was für komplizierte Probleme es sich bei der Erforschung der Lebenssubstanz handelt*.

Proteïnkörper

Mikroskopische Reaktionen.

Nukleoproteide.

Lipoide.

Phosphatide.

Den unermüdlichen Bemühungen von Emil Fischer ist es bereits gelungen, der synthetischen Herstellung der Eiweißkörper im chemischen Laboratorium, d. h. deren künstliche Erzeugung aus ihren Elementen, recht nahe zu kommen. Wie die Pflanze verfährt, um aus stickstoffhaltigen Nährstoffen Eiweißkörper zu bilden, ist noch wenig aufgeklärt. Vom rein chemischen Standpunkte müßte eine vorausgehende Reduktion der Nitrate des Bodens durch die Pflanze zu Ammoniak und dessen Verwertung zur Synthese von Aminosäuren, sowie deren weitere Verkettung, am wahrscheinlichsten erscheinen. Allein es nimmt neuerdings die Zahl der Pflanzen dauernd zu, in welchen sich Zyanwasserstoff nachweisen läßt und dort möglicherweise eine der Vorstufen der Eiweißsynthese darstellt.* Man könnte daraus folgern, daß vielleicht ganz allgemein in

Synthese des Eiweißes

Blausäurenachweis in den Pflanzen.

den sich selbständig ernährenden Pflanzen, als erste Stufe der Vereinigung von Stickstoff und Kohlenstoff Zyanwasserstoff, d. h. die wegen ihrer Giftigkeit allbekannte Blausäure, entsteht, für gewöhnlich aber sofort weiter verarbeitet wird und nur in gewissen Fällen sich nachweisbar anhäuft. Doch darüber müssen weitere Untersuchungen erst entscheiden. Außer den durch die Pflanze von außen aufgenommenen Stickstoffverbindungen treten in die Eiweißbildung die von ihr erzeugten Kohlenhydrate ein, woraus sich erklärt, daß der bevorzugte Entstehungsort der Eiweißkörper in der höher organisierten Pflanze die grünen Blätter sind, also die hauptsächlichsten Laboratorien für Kohlenhydratdarstellung. Bei Vorhandensein von Kohlenhydraten kann die Eiweißbildung auch im Dunkeln vor sich gehen, wird aber in bestimmten ihrer Phasen, wie die Versuche von E. Godlewski besonders lehrten, durch das Licht gefördert.

Wie schon hervorgehoben wurde, befindet sich unter Führung von Emil Fischer die Chemie bereits auf dem Wege zur Eiweißsynthese. Daß künstliches Eiweiß, wenn es wirklich erreicht wird, dem natürlichen als Nahrungsmittel Konkurrenz machen sollte, ist auch nach der Ansicht von Emil Fischer nicht anzunehmen, da die Natur hier auch weiter zweifellos billiger produzieren wird.

Durch höhere Temperaturen und bestimmte Chemikalien können wir am Protoplasma jene irreversible, d. h. nicht mehr rückgängig zu machende Veränderung veranlassen, die als Gerinnung bezeichnet wird. Chemikalien, von denen wir annehmen, daß sie diese Wirkung auf das Protoplasma ausüben, ohne seine Struktur merklich zu verändern, spielen heute eine wichtige Rolle in der mikroskopischen Technik. Wir verwenden sie, um die Protoplasten zu fixieren, d. h. zu härten, und sie dann in diesem Zustande, ohne daß sie eine weitere Veränderung erfahren, untersuchen zu können. Am längsten ist zu diesem Zwecke möglichst starker Alkohol angewandt worden; doch stellt sich neuerdings heraus, daß er bestimmte Strukturen des Zytoplasmas zerstört, anderseits künstliche Gerinnsel in ihm veranlaßt, die dem Zustande im Leben nicht entsprechen. Als wesentlich günstiger erwiesen sich in dieser Beziehung 0,5- bis 1 prozentige Lösungen von Chromsäure und Osmiumsäure, und mehr noch deren Gemische, auch mit Zusatz, je nach Umständen ohne, von einigen Tropfen Essigsäure. Sowohl Alkohol als auch verdünnte Säuren gehören zu denjenigen Stoffen, denen die Plasmahaut den Durchgang nicht zu verwehren vermag. Sie dringen daher rasch in den Protoplasten ein, was dessen Fixierung fördert. Da Fixierungsmittel künstliche Gerinnungsbilder erzeugen können, die nicht präexistierten, ist kritische Arbeit auf diesem Gebiete stets erforderlich. Als besonders schwierig hat sich die Erforschung der Struktur des Zytoplasmas erwiesen, was mit dessen relativ flüssigem Zustande im Leben zusammenhängt. Viel bestimmtere und bei Anwendung verschiedener Fixierungsmittel stets gut übereinstimmende Bilder ergaben die Kerne, denen von Natur eine wesentlich festere Konsistenz zukommt. So sind wir denn zurzeit über den Bau der Kerne und die Veränderungen, die sie in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung durchmachen, besser unterrichtet, als über die Struktur, die dem Zytoplasma

Fixierung der Protoplasten.

vor seiner Fixierung schon zu eigen war. Da den Kernen die wichtigsten Aufgaben in den Protoplasten zufallen, der Einblick in ihren feineren Bau uns ungeahnte Gebiete der Forschung erschlossen hat, so dürfen wir uns im Grunde genommen darüber nicht beklagen, daß sie sich ihrer Erforschung williger fügten, als das Zytoplasma.

Lebende Protoplasten gewähren nur wenig Einblicke in jene feineren Bauverhältnisse, welche das fixierte Objekt offenbart. Es hängt das mit der übereinstimmenden Farblosigkeit und dem annähernd gleichen Lichtbrechungsvermögen aller der an ihrem Aufbau beteiligten Stoffe im lebenden Zustande zusammen. Die Fixierung steigert bereits die optischen Unterschiede, sie würde trotzdem die Aufgaben der Untersuchung nur in begrenzter Weise fördern, kämen nicht als wichtiges Hilfsmittel die jetzt üblichen Färbungsverfahren hinzu. Wie auch sonst leblose Eiweißkörper, speichern die durch die Fixierung getöteten Farbstoffe auf. Nicht alle tun es aber mit gleicher Begierde und halten den Farbstoff mit gleicher Kraft fest. Man kann bestimmte Farbstoffe daher benutzen, um das Präparat zu differenzieren, d. h. die einzelnen Teile gegen die anderen deutlich vortreten zu lassen. Dazu kommt, daß das fixierte Objekt sich, ohne anderweitige Veränderung, mit solchen Stoffen imprägnieren läßt, die sein Zerlegen in sehr dünne Lamellen ermöglichen. Man wählt zu diesem Zwecke meist Paraffin, das man verflüssigt, und mit dem man hierauf das Objekt sich langsam in der Wärme durchtränken läßt. Dann bringt man das Paraffin zum Erstarren und zerlegt es mit Hilfe äußerst genau arbeitender Schneideapparate, der Mikrotome, in Schnittserien, deren Dicke bis auf 0,001 mm zurückgehen kann. Wie entrückt erscheinen dann dem Forscher jene Zeiten, in welchen er sich damit begnügen mußte, Schnitte von kaum unter 0,1 mm Stärke, aus freier Hand, mit einem Rasiermesser ausgeführt zu haben! Die mit dem Mikrotom hergestellten Schnittbänder werden kunstgerecht auf Glastafeln befestigt, dann der Einwirkung von verschiedenen Farbstoffen ausgesetzt und schließlich in Kanadabalsam unter Deckglas aufbewahrt.

Färbung der Protoplasten.

Mikroskopische Technik.

Bei der Betrachtung jugendlicher, von Protoplasma noch ganz angefüllter Zellen lassen sich, unter besonders günstigen Beobachtungsbedingungen, schon im lebenden Zytoplasma, überaus zarte Fäden, Stäbchen und Körner innerhalb einer scheinbar homogenen Grundsubstanz unterscheiden. Jede nachteilige Einwirkung veranlaßt eine Vakuolisierung dieses Zytoplasmas. Entsprechende Fixierungen und Färbungen lassen die Fäden und Körner im Zytoplasma deutlich hervortreten. Man hat diese Gebilde als „Chondriosomen" zusammengefaßt, und die eingehende Untersuchung ergab, daß tierische und pflanzliche, embryonale Zellen in dem Besitz dieser Chondriosomen übereinstimmen. Je nachdem sie sich als homogene Fäden, Körnerfäden oder getrennte Körner darstellen, hat man sie als Chondriokonten, Chondriomiten und Mitochondrien unterschieden* (Fig. 4). Zur Zeit der Kernteilung, wenn es sich in erhöhter Tätigkeit befindet, zeigt sich das Zytoplasma zudem von noch andern Fäden durchsetzt, die ihr besonderes Färbungsvermögen kenntlich zu machen gestattet.

Struktur des Zytoplasmas.

Chondriosomen.

Protoplasmaströmung.

Vielfach fällt in den Zellen eines Präparates, das man sich aus einem in voller Lebenstätigkeit befindlichen Pflanzenteil, etwa einem Laubblatt, herstellte, eine deutliche Bewegung im Zytoplasma auf. Diese hätten wir auch in den Plasmodien der Schleimpilze, die uns schon mehrfach beschäftigt haben, nachweisen können. Die glashelle Grundsubstanz der Plasmodien ist zäher an ihrer Oberfläche, dünnflüssiger im Innern. Dort führt sie körnige Einschlüsse mannigfaltiger Art, darunter auch zahlreiche Kerne. Dieses dünnflüssigere Zytoplasma ist in Strömung begriffen. Die Ströme eilen dem Rande des Plasmodiums zu, etwa in Ausstülpungen, die dort gerade vorgestreckt werden, oder sie sind gegen das Innere gerichtet, während der Rand sich zurückzieht. Im allgemeinen wechseln diese beiden Richtungen der Strömung miteinander ab, wobei jede allmählich anhebt, ein Maximum ihrer Schnelligkeit erreicht, sich dann verlangsamt und schließlich aufhört, worauf die entgegengesetzte Bewegung einsetzt. Das Plasmodium zeigt also außer der mit Gestaltsveränderung verbundenen, kriechenden Bewegung, die uns früher schon auffiel, auch eine innere Strömung: ein so anziehendes Bild des Lebens, daß es den Beobachter stets von neuem fesselt! Es erschien von jeher sehr verlockend, dem Mechanismus dieser Bewegungen nachzuforschen, doch ihn aufzuklären, gelang nur in sehr beschränktem Maße. Selbstverständlich folgt auch diese zähflüssige Protoplasmamasse den physikalischen Gesetzen, welche die Materie beherrschen. Die Bewegung eines Plasmodiums läßt sich äußerlich mit dem Fließen eines zähen Flüssigkeitstropfens auf nicht benetzbarer Unterlage, für welches Oberflächenspannungen in Betracht kommen, vergleichen, doch im Gegensatz zu leblosen Tropfen vermag das Protoplasma diese Spannungen nach Bedarf zu beeinflussen. Es fügt sich den äußeren Einwirkungen auch nicht passiv, wie eine tote Substanz, es verrichtet vielmehr als lebendiger Körper auch innere Arbeit, mit Hilfe der Energie, die es sich durch Oxydation organischer Nahrungsstoffe verschafft. Diese Kraft stellt es in den Dienst seiner Lebensfunktionen. Wie denn auch die Strömungen in seinem Innern für eine entsprechende Mischung und Verteilung der Nahrungsstoffe und deren Beförderung nach den Verbrauchsorten Sorge tragen, und die Ortsveränderung seiner ganzen Masse sich nach der wechselnden Anregung äußerer Reize richtet, um es nach den Orten passendster Beleuchtung, förderlichster Ernährung und geeignetstem Wassergehalt hinzuleiten. Zudem ändert noch das Plasmodium, je nach dem Reifezustand, den es erreichte, seine „Stimmung" und sucht, um zu fruktifizieren, Orte auf, die es zuvor gemieden hätte.

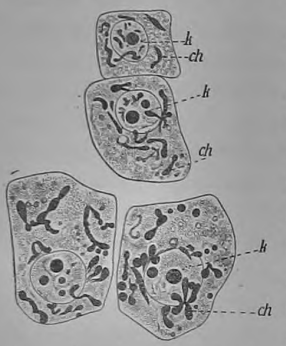



Fig. 4. Vier, der Stengelspitze eines Keimlings von Asparagus officinalis entnommene Zellen. *k* Kern, *ch* Chondriosomen. Nach G. LEWITSKY. Vergr. 1400.

Reizbarkeit.

In der Protoplasmaströmung, die eine Zelle innerhalb ihrer geschlossenen Wände aufweist, handelt es sich um dieselbe Erscheinung wie im Innern eines Plasmodiums. Ist das Zytoplasma einer solchen Zelle auf einen den Saftraum

umhüllenden Belag beschränkt, so pflegt der Strom in breitem Bande ihrer Wand zu folgen, dieselbe Richtung, zum mindesten während der Beobachtungsdauer, einhaltend. Man nennt das Rotation. Kern und auch Chlorophyllkörner, wenn letztere vorhanden, werden durch den Strom mitgeführt. Anders bietet sich das Bild dar, wenn außer dem zytoplasmatischen Wandbelag auch Zytoplasmastränge vorhanden sind, die den Saftraum durchsetzen. Dann sieht man die Ströme ihre Richtung wechseln, sowohl an der Wandung als auch in den Strängen. Sogar in einem dünnen Strange können gleichzeitig entgegengesetzte Ströme verlaufen. Die inneren Stränge ändern Gestalt und Lage und verlagern damit den Kern, der meist bei dieser Art der Protoplasmaverteilung sich zwischen ihnen aufgehängt zeigt. Eine solche Protoplasmaströmung wird als Zirkulation bezeichnet. Was aber für uns große Wichtigkeit erlangt, ist die Konstatierung der Tatsache, daß in allen behäuteten Zellen, welche Protoplasmaströmung zeigen, die Hautschicht des Protoplasten sich an dieser Bewegung nicht beteiligt. Dadurch wird die Ansicht, daß diese Hautschicht die Reizempfängerin am Protoplasten sei, ganz wesentlich gestützt. Denn wenn alle Teile des Protoplasten dauernd ihre Lage zu der Richtung der von außen auf sie einwirkenden Kräfte verändern würden, so müßten deren Wirkungen sich gegenseitig aufheben, und es könnte die Pflanze nicht in eine bestimmte, durch sie bedingte Stellung gelangen. Die Hautschicht ist äußerst dünn, daher der Nachweis, daß sie ruht, während das übrige Zytoplasma sich bewegt, nur mit Hilfe der Plasmolyse sich führen läßt. Wendet man zu diesem Zwecke Lösungen an, die dem Saftraum zwar Wasser entziehen, den Protoplasten aber nicht schädigen, so hält während seiner beginnenden Kontraktion die Strömung in ihm noch an, und man stellt dann sicher fest, daß die Hautschicht sich an dieser Bewegung nicht beteiligt. Es gibt übrigens eine Gruppe grüner, algenähnlicher Pflanzen, die unsere Gewässer bewohnen, die Armleuchtergewächse oder *Characeen*, welche die Konstatierung dieser Tatsache auch ohne alle künstliche Behandlung zulassen. Diese Pflanzen sind noch so wenigzellig und daher durchscheinend, daß man sie direkt unter dem Mikroskop beobachten kann. Im besonderen ist dazu die Gattung *Nitella* geeignet, weil die langen Zellen, die ihre Astquirle als Internodien trennen, unberindet sind. Diese Zellen weisen einen besonders mächtigen Rotationsstrom des Protoplasmas auf, so auffällig, daß er selbst den frühesten, mit schlechten Instrumenten ausgestatteten Mikroskopikern nicht entgehen konnte. Der italienische Botaniker Bonaventura Corti beschrieb ihn schon im Jahre 1772. Da mit dieser Entdeckung sich damals noch nichts anfangen ließ, so hat man sie wieder vergessen; ihre Bedeutung gewann sie erst, als das Wesen des Protoplasmas erkannt wurde. In diesen Internodialzellen liegt nun der lehrreiche Fall vor, daß die Chlorophyllkörner durch den Strom nicht mit bewegt werden; sie bilden eine ruhende Schicht außerhalb des Stromes, und das ist nur möglich, weil sie dort eine Stütze an der ruhenden Hautschicht finden.

Verhalten der Hautschicht.

So wie wir dies für die inneren Strömungen der Plasmodien schon geäußert haben, wird auch die Protoplasmabewegung in den behäuteten Zellen der höher

Nutzeffekt der Protoplasmaströmung.

organisierten Pflanzen zur Stoffmischung beitragen und den Stofftransport von Zelle zu Zelle fördern. Man hat festgestellt, daß bei der Vallisnerie (*Vallisneria spiralis*) und der Wasserpest (*Elodea canadensis, Rich.*), zwei Wasserpflanzen, die sich zu solchen Versuchen sehr eignen, der Transport bestimmter Salzlösungen mit Hilfe der Protoplasmaströmung sich drei bis viermal so rasch vollzieht, wie durch einfache Diffusion. Freilich steht für eben diese beiden Pflanzen andererseits auch fest, daß sie in unversehrten Geweben von einer Protoplasmaströmung kaum etwas erkennen lassen. Erst die Verwundung hat eine solche Steigerung der Strömungsvorgänge zur Folge. Diese sind dann der sichtbare Ausdruck der erhöhten Tätigkeit, welche die Verwundung in den Protoplasten auslöste, und die sich auch in erhöhter Atmung äußert. Dadurch soll der Heilungsprozeß gefördert werden. Schneidet man in lebenskräftige, pflanzliche Gewebe hinein, so findet man meist, daß sich Zytoplasma und Kerne an den Wänden sammeln, die der Wundfläche zugekehrt sind. In den Fäden der Spirogyra, einer Süßwasseralge, deren Zellen man leicht in Teilung antrifft, sieht man zarte, mit feinkörnigen Reservestoffen beladene Protoplasmaströme den Orten zueilen, wo Baumaterialien zur Anlage neuer Zellwände erforderlich sind. Einseitige Licht- und Schwerkraftreize können auch Umlagerungen in den Protoplasten veranlassen, die zu den Tätigkeiten, die dann eingeleitet werden sollen, in Beziehung stehen. So reagiert denn der Protoplast überall in einer Eigenart, die ihn als lebendigen Körper kennzeichnet, er reagiert in einer Weise, welche die Erhaltung seines Lebens fördert. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erworbene, erblich fixierte Eigenschaften sind es, welche das spezifische Wesen seines Verhaltens bestimmen.

An den Plasmodien der Myxomyzeten, die uns so auffällige Einblicke in die Bewegungsfähigkeit einer lebendigen Substanz gewährten, ruft Wasserverlust einen Zustand hervor, der äußerlich ganz dem Tode gleicht. Das Plasmodium wird zunächst dickflüssiger und träger, beginnt dann sich zusammenzuballen und knollige Körper zu bilden, denen ihre gefurchte Oberfläche das Aussehen kleiner, tierischer Gehirne verleiht. Schließlich wird die ganze Masse wachsartig zäh und läßt sich mit dem Messer schneiden. Sie stellt einen Ruhezustand der Plasmodien dar, den man als Sklerotium bezeichnet. In diesem Zustande führt das Plasmodium ein sogenanntes „latentes" Leben, das man auch als Scheintod oder „Anabiose" bezeichnet hat. Das Sklerotium hat aufgehört zu atmen, und man müßte es wirklich für tot halten, ließe es sich nicht durch Wasserzusatz zum Leben zurückerwecken. Da beginnt es nach einiger Zeit wieder Fortsätze vorzustrecken und kehrt zu dem früheren, beweglichen Zustand zurück. Man hat Sklerotien von *Fuligo septica*, jenem Schleimpilze, der die gelben Plasmodien auf der Gerberlohe, die sogenannte „Lohblüte", bildet, monatelang trocken aufbewahrt, ohne daß sie ihre Lebensfähigkeit einbüßten. Unbegrenzt hält diese Fähigkeit aber nicht an, und dann ist das Sklerotium wirklich tot, ohne daß der Unterschied gegen früher sich in irgend welcher sichtbaren Form geäußert hätte.

Latentes Leben.

In Wirklichkeit stellen auch zahlreiche Flechten und Moose, die auf Felsen, Mauern oder Dächern wachsen und dort zeitweise völlig austrocknen, um bei

jeder Befeuchtung wieder aufzuleben, eine Art Sklerotien dar. Das gleiche gilt im Prinzip von den Samen selbst der höchst organisierten Gewächse, die unter Umständen sehr lange Ruhezeiten durchzumachen vermögen. An manchen dieser Samen war, nachdem man sie künstlich ganz wasserfrei gemacht hatte, weder irgend ein Verbrauch von Sauerstoff noch Kohlensäurebildung nachzuweisen, und doch blieben sie keimfähig. Das Aussetzen der Atmung, das den Pflanzen, von welchen diese Samen stammten, den baldigen Tod gebracht hätte, wurde also von den trockenen Protoplasten ihrer Samen ohne Nachteil ertragen. Dünne Schnitte, die man sich aus einer trockenen Erbse herstellt, zeigen unter dem Mikroskop den Inhalt aller Zellen wie erstarrt. In einer gequollenen Erbse haben die Protoplasten ihr lebendiges Aussehen bald wieder zurückerlangt. Das latente Leben vermag in manchen Samen sich dezennienlang zu erhalten, eine Fabel hingegen ist es, daß man Weizenkörner aus ägyptischen Mumiengräbern zur Keimung gebracht habe. Andererseits gilt es als gesichert, daß Samenkörner der Lotospflanze (*Nelumbium speciosum*), die in wohlverschlossenen Kästchen im British Museum in London aufbewahrt worden waren, nach mehr denn 150 Jahren zum Teil noch keimten. — Die meisten Samen unserer Gewächse verlieren freilich ihre Keimfähigkeit nach verhältnismäßig kurzer Zeit, es gibt darunter sogar solche, die das Austrocknen überhaupt nicht vertragen.

Konsistenz des Protoplasmas.

Das strömende Zytoplasma stellt eine zähflüssige, kolloidale Masse dar, die zu 75 % und mehr aus Wasser aufgebaut ist. Daß aber an die halbflüssige Beschaffenheit nicht das Wesen des Protoplasmas gebunden ist, das zeigen die Fälle, wo dieses Protoplasma, in voller Ausübung seiner Lebensfunktionen, eine andere Konsistenz zeigt. Im Aufbau der Kerne weist es schon eine viel größere Dichte auf; um die Geißeln von Schwärmsporen oder Spermatozoiden zu bilden, wird es fast zu einem festen Körper.

Der Bau des ruhenden Kerns

Im lebenden Kern (*nucleus*) der Zelle erkennt man wenig Struktur; nur die Kernkörperchen (*nucleoli*) treten als stärker lichtbrechende Kügelchen meist deutlicher in ihm hervor. In embryonalen Zellen hat der Kern annähernd kuglige Gestalt; in älteren, mit Saftraum versehenen Zellen flacht er sich meistens scheibenförmig ab; in Zellen, die bedeutend in die Länge wachsen, folgt er auch wohl der Streckung, nimmt unter Umständen selbst Spindelform an. In vereinzelten Fällen ist er verzweigt. — An fixierten und entsprechend gefärbten Präparaten stellt man fest, daß solchen Kernen, die noch in voller Lebenstätigkeit stehen und vermehrungsfähig sind, der Bau eines wabig-netzartigen Gerüstwerks zukommt. Die Substanz, aus welcher die Fäden dieses Gerüstwerks bestehen, nimmt Kernfarbstoffe nur wenig auf. Sie wird als „Linin" bezeichnet, im Gegensatz zu den stark färbbaren Körnchen, die ihr eingebettet sind, und die auf Grund dieses Verhaltens den Namen „Chromatin" erhielten. Die Kernkörperchen liegen innerhalb der Maschen des Gerüstwerks. Dieses als Ganzes nimmt einen Hohlraum ein, der mit sogenanntem „Kernsaft" erfüllt und mit einer „Kernmembran", die in Wirklichkeit eine Vakuolenwandung, umgeben ist. Mit dieser schließt sich das angrenzende Zytoplasma gegen die Kernhöhle ab.

Linin.

Chromatin.

Höher organisierte Pflanzen und Tiere stimmen darin überein, daß ihre Protoplasten einkernig sind. Die phylogenetische Entwicklung führte in beiden organischen Reichen schon frühzeitig zu diesem übereinstimmenden Ergebnis. An den unteren Grenzen der beiden organischen Reiche sind hingegen
Vielkernigkeit. mehrkernige und sogar vielkernige Protoplasten nicht selten. Sie stellen bei den Pilzen eine häufige Erscheinung dar und kommen auch bei den Algen vielfach vor. Eine grüne Alge, die in unseren Gewässern weitverbreitet ist, und deren buschig verzweigte, an irgend einer Unterlage festsitzende Fäden durch den Strom hin und her bewegt werden, die Gattung Cladophora, besitzt in jeder ihrer langen Zellen wohl an hundert Kerne, die gleichmäßig in dem Zytoplasma verteilt sind. In einer anderen, sehr verbreiteten Süßwasseralge, deren Körper einen sattgrünen, gabelig verzweigten Schlauch bildet, der Vaucheria, könnte man Tausende von Kernen zählen, ungeachtet sie einzellig ist.

Chlorophyllkörper. Nur die oberirdischen Teile einer höher organisierten Landpflanze, und an dieser nur die außen gelegenen Gewebe, sind grün gefärbt. Das ist auch ganz begreiflich, da die grünen Gewebe ihre Aufgabe nur im Licht erfüllen können, und dieses eine bestimmte Intensität dazu besitzen muß. In allen höher organisierten Pflanzen ist der grüne Farbstoff an protoplasmatische Gebilde von etwas abgeflachter Körnerform gebunden, während bei den niederen Algen diese Gebilde auch andere Gestalten, wie beispielsweise die von Bändern, Sternen oder Platten besitzen können. Holt man sich ein Glas voll grüner Algenfäden aus einem Teich und betrachtet sie unter dem Mikroskop, so wird man solche besonders gestaltete Chlorophyllkörper sicherlich zu sehen bekommen. Für die in unseren süßen Gewässern mit am häufigsten vorkommende Algengattung Spirogyra ist die Ausbildung der Chlorophyllkörper in Form von Bändern so bezeichnend, daß man diese Gattung unschwer daran erkennt. Die grünen Bänder sind, je nach der Spezies von *Spirogyra*, die man vor Augen hat, in Ein- oder Mehrzahl in jeder Zelle vertreten. Die Zellen folgen, einen Faden bildend, in einfacher Reihe aufeinander. Ihre Chlorophyllbänder verlaufen schraubenförmig innerhalb des zytoplasmatischen Belags der Seitenwände. — Im weiteren Fortschritt der phylogenetischen Entwicklung haben die Pflanzen ihren Chlorophyllapparat endgültig in einzelne Körner zerlegt. Das hat sich augenscheinlich am besten bewährt, weil es, wie G. Senn zeigte, jedem Chlorophyllkorn gestattet, sich innerhalb seiner Zelle mit einer gewissen Selbständigkeit auf das ihm am besten zusagende Licht einzustellen.

Bei der grundlegenden Bedeutung, die der Arbeit zukommt, die von der grünen Pflanzenzelle geleistet wird, konnte es nicht an Bemühungen fehlen, tiefer in ihr Wesen einzudringen. Veröffentlichungen über den grünen Farbstoff, der die Chlorophyllkörper tingiert, füllen an sich schon Bände. Die Ausdehnung, welche diese Untersuchungen gewannen, spricht beredt für die Schwierigkeiten, mit denen sie zu kämpfen hatten. Die Chemie des Chlorophylls kann noch nicht als abgeschlossen gelten, sie darf sich aber bereits sehr großer Erfolge

Farbstoffe der Chlorophyllkörper.

rühmen. Es handelt sich dabei um chemische Probleme, denen nur der Eingeweihte folgen kann. Die Ergebnisse der Untersuchung würden sich jetzt aber dahin zusammenfassen lassen, daß die Chlorophylline hochmolekulare, kohlenstoff-, sauerstoff-, wasserstoff-, stickstoff- und magnesiumhaltige Verbindungen darstellen, die mit einem Alkohol verestert sind und Pyrrholkerne enthalten.* Für den Nichtchemiker will diese Definition nicht viel sagen, sie soll ihm nur zeigen, um was für komplizierte Dinge es sich hierbei handelt. Es muß der Pflanze Eisen dargeboten werden, damit sie Chlorophyll bilde, doch ist in diesem Farbstoff Eisen selbst nicht vertreten. Für uns ist es wichtig, vor allem hervorzuheben, daß die Chlorophyllkörper ihre grüne Färbung nicht einem einzigen Farbstoff verdanken. Übergießt man grüne Pflanzenteile mit sehr starkem, am besten absolutem Alkohol, so hat dieser alsbald eine schöne, grüne Färbung angenommen. Die erhaltene Lösung ist smaragdgrün, wenn man sie zwischen Lichtquelle und Auge hält, sie erscheint blutrot, wenn man sie gegen eine dunkle Unterlage betrachtet. Dieses eigenartige, optische Verhalten dankt die Chlorophyllösung einer Eigenschaft, welche die Physiker als „Fluoreszenz" bezeichnen. Daß der alkoholische Auszug nicht einen einheitlichen Farbstoff in Lösung führt, davon überzeugt man sich durch einen sehr einfachen Versuch. Taucht man nämlich einen herabhängenden Fließpapierstreifen mit seinem unteren Ende in die grüne Lösung, so färbt er sich dort alsbald grün, weiter hinauf aber gelb. Der grüne, alkoholische Auszug wird als Rohchlorophyll bezeichnet. Auch mit Äther, Petroläther oder fetten Ölen kann man sich solche Rohchlorophyllösungen herstellen. Es steht heute fest, daß die Chlorophyllkörper eine Mehrzahl nächst verwandter, grüner Chlorophylline in Mischung führen. Auch der gelbe Bestandteil des Chlorophyllkörpers ist nicht einheitlich, man hat in ihm vielmehr Xanthophylle und Karotine (oder Karotinoide, wie man sie jetzt nennen möchte) zu unterscheiden. Die Xanthophylle sind reingelb, die Karotinoide orangerot wie das Karotin der Möhre, d. h. Karotte, nach der dieser Kohlenwasserstoff den Namen führt. Interessant ist die chemische Verwandtschaft, die sich zwischen den Chlorophyllinen und dem Hämatin, d.h. dem roten Blutfarbstoff hat nachweisen lassen, in dessen Aufbau, im Gegensatz zum Chlorophyll, Eisen eingeht. Die physiologischen Aufgaben, die dem Chlorophyll im Körper der Pflanzen und dem Hämatin im Körper von Wirbeltieren zufallen, sind zudem durchaus verschieden. Man hat auch die Frage aufgeworfen, ob die Tiere ihr, das Hämatin enthaltende, Hämoglobin nicht aus den Zersetzungsprodukten des mit der Pflanzennahrung aufgenommenen Chlorophylls aufbauen.

Fluoreszenz

Chlorophylline, Xanthophylle und Karotine.

Die grünen Pigmente sind es allein, denen eine Rolle bei der Arbeit zufällt, welche die Chlorophyllkörper mit Hilfe des Sonnenlichtes in der Pflanze leisten; bei alledem beträgt ihre Menge in intensiv grün gefärbten Laubblättern nur 0,5 bis 1 % von deren Trockensubstanz. Die gelben Pigmente sind an der spezifischen Arbeit der Chlorophyllkörper nicht beteiligt. Wäre dem anders, so müßten auch gelbe Blumenblätter, die zumeist dieselben Xanthophylle wie die Laubblätter führen, zu den gleichen Leistungen wie sie befähigt sein, was

Die Rolle der Chlorophyllpigmente.

nicht zutrifft. Auch das Chlorophyll bedarf aber, um sich zu betätigen, der lebendigen, protoplasmatischen Unterlage des Chlorophyllkörpers. Man hielt es bisher für das Wahrscheinlichste, anzunehmen, daß das Chlorophyll, dieser lebendigen Unterlage gegenüber, die Rolle eines Sensibilisators spielt, ähnlich jener von Eosin oder anderen Anilinfarben in den orthochromatischen, photographischen Platten. Durch Zusatz dieser Farbstoffe macht man die gebräuchlichen, bromsilberhaltigen, photographischen Platten für Lichtstrahlen empfindlich, die sonst nicht auf sie wirken. So sollte auch das Verhältnis des Chlorophylls zu seinem protoplasmatischen Träger sein. Die Fortschritte der Chlorophyllchemie eröffnen jetzt aber auch andere Möglichkeiten, sich die Rolle, die dem Chlorophyll in der lebendigen Unterlage zufällt, vorzustellen. Seitdem der Magnesiumgehalt des Chlorophylls sichersteht, wird man nämlich dahin geführt, Vergleiche zwischen ihm und gewissen metallorganischen Magnesiumverbindungen, mit deren Hilfe sich leicht organische Synthesen durchführen lassen, anzustellen. Solche Dienste könnte das magnesiumhaltige Chlorophyllin im Chlorophyllkorn leisten. — Man hat sich vielfach bemüht, die photochemische Synthese der Kohlenhydrate, also jenes Ergebnis, zu welchem die Lichtarbeit des Chlorophyllapparates in der lebendigen Pflanze führt, mit und ohne Hilfe von Chlorophyllösungen, außerhalb des Pflanzenkörpers zu erreichen.* So gelang es durch Verwendung stiller elektrischer Entladungen, bei welchen ultraviolette Strahlen auftreten, als Energiequelle, Kohlensäure und Wasser zu Formaldehyd zu vereinigen, und durch Polymerisation des Formaldehyds mittels Alkali Kohlenhydrate sich aufbauen zu lassen. Doch über die Mittel, deren sich die Pflanze bei der Photosynthese bedient, vermögen wir noch immer keine sicheren Angaben zu machen.

Die photochemische Synthese außerhalb der Pflanze.

Die Chlorophyllkörner lassen bei sehr starker Vergrößerung meist einen porösen Bau erkennen, und dann stellte man auch fest, daß es ihre Poren sind, die den grünen Inhalt führen. Zudem sieht man bei der großen Mehrzahl der höher organisierten Pflanzen noch größere, farblose Einschlüsse in den Chlorophyllkörnern. Es sind das Stärkekörner, die uns schon früher in ihnen auffielen. Sie stellen das erste geformte Produkt jener photochemischen Synthese dar, bei welcher der Chlorophyllapparat der Pflanzen, unter Verwendung der Energie der Sonnenstrahlen, aus Kohlensäure und Wasser, unter Abspaltung von Sauerstoff, Kohlenhydrate produziert. Man hält es heute für das Wahrscheinlichste, anzunehmen, daß bei diesem Vorgang Formaldehyd entsteht, der zu Zucker polymerisiert wird. Formaldehyd ist freilich eine für lebende Wesen sehr giftige Substanz, von der V. Grafe aber neuerdings zeigen konnte, daß sie von den grünen Pflanzenteilen, selbst in bedeutenderen Mengen, vertragen wird. Entsteht mehr Zucker, als gleichzeitig abgeleitet werden kann, bzw. steigt die Konzentration der Zuckerlösung in der ihn produzierenden Zelle über ein bestimmtes Maß hinaus, so wird ein Teil von ihm in Stärke verwandelt. Dazu müssen mehrere Zuckermoleküle zusammentreten, um die hochmolekulare Stärke zu bilden, was unter Wasseraustritt geschieht. Verschiedene monokotyle Gewächse lassen es bei der Zuckerbildung bewenden; bei ihnen würden wir daher

Bau der Chlorophyllkörner.

Die photochemische Synthese in der Pflanze.

Bildung der Stärke

keine Stärke in Chlorophyllkörnern vorfinden. Doch auch bei den Pflanzen, die dort Stärke erzeugen, wird diese, wenn der Gehalt an Zucker in der Zelle sinkt, in solchen wieder zurückverwandelt, was durch den Einfluß von Enzymen, unter Wasseraufnahme, d. h. Hydrolyse, geschieht. Daher die Stärke zur Nachtzeit, während welcher die Kohlensäureassimilation stillesteht, die Pflanze somit neuen Zucker nicht hinzubildet, aus den Chlorophyllkörnern schwindet. Um Stärke in den Chlorophyllkörnern anzutreffen, dürfen wir also unsere Beobachtung nicht zu früh am Morgen anstellen, müssen der Pflanze vielmehr Zeit für Neuerzeugung von Stärke lassen. Wintergrüne Gewächse sind zur Winterzeit, nach Lidforß, zuckerreich, doch stärkefrei. Sie erhöhen dadurch ihren Turgor, wodurch die Gefahr des Verwelkens vermindert wird und ziehen daraus auch den weiteren Vorteil, daß der Gefrierpunkt ihres Zellsaftes sinkt.

Die Trockensubstanz einer grünen Landpflanze besteht aus etwa 45% Kohlenstoff, 42% Sauerstoff, 6,5% Wasserstoff, 1,5% Stickstoff und 5% Aschenbestandteilen. Mehr als 90% ihrer Trockensubstanz hat der Chlorophyllapparat dieser Pflanze aus der Kohlensäure der Luft und aus dem Wasser des Bodens hergestellt. Durch die Ansammlung der in dem Chlorophyllapparat der grünen Pflanze erzeugten Kohlenhydrate, wird eine entsprechende Ansammlung von potentieller Energie in ihr bewirkt.

Rotgefärbte Landpflanzen.

Mit der Behauptung, daß die Kohlenstoffassimilation bei unseren Landpflanzen an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden sei, scheint es im Widerspruch zu stehen, daß es so viele Kräuter gibt, die wir zu Teppichbeeten in unseren Gärten verwenden, so manche Sträucher und Bäume, die wir in unseren Anlagen ziehen, deren Laub nicht grün, sondern rot ist. Dessenungeachtet gedeihen diese Pflanzen ersichtlich und nehmen an Größe zu, müssen somit in der Lage sein, sich so wie andre Pflanzen, die grün sind, zu ernähren. In Wirklichkeit rührt das daher, daß auch diese blutfarbigen Gewächse Chlorophyllkörner in ihren Blättern führen, und daß ihre grüne Farbe nur durch den rot gefärbten Zellsaft einer äußersten Gewebeschicht verdeckt ist. Das Grün des Chlorophylls kombiniert sich mit dem Rot des Zellsaftes zu jenem Rotbraun, das diesen Pflanzen die Bezeichnung von Blutpflanzen verschaffte, wie uns das für „Blutbuchen" besonders geläufig ist.

Rot- und braungefärbte Seealgen

Doch wird man sich weiter an solche Gewächse des Meeres erinnern, deren gesamter Körper eine andere Farbe als Grün aufweist. Es handelt sich dabei um die mannigfaltig ausgestatteten Seealgen, Gewächse, die in der äußeren Gliederung ihres Körpers zum Teil auffällig an hoch organisierte Landpflanzen erinnern. Besonders an den Ufern des Mittelmeeres, das nur sehr schwache Ebbe und Flut hat, dürfte es jedem Beobachter auffallen, daß die Vegetation der flachen Stellen fast durchweg grün ist. Nach einem Sturme wird der Strand aber auch von braunen und roten Algen bedeckt sein, die größerer Tiefe entstammen. Statt grüner Körner in ihrem Innern werden die Zellen solcher Algen unter dem Mikroskop braun und rot gefärbte zeigen. Diese anders tingierten Körner verrichten in ihnen aber dieselbe Arbeit, wie anderswo die grünen. Sie danken aber auch tatsächlich ihre Färbung Pigmenten, die mit dem Chlorophyll

nächstverwandt sind. Es ist noch nicht für alle in Betracht kommenden Fälle entschieden, ob es sich um ein Gemisch von Chlorophyll mit anderen Farbstoffen oder einen einheitlichen Farbstoff bei ihnen handelt, einen Farbstoff, der aber leicht Chlorophyll abspaltet. Man braucht in der Tat rote Meeresalgen nur in Süßwasser zu übertragen, damit dieses sich rot färbe, die Algen selbst aber grün werden. Den schönen Farbstoff, der sich solchermaßen den roten Meeresalgen
Phykoerythrin. abgewinnen läßt, hat man Phykoerythrin genannt. Er ist im durchfallenden Lichte rosenrot und im auffallenden orangerot. Es kommt ihm somit, wie dem
Fluoreszenz. Chlorophyll, die sonst nicht eben häufige Eigenschaft der Fluoreszenz zu. Auch die Farbe der braunen Meeresalgen führen die einen auf einen einheitlichen
Phaeophyll. Farbstoff, das Phaeophyll, andere auf ein Gemisch grüner, rotbrauner und gelber Farbstoffe zurück. Tötet man solche braune Algen mit siedendem Wasser, so werden sie grün. — Wir sahen in den oberen Schichten des Meeres die grüne Farbe bei den Algen vorherrschen und fanden das nicht eben auffällig, weil dort ganz ähnliche Beleuchtungsverhältnisse wie auf dem festen Lande herrschen. In dem Maße, als das weiße Tageslicht tiefer ins Wasser dringt, muß es dort eine Änderung in seiner Zusammensetzung erfahren. Denn die Strahlen verschiedener Wellenlängen, aus denen es zusammengesetzt ist, werden vom Wasser ungleich rasch verschluckt. Schon in geringen Tiefen fehlen jene Strahlen in der Beleuchtung, die auf unser Auge den Eindruck von Rot machen. Dann schwindet Gelb, dann Grün; am tiefsten vermögen die blauen Strahlen vorzudringen. Th. W. Engelmann* suchte nun zu begründen, daß die Abweichungen, welche die Meeresalgen in ihren Färbungen von den Landpflanzen zeigen, bedingt seien durch die Verhältnisse der Beleuchtung, unter denen sie leben. Um das Licht, von dem sie erreicht werden, am besten für die Arbeit der Kohlenstoffassimi-
Komplementärfärbung der Seealgen. lation ausnutzen zu können, müßte ihre eigene Färbung die Komplementärfarbe zu jener der Umgebung sein. Dagegen hat man nun manchen Einwand geltend gemacht, vor allem hervorgehoben, daß vielfach rote Meeresalgen auch in geringer Tiefe zwischen grünen anzutreffen sind. Die Anhänger der Engelmannschen Auffassung suchen aber diesen Einwand, so wie andere, dadurch zu entkräften, daß sie geltend machen, die Zusammensetzung des umgebenden Lichtes sei die phylogenetische Veranlassung der gegebenen Algenfarbe gewesen, was aber nicht ausschließe, daß eine so gefärbte Alge dann auch in einem ihr weniger zusagenden Lichte zu existieren imstande sei. Den Nachteil, der ihr dort aus ihrer Färbung erwachse, könnten andere günstige Bedingungen der Umgebung mehr oder weniger ausgleichen. Ja, Ernst Stahl möchte die Engel-
Das Grün der Landpflanzen als Anpassung. mannschen Deutungen auch auf die Landpflanzen ausdehnen. Deren grüne Farbe sei auch als Anpassung an die auf unserem Erdball herrschenden Beleuchtungsverhältnisse aufzufassen, als Anpassung an das bei seinem Gang durch die Atmosphäre und ihre Einschlüsse modifizierte Sonnenlicht. Die Laubblätter unserer Landpflanzen erscheinen uns grün, weil der größte Teil von Rot, sodann Orange, Blau und Violett, durch den Farbstoff ihrer Chlorophyllkörner verschluckt werden, die grünen Strahlen hingegen nicht. Die grünen Strahlen sind aber jene, die in unserem Tageslicht am schwächsten vertreten

sind. Im direkten Sonnenlicht, das die Landpflanzen trifft, herrschen die roten und gelben Strahlen vor, im zerstreuten Tageslichte die blauen und violetten; dagegen treten die von der Atmosphäre absorbierten ultraroten und die grünen Strahlen merklich zurück. Noch weiter würde die Anpassung reichen, wenn die Pflanze auch die grünen Strahlen verschlucken möchte und demgemäß eine graue Farbe besäße. Doch dann wäre, wie Ernst Stahl des näheren ausführte, ihr Körper, bei intensiver Bestrahlung, zu sehr der Gefahr der Versengung ausgesetzt. Im direkten Sonnenlichte verwertet tatsächlich ein grüner Pflanzenteil nur einen Bruchteil der auffallenden Energie für die Arbeit der Kohlensäureassimilation, in bestimmten Fällen bloß etwa 0,5%.

Herbstfärbung des Laubes.

Die schönen Laubfärbungen der Holzgewächse, die unserer Landschaft im Spätherbst einen so hohen Reiz verleihen, rühren von Veränderungen her, die sich in den Geweben der Blätter vollziehen, wenn sie am Ende ihrer Lebensaufgabe stehen. Ihre Chlorophyllkörner werden dann desorganisiert, und was an ihren Abbauprodukten sowie sonstigen Bestandteilen der Protoplasten für den fortlebenden Pflanzenkörper Wert hat, wird nach diesem abgeleitet. In den schließlich nur noch mit vorwiegend wässerigem Inhalt erfüllten Zellräumen sieht man einige Öltröpfchen und Kristalle, außerdem gelbe, stark lichtbrechende Kugeln. Das Laub erscheint dann gelb, in satten, oft schon aus weiter Ferne leuchtenden Tönen. Andere Gewächse treten uns mit roten Herbstfärbungen entgegen, dies vornehmlich dann, wenn der Zuckergehalt ihrer Blätter verhältnismäßig groß war. Der Saft in den Zellen nimmt unter solchen Umständen eine rote Färbung an. Bei starker Insolation werden die Herbsttöne des Laubes besonders kräftig. Wunderbar ist das Bild, das sich um jene Zeit im Hochgebirge dem Wanderer offenbart. Das leuchtende Gelb, das brennende Rot und das rotschimmernde Braun des Laubes an den Sträuchern ersetzen ihm jetzt die fehlenden Blüten. — Nicht um eine Farbenänderung des abzuwerfenden Laubes handelt es sich hingegen bei solchen Nadelhölzern, deren Blätter in unseren Gärten im Winter sich bräunen. Im Frühjahr sieht man die nämlichen Blätter wieder ergrünen. Ihr Chlorophyll hatte zeitweise, wohl um sich besser gegen den Einfluß des Lichtes während der winterlichen Ruhezeit zu schützen, diese Veränderung erfahren, um hierauf seine ursprüngliche Farbe wieder anzunehmen. Anders das Braunwerden absterbender Laubblätter, das eine Zersetzungserscheinung ist, bei welcher braune, wasserlösliche Farbstoffe auftreten.

Chromatophoren.

Die Chlorophyllkörper der grünen Pflanzen, sowie die ihnen entsprechenden, der Kohlenstoffassimilation ebenfalls dienenden, anders gefärbten Gebilde, die uns bei Seealgen entgegentraten, stellen nur ein bestimmtes Endglied der Entwicklung vor, welche die Chromatophoren der Pflanzen einschlagen können. Unter dem Begriff Chromatophoren faßt man alle die als Chloro-, Chromo- und Leukoplasten bezeichneten Formelemente pflanzlicher Zellen zusammen. Ihren Ursprung finden diese Gebilde, nach den Ergebnissen der neuesten Forschung, in jenen winzigen Anlagen, die wir bereits als Chondriosomen innerhalb der embryonalen Zellen kennen gelernt haben.* Die hantelförmigen Gestalten, die sich unter ihnen einstellen (Fig. 4), sind Teilungszustände, die mit

einer Trennung der angeschwollenen Enden abgeschlossen werden. Aus diesen Anlagen gehen in älteren, vom Licht betroffenen Zellen, sofern die sich an der Arbeit der Kohlenstoffassimilation beteiligen sollen, die verschieden ausgestalteten Chlorophyllkörper, d. h. die Chloroplasten, hervor. In Blumenblättern und Früchten mit einer bestimmten, von der grünen abweichenden Färbung haben sich diese Anlagen zu Chromoplasten ausgebildet. Sie erscheinen gelb oder orange und verdanken diese Färbung ganz ähnlichen Pigmenten, wie es jene sind, die den gelben Bestandteil der Chloroplasten ausmachen. Chlorophylline erzeugen sie nicht. Sie bedürfen ihrer nicht für ihre Aufgabe, die nur darin bestehen soll, die Sichtbarkeit der betreffenden Pflanzenteile zu erhöhen. Das tun sie entweder für sich allein oder in Verbindung mit Farbstoffen, die der Zellsaft in Lösung enthält. Diese Chromoplasten können Körnerform haben, in ihrer Gestalt aber auch mehr oder weniger den Kristallen gleichen. Letzteres geschieht dann, wenn ein Teil des Eiweißes, das an dem Aufbau ihres protoplasmatischen Körpers beteiligt ist, oder des Farbstoffes, der sie tingiert, auskristallisiert. Die Blütenfarben dienen zur Anlockung der Insekten, welche den Honig in den Blüten sammeln und zugleich unbewußt deren Bestäubung vermitteln. Gefärbte Früchte fallen Tieren schon aus der Ferne auf, werden von ihnen verzehrt, und die Samen, soweit sie dabei unversehrt bleiben und den Körper des Tieres unbeschädigt verlassen, verbreitet. Man hat festgestellt, daß Vögel die Samen verzehrter Früchte nicht selten schon nach fünf Minuten wieder ausbrechen, und daß solche Samen auch nicht mehr als eine halbe bis anderthalbe Stunde in deren Darm verweilen. Für manche Samen ist nachgewiesen, daß diese durch Passage des Darmkanals von Vögeln und Säugern an Keimfähigkeit gewinnen. Die Färbung der Früchte pflegt sich erst dann einzustellen, wenn ihre Samen reifen, dann auch erst werden sie schmackhaft. Im Innern des Pflanzenkörpers, dort wo das Licht sie nicht erreicht, Stärke aber als Reservestoff deponiert werden soll, bilden sich die Anlagen der Chromatophoren zu Leukoplasten aus. Wie der Name es schon verrät, bleiben die Leukoplasten ungefärbt. Sie zeigen kugelige, scheibenförmige oder elliptische Gestalten, werden in ihrem Aussehen unter Umständen auch durch auskristallisierendes Eiweiß beeinflußt. Es fällt ihnen in den Reservestoffbehältern die Aufgabe zu, aus der Zuckerlösung, die ihnen zugeführt wird, Stärkekörner zu bilden. In ihrem Innern werden diese als winzige Gebilde angelegt, die weiter wachsen und bei manchen Pflanzen so ansehnliche Größe erreichen, daß man sie als weiße Punkte mit dem bloßen Auge schon unterscheiden kann. Den Nachweis ihrer Verwandtschaft mit den Chloroplasten vermögen selbst die Leukoplasten der ausgeprägtesten Reservestoffbehälter unter Umständen noch zu erbringen. Eine Kartoffelknolle, die man längere Zeit der Wirkung des Tageslichtes aussetzt, ergrünt an der beleuchteten Seite. Man kann dann feststellen, daß es dort die Leukoplasten der peripheren Zellschichten sind, die sich grün gefärbt haben, die zugleich auch porös wurden, in einem Worte, den Charakter von Chlorophyllkörnern annahmen.

**Chloroplasten.** **Chromoplasten.** **Leukoplasten.**

**Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung.**

Die Chlorophyllkörner können auch nach ihrer Fertigstellung fortfahren, sich durch Zweiteilung zu vermehren. Das Korn nimmt an Länge zu, schnürt

sich in der Mitte ein und wird schließlich in zwei gleich große Körner zerlegt. In dem Laube immergrüner Gewächse, kann dieser Vorgang über mehrere Vegetationsperioden sich erstrecken und die grüne Färbung der Blätter dadurch verstärken.

Die Mannigfaltigkeit der Kohlenstoffverbindungen.

Wir haben schon darauf hingewiesen, daß der Kohlenstoff wie vorbestimmt war, den Grundstoff des Lebens zu bilden. Denn er ist zu einer besonders großen Zahl von Verbindungen befähigt. Diese stellen chemische Körper von außerordentlicher Mannigfaltigkeit dar, die zudem mehr oder weniger leicht ineinander übergehen. Das gibt der lebenden Pflanze die Möglichkeit, von einigen wenigen Stoffen ausgehend, überaus zahlreiche Körper aufzubauen, die entsprechend ihrer chemischen Verschiedenheit auch durch besondere physikalische Eigenschaften sich auszeichnen.

Organische und anorganische Kohlenstoffverbindungen.

Dazu verwendet die Pflanze, und in weiterer Instanz auch das Tier, nur die von der Pflanze erzeugten, daher als organische bezeichneten Kohlenstoffverbindungen, welche, um es allgemeinverständlich auszudrücken, „verbrannt" werden können, also einen Energievorrat darstellen. Das ist bei den „anorganischen" Kohlenstoffverbindungen nicht der Fall, womit ein physiologisch grundsätzlicher Unterschied zwischen ihnen bedingt wird.

Stärke.

Wir sahen bei der Arbeit des Chlorophyllapparats der grünen Pflanzen im Lichte Zucker entstehen und diesen Zucker sich dann innerhalb der Chlorophyllkörner als Stärke gewissermaßen niederschlagen. Es ist für die Pflanze sicherlich das Vorteilhafteste, ein Assimilationsprodukt, das nicht unmittelbare Verwendung findet, auch nicht rasch genug fortgeleitet werden kann, in einen festen Zustand überzuführen. Denn in diesem Zustand beansprucht es den geringsten Raum, ist zugleich am indifferentesten. Die Zunahme des Zuckers in der Zelle steigert den osmotischen Druck in ihr über das zulässige Maß. Durch seine Überführung in Stärke wird dem abgeholfen. Daher etwa 80 Prozent aller höher organisierten Pflanzen zu diesem Mittel greift und zur Zeit starker Assimilation Stärke in ihren Chlorophyllkörnern ablagert. Der Chlorophyllapparat wird aber nicht dauernd durch diese Stärke belastet. Des Nachts findet sie Zeit, mehr oder weniger vollständig aus den Chlorophyllkörnern auszuwandern, wobei der aus ihr wiedererzeugte Zucker nach Orten des Verbrauchs oder Orten der Aufbewahrung, den Reservestoffbehältern, den Weg einschlägt. Auf diesem Wege wird er, sobald seine Zufuhr über die Abfuhr dominiert, mit Hilfe von Chloro- oder Leukoplasten wieder in kleine Stärkekörner umgesetzt, die daher oft als „transitorische" Stärke seine Leitungsbahnen bezeichnen.

Erst in den Reservestoffbehältern, soweit diese die ihnen zugeführte Zuckerlösung in Form von Stärke speichern sollen, werden in Leukoplasten umfangreichere Stärkekörner erzeugt, die nach Größe, Form und innerem Bau oft charakteristische Merkmale darbieten. Jeder Schnitt, den wir durch eine Kartoffelknolle ausführen und bei hinreichender Vergrößerung untersuchen, zeigt uns alles Gewebe vollgepfropft mit Stärke. Die Körner sind hier verhältnismäßig groß (Fig. 5), denn ihre Länge beträgt bis 0,09 mm und kann bei bestimmten Kartoffelsorten selbst auf das Doppelte steigen. Hätten wir Schnitte durch den

Wurzelstock des Riesenblumenrohrs, *Canna gigantea Desf.**, vor Augen, so würden uns diese bis 0,175 mm große Stärkekörner vorführen, mit die allergrößten, welche das Pflanzenreich aufzuweisen hat. Solche Körner lassen sich schon einzeln mit dem bloßen Auge unterscheiden. Im allgemeinen begnügen sich die Pflanzen aber, auch in ihren Reservestoffbehältern, mit Stärkekörnern von weit bescheideneren Dimensionen, die bis auf 0,002 mm zurückgehen. Die Stärkekörner pflegen mehr oder weniger deutliche Schichtung zu zeigen; es kann diese Schichtung zentrisch oder exzentrisch sein. Unsere Weizen- und Roggenstärke ist zentrisch gebaut, d. h. der Bildungskern, um den sich die Schichten während der Größenzunahme des Korns lagerten, liegt annähernd in der Mitte. Diese Körner sind linsenförmig, ihr größter Durchmesser schwankt um 0,04 mm. Stets sieht man viel kleinere, eckige Stärkekörner zwischen diesen größeren liegen. Die Kartoffelstärke ist eiförmig, meist deutlich und zwar stark exzentrisch geschichtet. Zwischen den einfachen Körnern weist sie auch einzelne zusammengesetzte Körner auf, die aus zwei oder drei zu einer Einheit verbundenen Körnern bestehen. In der Erbse fänden wir ovale, deutlich zentrisch geschichtete Körner vor, die bis 0,065 mm lang werden und radiale Risse aufweisen. Ein Haferkorn würde uns in entsprechend ausgeführten Schnitten ellipsoidische, bis 0,05 mm lange Stärkekörner zeigen, jedes Korn aus 200 bis 300 Teilkörnern zusammengesetzt sein und leicht in sie zerfallen. Diese Beispiele glaubte ich aufzählen zu müssen, um zu zeigen, daß man verschiedene Stärkesorten unter dem Mikroskop unterscheiden kann, was für die Nahrungsmittelforschung oft von großer Bedeutung ist. Freilich kann die mikroskopische Untersuchung in bestimmten Fällen auch versagen, so z. B. wenn es die sehr ähnliche Weizen- und Roggenstärke zu unterscheiden gilt. Da muß man nach anderen Anknüpfungspunkten für die Bestimmung suchen.

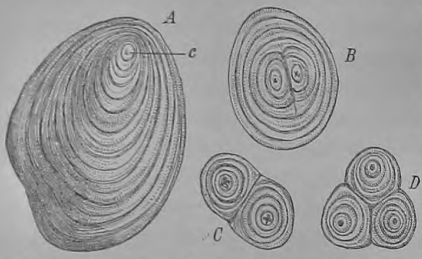



Fig. 5. Stärkekörner aus der Kartoffelknolle. *A* ein einfaches, *B* ein halbzusammengesetztes Stärkekorn, *C* und *D* ganz zusammengesetzte Stärkekörner. *c* der Bildungskern des Stärkekornes. Vergr. 540.

Um die Stärke aus den pflanzlichen Reservestoffbehältern zu befreien, verreibt man das Gewebe mit Wasser und trennt die Stärke von der „Pulpe" durch Sieben und Schlämmen. So gewinnt man die Kartoffelstärke des Handels, während bei der Herstellung von Getreidemehl das die Stärke führende Gewebe mit zermahlen wird. In der Kartoffelknolle stellt die Stärke 25 Prozent des Gesamtgewichts dar, beim Weizenkorn sogar 70 Prozent der Trockensubstanz.

Man weiß, daß die Stärke zu durchscheinendem, gallertartigem Kleister verquillt, wenn man sie im Wasser auf 60 bis 70° C erhitzt. Mit Jodlösung behandelt wird sie blau, bei Überschuß von Jod fast schwarz. Doch gibt es auch solche, ebenfalls als Stärke in den Pflanzen bezeichnete Körner, die durch Jod

nicht blau, sondern weinrot gefärbt werden. So verhält sich unter anderen die sogenannte Klebstärke, die bestimmten Sorten von Reis eigen ist und den Japanern zur Kleisterbereitung dient.

Wir stellten fest, daß eine Mehrzahl von Traubenzuckermolekülen sich verbindet, um das Stärkemolekül zu bilden. Wir haben es somit bei der Stärke chemisch mit einem Polysaccharid zu tun. Bei der Rückverwandlung der Stärke in Zucker ist als erstes Enzym die Diastase tätig. Sie stellt ein Gemenge von zwei Enzymen, der Amylase und der Maltase dar. Die Amylase zerlegt die Stärke durch Spaltung ihres Moleküls unter Wasseraufnahme, d. h. durch Hydrolyse, in Maltose, einen Malzzucker, dessen Moleküle, so lehrt uns die Chemie, aus zwei Traubenzuckermolekülen bestehen. Die Maltase vergreift sich an dem Malzzucker und spaltet ihn in Traubenzucker. An der Herstellung von Stärkekörnern aus Zucker sind in der Pflanze lebende, protoplasmatische Gebilde, die Chromatophoren, beteiligt. Die Spaltung der Stärke durch die wirksamen Enzyme läßt sich ebenso auch außerhalb des pflanzlichen Organismus durchführen. Bei ihrem Eingreifen handelt es sich um Wirkungen, die denen der sogenannten „Katalysatoren" ähnlich sind, und deren Wesen darin besteht, daß sie durch ihre Anwesenheit langsam verlaufende, chemische Prozesse beschleunigen. Sie wirken schon in äußerst geringen Mengen ein, so daß ein Gewichtsteil Diastase zwei Tausend Gewichtsteile Stärke zerlegen kann. — Viel Arbeit ist darauf verwendet worden, festzustellen, ob die Stärkekörner, wie sie die Pflanzen uns liefern, aus einem einheitlichen chemischen Stoff oder aus verschiedenen solchen, nächstverwandten Stoffen sich aufbauen. Der Hauptbestandteil der gewöhnlichen Stärkekörner ist sicherlich die sogenannte Amylose, jenes Polysaccharid, das uns schon bekannt ist. Untersuchungen aus letzter Zeit suchen es nun wahrscheinlich zu machen, daß die bisher angenommene Verschiedenheit unter den, in den Aufbau eines jeden Stärkekorns eingehenden, Substanzen nur bedingt sei durch eine verschiedene Einlagerung von Mineralstoffen in die Amylose.* Stärkekörner, die mit Jod rote Färbungen annehmen, dürften dies ihrem Gehalt an dextrinartigen Körpern verdanken.

Den Bau der Stärkekörner hat man mit dem der Sphärite verglichen, d. h. von Kristallkugeln, die aus radial angeordneten, in Schichten gelagerten Kristallnadeln zusammengesetzt sind. Die lebendige Substanz der Leukoplasten, in welcher dieser Kristallisationsvorgang sich vollzieht, läßt ihn aber nicht unbeeinflußt, wie das ja der Umstand lehrt, daß die Ausgestaltung der Stärkekörner, je nach ihrem Ursprung, spezifische Verschiedenheiten zeigt. Die Annahme, daß ein Kristallisationsvorgang die Grundlage für die Stärkeform abgibt, wird dadurch gestützt, daß auch ein der Stärke nächstverwandtes Polysaccharid, das Inulin, das ihre Stelle in den Reservestoffbehältern der Kompositen, beispielsweise der Georginenknollen, einnimmt und dort in gelöstem Zustand gespeichert wird, beim Auskristallisieren Sphärite bildet. Dieses Auskristallisieren wird künstlich, etwa durch Einlegen inulinreicher Gewebe in 50prozentigen Alkohol veranlaßt. Es vollzieht sich somit ohne das Eingreifen von Lebensvorgängen und liefert demgemäß ausgeprägte Kristallkugeln.

Kleber oder Aleuron.

Wenn wir einen dünnen Querschnitt durch ein Weizenkorn (Fig. 6), einen Schnitt, der mindestens an einzelnen Stellen auch die Außenschale in sich faßt, mit Jodlösung behandeln, so sehen wir, daß in einer Zellschicht, die dicht unter dieser Schale liegt, die vorhandenen, kleinen Körnchen sich nicht blau, sondern gelbbraun färben. Diese Körner stellen Kleber oder Aleuron dar. Erst auf die Kleberschicht folgt im Weizenkorn nach innen das stärkeführende Gewebe. Der Kleber oder Gluten ist ein Eiweißstoff, der demgemäß, so wie andere Eiweißstoffe, eine gelbbraune Färbung mit Jod annimmt. In diesem Falle zeigt der Kleber die Gestalt kleiner Körnchen. Diese Körner gehen aus Vakuolen des Zytoplasmas hervor, die sich mit Eiweißlösungen füllten, und deren Eiweiß bei steigender Konzentration der Lösung, und infolge des durch das Austrocknen der reifenden Frucht veranlaßten Wasserverlustes, schließlich in fester Form erstarrte. Diese Kleberschicht, die in unseren Getreidekörnern das innere, stärkehaltige Gewebe deckt, wird beim Mahlen mitsamt der Schale als Kleie von ihm getrennt. Am vollständigsten geschieht das beim Verfahren, das jetzt allgemein beim Mahlen der Weizenkörner befolgt wird. Dadurch büßt das Mehl annähernd vollständig die durch den Kleber vertretenen Eiweißstoffe ein. Das bedeutete aber bis jetzt insofern nicht einen Verlust an Nährwert für das Mehl, als bei dem üblichen, trockenen Vermahlen der Kleie die Aleuronzellen nicht zermalmt werden, man das Aleuron aus ihnen somit nicht befreit. Bleiben aber die Aleuronkörner von den Membranen ihrer Zellen umschlossen, so kommt es nicht zu ihrer Ausnutzung im Verdauungskanal des Menschen. Erst neuerdings gelang es, durch nasse Kleievermahlung die Aleuronzellen zu öffnen. Die so erhaltene, breiartige Masse wird getrocknet, dann für sich nochmals vermahlen und dem übrigen Mehle zugesetzt. Sie wird nunmehr verdaut so wie das übrige Mehl. Das aus solchem Mehl hergestellte Brot ist aber dunkler. — Eiweiß wird als Reservestoff im Samen oft deponiert. Chemisch handelt es sich hierbei im allgemeinen um Eiweißstoffe, die als Globuline bezeichnet werden, und die man außerdem als Legumin in den Erbsensamen, Konglutin in Lupinensamen, Edestin in fetthaltigen Samen, u. dgl. m. unterscheidet. Fettes Öl ist neben dem Aleuron in dem Gewebe trockener Samen aufgespeichert. In lehrreicher Form würde uns diese Erscheinung bei der Untersuchung von Schnitten durch Rizinussamen entgegentreten (Fig. 7). Wir bekämen dort verhältnismäßig große, ellipsoidische Aleuronkörner zu sehen, zudem in jedem dieser Körner einen Eiweißkristall und ein Kügelchen, das aus dem Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling besteht.

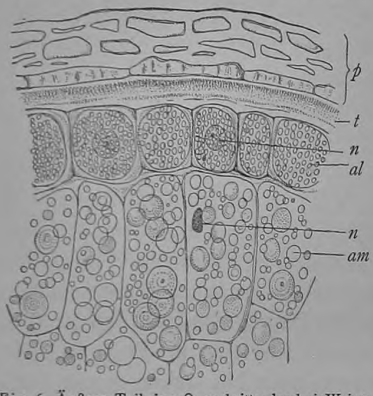



Fig. 6. Äußerer Teil eines Querschnittes durch ein Weizenkorn (Triticum vulgare). *p* Fruchthülle, *t* Samenhaut. An die Samenhaut grenzt das Endosperm. In diesem *al* Aleuronkörner, *n* Zellkern, *am* Stärkekörner. Vergr. 240.

Eiweißkristalloide.

Ein Teil des Eiweißes ist also in diesem Falle auskristallisiert zu recht interessanten Gebilden, die Kristallform haben, dessenungeachtet quellbar sind und nach Art sonstiger Eiweißkörper Farbstoffe aufspeichern. Man hat sie daher von den echten Kristallen als Kristalloide unterschieden. In ihrer Gestalt entsprechen sie aber durchaus echten Kristallen, die A. F. W. Schimper durch Anwendung der in der Mineralogie üblichen Methoden bei Rizinus als „isotrope Kristalloide regulär tetraëdrisch-hemiëdrischer Symmetrie" bestimmen konnte. Das Zytoplasma, in welches die Aleuronkörner bei Rizinus eingebettet sind, führt reichliche Mengen von Öl, dem bekannten Rizinusöl, das sich, durch das Wasser, in welchem wir unsere Schnitte untersuchten, aus diesen verdrängt, an den Rändern in großen, stark lichtbrechenden Tropfen sammelt. — In saftigen Reservestoffbehältern, sofern diese auch Eiweiß speichern, ist dieses im Zellsaft gelöst. Dieses Eiweiß kann man auch in einer Kartoffelknolle nachweisen, wenn man auf dünne, durch sie geführte Schnitte Alkohol einwirken läßt. Es bildet sich dann ein feinkörniger Niederschlag in den Zellen, der aus diesem Eiweiß und in naher Beziehung zu ihm stehenden Amiden besteht.

Mobilisierung des Eiweißes.

Wir wissen bereits, daß die Eiweißsynthese in den Pflanzen sich auch ohne Zutun des Lichtes vollzieht. Die zu dieser Synthese erforderliche Energie gewinnen die grünen Pflanzen ihren Kohlenhydraten ab. Das Eiweiß kann, als kolloider Körper, nicht die Membranen der Zellen passieren. Die Landpflanzen, ja schon gewisse Abteilungen massigerer Seealgen, bilden für den direkten Transport von Eiweiß bestimmte Zellenzüge aus, die durch offene Poren miteinander kommunizieren. Wir werden uns später mit ihnen beschäftigen. Um durch geschlossene Membranen wandern zu können, muß das Eiweiß wieder „abgebaut" werden. Die Zerlegung seines Riesenmoleküls in kleinere Moleküle geht auf hydrolytischem Wege vor sich, wie die der hochmolekulären Stärke, wenn sie wandern soll. Sie erfolgt ebenfalls unter dem Einfluß von Enzymen, und zwar ganz ähnlicher, proteolytischer Enzyme, wie es auch jene sind, die in den Verdauungswegen des tierischen Körpers die als Nahrung aufgenommenen Eiweißkörper zerlegen. In den grünen Pflanzen treten unter den für die Wanderung bestimmten, aus fortgesetzten Spaltungen hervorgegangenen Abbauprodukten des Eiweißes besonders auffällig die Amide hervor, unter ihnen am häufigsten das Asparagin, d. h. das Amid der Aminobernsteinsäure. Doch scheinen in diesen Amiden nicht mehr die primären Abbauprodukte des Eiweißes, sondern aus diesen durch neue Synthesen wieder hergestellte Körper vorzuliegen. Bei Sauerstoffabschluß findet nur die primäre Eiweißhydrolyse statt, und es stellen sich als Produkte dieser, Tyrosin und Leuzin, und nur ganz unbedeutende Mengen von Asparagin ein. Bei Luftzutritt hingegen, somit wenn Sauerstoff zur Verfügung steht, geht aus diesen primären Produkten durch synthetische Reaktion Asparagin hervor. Das Asparagin führt den Namen nach den Spargelsprossen, die man für kulinarische Zwecke vergeilen

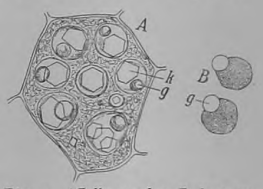



Fig. 7. *A* Zelle aus dem Endosperm von Ricinus communis unter Wasser beobachtet. *B* einzelne Aleuronkörner unter Olivenöl. *k* Eiweißkristalle, *g* Globoid. Vergr. 500.

läßt, und aus denen man es zuerst gewann. In Spargelstücken, die man in Alkohol einlegt, bilden sich Sphärokristalle von Asparagin, welche beweisen, daß hier ein kristalloider, also für die Wanderung durch Membranen wohl geeigneter Körper vorliegt. Man hat daher die Rolle des Asparagins für die Beförderung von Eiweißkörpern mit jener des Zuckers bei dem Transport der Kohlenhydrate verglichen.* Die an geeignete Orte beförderten Abbauprodukte der Eiweißkörper werden dort zu deren Wiederaufbau verwendet. Fehlen die hierzu nötigen Kohlenhydrate, so häuft sich das Asparagin an solchen Stellen an. So in den vergeilten Spargelsprossen, die in der Dunkelheit erzogen werden, nicht ergrünen und daher aus Mangel an Chlorophyll und Licht keine Kohlenhydrate bilden können. — Untersucht man mikroskopisch auf Schnitten Rizinussamen während der Keimung, so sieht man in dem Maße, als letztere fortschreitet, die Aleuronkörner schwinden. Sie werden mit Hilfe von Enzymen abgebaut und der Reservestoff, den sie darstellen, wird in solcher Weise mobilisiert.

Abbau und Synthese im tierischen Körper.

Wie die Pflanze die Kohlenhydrate und die Eiweißstoffe mit Hilfe von Enzymen abbaut, um aus diesen Bausteinen erst wieder die Substanz ihres Körpers aufzubauen, oder sie als Energiequellen zu benutzen, so tut dies auch das Tier. Es herrscht in dieser Beziehung zwischen der Tätigkeit pflanzlicher und tierischer Protoplasten die größte Übereinstimmung. Auch im tierischen Körper geht eine Zerlegung der großen Moleküle der aufgenommenen Nahrungsstoffe durch Hydrolyse, ihrem Wiederaufbau durch Synthese voraus. Aus diesem Nachweis, der im besondern durch Emil Abderhalden geführt wurde, hat sich ergeben, daß die synthetische Leistungsfähigkeit des tierischen Körpers weit größer ist, als man noch bis vor kurzem angenommen hat. Es ist Emil Abderhalden auch durch direkte Versuche gelungen, die komplizierten Verbindungen der Nahrungsmittel durch ihre chemischen Bausteine zu ersetzen, und da die Chemie diese bereits aus anorganischen Stoffen künstlich herzustellen vermag, so ist damit auch eine künstliche Ernährung der Tiere mit Umgehung der Pflanze theoretisch gelungen. Nur theoretisch, denn praktisch wird auch weiterhin die Pflanze fortfahren, die Ernährerin des Tieres zu sein, da ihre Arbeit in Schaffung der Kraftquellen durch Verwertung des Sonnenlichtes, so wie das schon für die künstliche Synthese der Eiweißkörper betont wurde, die billigsten, und man darf wohl auch annehmen, die schmackhaftesten Nahrungsmittel liefern wird.

Eingreifen der Bakterien in den Kreislauf der organischen Substanz.

Wie übrigens die grünen Pflanzen des Beistandes solcher Bakterien bedürfen, welche die Stickstoffverbindungen, die den Stoffwechselprodukten der Tiere und den Leibern toter Tiere und Pflanzen entstammen, zu Salpetersäure oxydieren, die der grünen Pflanze im Salpeter als Stickstoffquelle dient, so vermögen die höher organisierten Tiere andererseits, allem Anschein nach nicht, das in größter Menge von den grünen Pflanzen erzeugte Kohlenhydrat, die Zellulose, zu verwerten, ohne Mithilfe der ihren Darm bewohnenden Bakterien.

Kalziumoxalat.

Da wir das Ziel verfolgen, zunächst die geformten Einschlüsse pflanzlicher Zellen kennen zu lernen, so wenden wir uns jetzt an den oxalsauren Kalk, dessen Kristalle als eine äußerst häufige Erscheinung in pflanzlichen Geweben

gelten müssen. Selbst solche Pflanzen, die als kalkfeindlich bekannt sind, die dementsprechend kalkarme Standorte bevorzugen, nehmen erhebliche Mengen gelöster Kalksalze aus dem Boden in ihren Körper auf. In diesem wird aber meist der größte Teil des Kalkes durch Oxalsäure, welche die Protoplasten nach Bedarf hierfür bilden, in der Form von sehr schwer löslichem Kalziumoxalat gebunden. Man findet dieses dann im Innern der Zelle deponiert oder in deren Membran eingelagert vor. Protoplasten, die als Behälter von Kalziumoxalat fungieren, sterben meistens alsbald ab. Das Kalziumoxalat kann mit sehr zahlreichen und winzigen Kristallen seinen Behälter füllen und stellt dann den sogenannten Kristallsand dar. Oder es hat sich zu einem einzigen, verhältnismäßig großen Oktaeder, oder einer morgensternförmigen Kristalldruse, oder endlich zu einem Bündel nadelförmiger Kristalle geformt. Ganz allgemein bleibt das Kalziumoxalat von einer weiteren Verwendung im Pflanzenkörper ausgeschlossen, doch hat man, wenn auch nur unter künstlichen Bedingungen, Erscheinungen beobachtet, die seine Wiederauflösung in einer Zelle unter bestimmten Bedingungen nicht mehr als ganz unmöglich erscheinen lassen. Die Auflösung erfolgte aber auch in dem erwähnten Falle nicht, um das Kalziumoxalat wieder in den Stoffwechsel der Pflanze einzuführen, vielmehr nur, weil die Zellen künstlich zu einer bedeutenden Erhöhung ihres osmotischen Druckes veranlaßt wurden. Sie mögen dabei den Säuregehalt ihres Zellsaftes so gesteigert haben, daß dieser das Kalziumoxalat löste. — Doch ein ganz bedeutender, abgeleiteter Nutzeffekt, also ein ökologischer Vorteil, erwächst den Pflanzen, die damit ausgestattet sind, aus den „Raphiden", jenen zuvor erwähnten Kristallnadeln, die in Bündeln innerhalb ihres Behälters liegen (Fig. 8). Wenn solche Raphiden einer Pflanzenart zukommen, hält jedes ihrer Individuen auch zäh daran fest, sie auszubilden. Man kann, wie es durch W. Benecke geschehen ist, die Ernährung einer Pflanze im Versuch durch Darreichung entsprechender Nährstoffe so regulieren, daß die Veranlassung zur Bildung von Oxalsäure für sie wegfällt. Dann kommt es auch nicht zur Bildung von Kalziumoxalat in ihren Geweben, ausgenommen die Raphiden, die auch unter solchen Umständen fast vollzählig sich einstellen. Diese Raphiden schützen aber in wirksamster Weise die Keimlinge und jüngeren Teile einer Pflanze gegen Schnecken, die zu den gefährlichsten Feinden der Pflanzenwelt gehören. Diese Tiere zerkleinern mit ihrer wie eine Raspel wirkenden Zunge das pflanzliche Gewebe, um es zu verzehren, müssen aber an dieser Tätigkeit durch Raphiden, wo solche vorhanden sind, rasch gehindert werden. Denn diese feinen Nadeln bohren sich naturgemäß in die Zunge des Tieres ein. Unter Umständen kann auch der Mensch die Wirkung solcher Raphiden an sich erproben, und zwar dann, wenn er viel Weinbeeren verzehrt hat und deren Haut mit Zunge und Zähnen ausquetschte. Dann stellt sich bei ihm nach einiger Zeit ein Brennen auf Zunge und Gaumen ein, dessen Ursache er sich wohl meist nicht zu erklären weiß. Es




Fig. 8. Eine mit Schleim und einem Raphidenbündel erfüllte Zelle aus der Rinde von Dracaena rubra. *r* das Raphidenbündel. Vergr. 100.

Raphiden.

rührt von den in diese Teile eingedrungenen Kristallnadeln her. Gewisse Weinbeersorten sind besonders reich an Raphiden und daher für Weintraubenkuren nicht geeignet. Zum Unterschied von den meisten anderen, Kalziumoxalatkristalle führenden Zellen behalten die mit Raphiden ausgestatteten ihren lebendigen Zustand bei. Das aus zahlreichen, einander parallelen Nadeln von gleicher Länge zusammengesetzte Raphidenbündel liegt im Protoplasten eingebettet innerhalb einer mit Schleim erfüllten Vakuole.

Besonders eigenartig wird das Verhalten der die Raphiden führenden Zellen bei manchen Arongewächsen (Araceen), so vornehmlich bei *Pistia stratiotes*, einer in den Tropen weit verbreiteten, auf der Oberfläche des Wassers schwimmenden Pflanze, die in unseren „Victoria"-Häusern häufig anzutreffen ist. In Westindien wird diese Pflanze sehr treffend Wasserlattich genannt, da sie in der Tat äußere Ähnlichkeit mit einem Salatkopf zeigt. An Schnitten durch die Blätter dieser Pflanze fallen bei mikroskopischer Betrachtung die Raphidenzellen als spindelförmige Gebilde auf, deren mittlerer Teil zwischen andern Zellen eingefügt ist, welche Lufthöhlen umgeben, deren beide Enden aber frei in diese Lufthöhlen hineinragen (Fig. 9, *A*). An ihren beiden Enden sind die Raphidenzellen nur durch eine sehr zarte Membran abgeschlossen. Wird eine solche Zelle von einem Tier verletzt, so quillt der ihre Raphiden umhüllende Schleim aus und drückt die Raphiden, meist einzeln nacheinander, durch die zarte Wand der Enden nach außen hervor (Fig. 9, *B*). Dieses Abschießen der Nadeln erfolgt mit ansehnlicher Gewalt, kann also das angreifende Tier sehr wohl verwunden. — Da man leicht geneigt sein kann, ökologische Nutzeffekte sich zurechtzulegen, so erlangen sie im wesentlichen erst dann wissenschaftlichen Wert, wenn sie durch Versuche gestützt sind. Dementsprechend war Ernst Stahl bemüht, durch Verfütterung raphidenhaltiger, sowie künstlich von ihren Raphiden befreiter, Pflanzenteile an Schnecken ihren tatsächlichen Schutzwert nachzuweisen. Da aber auch der Ausfall solcher Versuche durch sekundäre Ursachen beeinflußt werden kann, so bleiben sie vielfach nicht unangefochten. Das sollte auch Ernst Stahl erfahren. In der Hauptsache dürfte er aber Recht behalten.

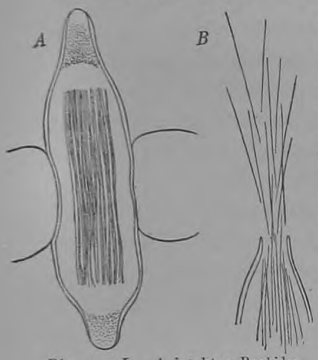



Fig. 9. In *A* intakter Raphidenschlauch im Blatt von Pistia stratiotes. In *B* offenes Ende eines Raphidenschlauches mit teilweise entleerten Raphiden. Nach G. HABERLANDT. Vergr. etwa 150.

Eine Aufzählung aller Stoffe, die in Tropfenform oder gelöst im pflanzlichen Zytoplasma oder Zellsaft vertreten sind, würde fast ins Unendliche anwachsen und hätte an dieser Stelle auch keinen Zweck. Also beschränke ich mich auf die Heranziehung solcher Stoffe, welchen eine besondere Bedeutung im Leben der Pflanze, in physiologischer oder ökologischer Beziehung, zukommt.

Zucker. Welche wichtige Rolle den Zuckerarten hierbei zugefallen ist, wissen wir bereits, ja es läßt sich dreist behaupten, daß sie das vornehmste organische

Nahrungsmittel der lebenden Wesen sind. Sie stellen denjenigen Vorrat an Spannkräften dar, aus dem diese der Hauptsache nach schöpfen, um ihren Lebensunterhalt zu decken. Traubenzucker ist in den meisten pflanzlichen Zellen, nur jene der Pilze ausgenommen, vertreten, auch Rohrzucker sehr verbreitet, Zucker als solcher aber weniger als die Stärke geeignet, in Reservestoffbehältern aufbewahrt zu werden. Denn er nimmt in gelöster Form viel mehr Raum als diese in Anspruch, entwickelt zudem in stärkerer Konzentration zu hohe osmotische Druckkraft. Immerhin haben sich gewisse Pflanzen darauf eingerichtet, Rohrzucker zu speichern, und aus ihnen schöpfen wir unseren Vorrat an kristallinischem Zucker, so aus dem Zuckerrohr und der Zuckerrübe. Wie groß die Zuckerrüben dabei werden, weiß jeder, und wenn in besonders zuckerreichen unter diesen Rüben die Konzentration des Rohrzuckers im Zellsaft bis auf 20 Prozent steigt, so wird dadurch ein Druck erzeugt, der weit über das gewohnte Maß hinausgeht und ganz besondere Anpassungen verlangt. Von dem Traubenzucker, der ein Monosaccharid ist, unterscheidet sich der Rohrzucker dadurch, daß er zwei Zuckermoleküle in einem Molekül vereinigt: er gehört zu den Disacchariden. Er zerfällt in ein Molekül Traubenzucker und ein Molekül Fruchtzucker. Auch diese Spaltung vollzieht sich unter dem Einfluß eines Enzyms, des Invertins (Saccharase). Das entstandene Zuckergemisch wird als Invertzucker bezeichnet. — Schon wesentlich vorteilhafter muß es erscheinen, wenn die Kompositen ihr Kohlenhydrat als Inulin in den Reservestoffbehältern speichern. Zwar ist auch das Inulin dort im Zellsaft gelöst, Inulin.
allein in kolloidaler Form, so daß es durch die Membranen nicht geht und somit ohne Schwierigkeit in der Zelle zurückgehalten werden kann. Andererseits verlangt es, weil gelöst, große Reservestoffbehälter, wie man das an den Wurzelknollen der Georgine oder des Topinambur sieht. Die Konzentration der Lösung kann bis auf 15 Prozent steigen, dann fällt der Zellsaft in den Schnitten auch durch seine stärkere Lichtbrechung auf. Fügt man Alkohol hinzu, so schlägt sich das Inulin in solchen Zellen in Gestalt eines feinen Pulvers nieder. Ersetzt man den Alkohol durch Wasser und erwärmt ein wenig das Präparat, so löst sich der Niederschlag wieder auf. Wir haben schon früher erfahren, daß man das Inulin auch in Sphäriten aus inulinreichen Geweben auskristallisieren lassen kann. Bei der Spaltung zerfällt das Inulin in lauter Fruchtzuckermoleküle, und auch für diese Spaltung ist ein Enzym, die Inulase, notwendig.

Die Flüssigkeit, die den Saftraum der Zelle erfüllt, reagiert für gewöhnlich Organische Säuren im Zellsaft.
sauer, weil sie organische Säuren, bzw. saure Salze dieser Säuren, in Lösung hält. Apfel-, Wein-, Zitronensäure wiegen unter den Säuren vor. Sie stellen, wie oft nachweisbar ist, Produkte unvollständiger Oxydationen des Zuckers bei der Atmung vor. So ist es bei den Fettpflanzen, den sogenannten Sukkulenten, die auf solche Weise einen Verlust an Kohlensäure vermeiden. Darauf müssen sie aber bedacht sein, da ihre dem Leben an trockenen Standorten angepaßten, fleischigen Gewebe und einen festen Abschluß bietenden Oberhäute den Gasaustausch mit der Umgebung erschweren. Daher sie des Nachts die Verbrennung des Zuckers nur bis zur Entstehung organischer Säuren oxydieren und den Vorgang

erst am Tage weiter bis zur Bildung von Kohlensäure fortsetzen, die, statt in die umgebende Atmosphäre wie sonst zu entweichen, von dem Chlorophyllapparat ergriffen und zu erneuter Synthese von Kohlenhydraten verwendet wird. Doch auch in anderen Fällen dürfen die organischen Säuren im Zellsaft als Produkte unvollständiger Oxydation des Zuckers gelten, wobei ihre Aufgabe darin besteht, im Verein mit andern kristalloiden Stoffen, den Turgor der Zelle, dessen hohe Bedeutung uns bereits bekannt ist, zu regulieren. — Rote und blaue Farbstoffe, die in bestimmten Fällen auch dunkelrot, violett, dunkelblau und selbst schwarzblau werden, färben den Zellsaft bunter Pflanzenteile. Man

Anthokyane.

faßt sie als Anthokyane zusammen. Ihre chemische Natur ist wenig aufgeklärt. Sie werden in letzter Zeit als Oxydationsprodukte eines farblosen Chromogens, einer Verbindung, die durch Hydrolyse von Glykosiden entstehen soll, angesehen. Ihre roten Färbungen deuten auf eine saure, die blauen auf eine alkalische Reaktion des Zellsaftes hin. Wie Hans Fitting neuerdings fand, zeigen die in Wasser gelösten Rückstände der Alkohol- bzw. Wasserextrakte solcher Blüten, wenn sie abwechselnd erwärmt und abgekühlt werden, meist reversible Farbenänderung. Diese Erscheinung wurde von Hans Fitting an den Blüten zweier Reiherschnabelarten (*Erodium gruinum* und *ciconium*) auch in lebendem Zustande beobachtet. Die bei kühler Witterung intensiv blauen Blüten werden bei hinreichender Erwärmung weinrot bis rosa, um bei fallender Temperatur zum Blau zurückzukehren. — Die auffällige Rotfärbung junger Triebe, die besonders bei starker Belichtung und trocknem Wetter sich einstellt, wird mit der Anhäufung von Zucker in den Zellen, die unter solchen Bedingungen sich einstellt, in Verbindung gebracht. Wir erwähnten früher, daß auch bei der herbstlichen Rotfärbung der Laubblätter der Zucker eine Rolle zu spielen scheint. Nach Ernst Stahl soll die Absorption der Wärmestrahlen durch den roten Farbstoff bei tropischen Gewächsen die Transpiration in erwünschter Weise fördern. Daß roter Farbstoff in den Geweben ohne alle Beziehung zum Licht und sicherlich auch ohne allen Nutzeffekt gebildet werden kann, lehrt augenscheinlich die rote Rübe, die ihren Farbstoff im Erdboden erzeugt. Es gibt auch Fälle, wo ein gelber Farbstoff im Zellsaft gelöst ist, so in den Blüten gelber Georginen; doch kommt das im ganzen genommen selten vor, das Gelb der meisten Blüten wird vielmehr durch entsprechend gefärbte Chromoplasten bedingt.

Gerbstoffe.

Gerbstoffe sind so verbreitet in den Pflanzen, zudem für den Menschen in technischer Beziehung so wichtig, daß sie von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Sie füllen im Zytoplasma kleinere oder größere Vakuolen an, und diese fallen dann durch ihre starke Lichtbrechung auf. Sie stellen wohl stets ein Endprodukt des Stoffwechsels dar, das keine Verwendung mehr findet. Nutzlos sind sie dessenungeachtet für den Pflanzenkörper nicht, da sie ein wirksames Schutzmittel gegen Atmosphärilien, Mikroben und auch höhere Tiere bilden. Die dikotylen Holzgewächse imprägnieren die Zellwände ihres „Kernholzes" meist mit Gerbstoffen, bzw. Gerbstoffderivaten, und erhöhen dadurch seine Widerstandsfähigkeit. Es ist antiseptisch geschützt gegen niedere Organismen und wird auch gemieden von Holzwürmern. Auch die Rinden der Bäume

ziehen meist aus dem gleichen Schutzmittel einen Vorteil, und wo der Gerbstoff in solchen Mengen in einer Rinde angehäuft ist, wie etwa bei der Eiche, verwenden wir sie zum Gerben tierischer Häute, die dadurch auch sehr resistent gegen äußere Einflüsse werden.

Glykoside

Eine Bezeichnung wie Gerbstoff knüpft auch bei dem Uneingeweihten an bestimmte Vorstellungen an. Weniger dürfte das bei dem Namen Glykosid der Fall sein. Der Chemiker gibt die Erklärung, daß es sich um Verbindungen von Zucker mit organischen Resten verschiedener Art, wie Phenolen, Alkoholen u. dgl. m. handelt. Sie bilden zweifellos keine chemische Gruppe von einheitlichem Charakter und spielen auch physiologisch verschiedene Rollen. So können sie Reservestoffe darstellen, von welchen der Zucker nach Bedarf wieder abgespalten wird, oder auch keine weitere Verwendung im Stoffwechsel der Pflanze finden. Dann dienen sie ihr aber des öfteren noch durch ihre Giftigkeit oder ihren üblen Geschmack. Das Digitalin hält wirksam die Tiere von den Fingerhutarten ab, die scharfen Senföle von bestimmten Arten der Gattung Sinapis und Brassica. Bei diesen liegt noch eine besondere ökologische Einrichtung vor. Die durch ihren Schwefelgehalt ausgezeichneten Senföle sind nämlich in den betreffenden Pflanzen nicht als solche, sondern in Form verschiedener Glykoside, wie Myronsäure, Sinalbin u. dgl. m. vertreten, aus denen erst unter Einwirkung eines Enzyms, des Myrosins, das Senföl frei wird. Diese Glykoside und das Enzym sind aber in verschiedenen Zellen der Pflanze eingeschlossen und wirken daher aufeinander nicht ein. Es geschieht das erst, wenn durch Verwundung diese Zellen geöffnet werden und ihr Inhalt sich vermischt. Ebenso sind es verschiedene Gewebe, die in den Samen von Pfirsich, Aprikosen, bittern Mandeln und vieler anderen Pomaceen und Prunaceen einerseits das Amygdalin, andererseits das dieses Glykosid spaltende Enzym, das Emulsin, führen. Kommen aber beide Stoffe beim Zermalmen solcher Samen in Berührung, so wird das Glykosid in Blausäure (Zyanwasserstoffsäure), Bittermandelöl und Zucker aufgespaltet. Die zu den furchtbarsten Giften gehörende Blausäure kann dann in Wirkung treten.

Alkaloide.

So gibt es denn auch zahlreiche, giftige Alkaloide, mit deren Hilfe die Pflanzen sich verteidigen. Ihre Namen sind uns zum Teil geläufig aus ärztlichen Verordnungen: so Strychnin, Veratrin, Atropin, Chinin, Morphin, Akonitin, Kokain, und zu ihnen gehört auch das in der Tabakpflanze vertretene Nikotin. Léo Errera machte schon vor längeren Zeiten darauf aufmerksam, daß es besonders häufig die Früchte und Samen der giftigen Pflanzen sind, in welchen der giftige Stoff sich häuft. Sie bedürfen ja aber auch des erhöhten Schutzes. Andererseits vermag auch das wirksamste Gift nicht alle Feinde von der Pflanze abzuhalten. Es gibt unter den Tieren „Spezialisten", wie Ernst Stahl sie nannte, die sich dem Gift gewachsen zeigen. Kaninchen, Meerschweinchen, verschiedene Vögel, vor allen die Amseln, sind verhältnismäßig immun gegen Atropin. Die giftige Zypressenwolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*) wird von den Wiederkäuern, Nagern, Schnecken, Heuschrecken und den meisten anderen Tieren gemieden, während die Raupe des Wolfsmilchschwärmers (*Sphinx euphorbiae*)

Spezialisten.

sich an ihr labt. Verschiedene Schnecken ernähren sich sowohl von Pilzen, die für uns eßbar sind, als auch von solchen, mit denen wir uns vergiften würden. Und so, wie in den Beziehungen zu den Giften, gibt es Spezialisten auch gegenüber den von uns zuvor behandelten Raphiden. Für die Raupen der Schmetterlingsgattung Sphinx, Untergattung Deilephila, scheinen die Raphiden geradezu einen notwendigen Bestandteil der Nahrung auszumachen.

Purinkörper. Den Alkaloiden werden auch die sog. Purinkörper angereiht, aus denen der Mensch die von ihm am meisten begehrten Reizmittel, das Coffein bzw. Thein, und das Theobromin schöpft. Er genießt sie im Kaffee, im Tee und in der Schokolade. Es sind Körper sehr naher Verwandtschaft mit der Harnsäure, Produkte des Zerfalls protoplasmatischer Substanzen. Aus dem tierischen Körper werden sie ausgeschieden, während sie im pflanzlichen, wie so viele andere Endprodukte des Stoffwechsels, verbleiben, weil es nicht so leicht ist wie im tierischen Körper, sie nach außen zu schaffen. Ein Schutz scheint aus ihrem Vorhandensein für die Pflanze nicht zu erwachsen.

Toxine und Antitoxine. Die Toxine sind außerordentlich starke Gifte, welche das Protoplasma gewisser Organismen als Angriffsmittel gegen andere erzeugt, um sie zu töten. Das Protoplasma der Bakterien ist im besonderen durch solche Fähigkeiten ausgezeichnet. Das Protoplasma des angegriffenen Organismus setzt sich durch Bildung von Gegengiften, Antitoxinen, zur Wehr.

Fette. In einer gewissen Beziehung ist es noch vorteilhafter für die Pflanze, Fette in ihren Reservestoffbehältern aufzuspeichern, als wie Kohlenhydrate. Denn die Fette sind sauerstoffärmer als die Kohlenhydrate, entwickeln daher beim Verbrennen noch mehr Wärmeeinheiten (Kalorien) wie diese, stellen somit einen noch größeren Energievorrat für sie dar. Daher fetthaltige Samen überaus verbreitet bei den phanerogamen Pflanzen sind, und zwar enthalten diese Samen fettes Öl. Ihr Gehalt an letzterem kann so groß sein, daß er bis 70 Prozent des Trockengewichts der ganzen Samen beträgt. Das Öl wird in dem reifenden Samen aus Kohlenhydraten, vornehmlich Glykose, erzeugt.* Es stellt in chemischer Beziehung eine Mischung von Glyceriden gesättigter und ungesättigter Säuren dar. Letztere dominieren im reifen Samen, was von Vorteil ist, weil sie bei der Keimung besonders viel Wärme liefern. Bei dieser Keimung treten wieder die Kohlenhydrate, Zucker und Stärke auf, während das Öl schwindet. Auch diese Umwandlungsprozesse stehen unter der Herrschaft eines Enzyms, der Lipase. Ähnliche Vorgänge spielen sich in den Rinden vieler unserer Bäume ab, wenn dort die Stärke schwindet und an ihrer Stelle Fett auftritt. Die Stärke, mit der die Rinde unserer Bäume im Herbst sich angefüllt zeigt, nimmt dort bei den weichholzigen Arten, wie Linde und Birke, bei sinkender Temperatur zu Wintersanfang ab und wird durch Fett und Zucker ersetzt. Spätestens Mitte Dezember ist in unseren Breiten der ganze Vorgang vollzogen. Im Frühjahr beginnt bei den nämlichen Bäumen die Stärke wieder zu erscheinen. Bei höheren Temperaturen geht diese ihre Bildung so rasch vonstatten, daß man sie direkt in mikroskopischen Schnitten, die man durch geeignete Mittel eine Zeitlang am Leben erhält, verfolgen kann. Die Pflanzen wandeln mit Leichtigkeit Kohlenhydrate

in Fette, und umgekehrt Fette in Kohlenhydrate, um. Solche Prozesse des wiederholten Umbaus sind im Pflanzenreiche eine häufige Erscheinung, so ja auch wenn innerhalb der Bahn des wandernden Zuckers vorübergehend die schon früher erwähnte „transitorische" Stärke auftritt. Das sind Leistungen, welche der lebende Protoplast spielend zu vollbringen scheint, an welchen unsere Bemühungen in chemischen Laboratorien aber noch scheitern.

Ätherische Öle und Harze.

Ganz anderer chemischer Natur wie diese pflanzlichen Fette sind die von den höher organisierten Gewächsen produzierten, ätherischen Öle und Harze, die unter den Terpenen ihren Platz finden. Man findet sie als stark lichtbrechende Tröpfchen im Zellinhalt verteilt. Sie stellen wirksame Schutzmittel für die Pflanzen dar. Den ätherischen Ölen kommt ein scharfer, brennender Geschmack zu; zudem wirken sie oft als Gifte auf die Tiere ein. Neuerdings hat ein ätherisches Öl, das von den Endzellen der Haare unserer Zimmerprimel, der *Primula sinensis* und *obconica* erzeugt wird, infolge der schädigenden Wirkung, die es auf manche Menschen ausübt, die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Dieses ätherische Öl macht sich durch seinen besonderen Duft bemerkbar, für die meisten Menschen ist es unschädlich. Wer aber eine Idiosynkrasie gegen dieses flüchtige Öl hat, setzt sich durch Berührung der Pflanze einer Hautentzündung aus; er kann sich zudem Anschwellungen im Gesicht, wenn er dieses der Pflanze nähert, und auch schwer heilbare Augenentzündungen zuziehen. — Anderseits dienen die flüchtigen Öle in den Blüten unserer höchst organisierten Pflanzen zur Anlockung der Insekten, die deren Duft schon aus weiter Ferne spüren. Solche Insekten suchen die Blüten nicht auf, um sie zu schädigen, sondern um den Nektar oder Pollen in ihnen zu sammeln, wobei sie unbewußt deren Bestäubung vermitteln. — Harze bieten den Pflanzen, die sie führen, den Vorteil, daß sie an der Luft erstarren und so den raschen Abschluß einer entstandenen Wunde bewirken können.

Kautschuk.

Der Wundverschluß soll auch durch die kautschukartigen Substanzen, die in den Milchsäften mannigfacher Pflanzen vertreten sind, gefördert werden, doch gehen die Ansichten darüber noch auseinander. Sein milchiges Aussehen verdankt der Milchsaft eben diesen kautschukartigen Stoffen, die in ihm in Gestalt winziger, erst bei starker Vergrößerung sichtbarer Kügelchen suspendiert sich zeigen. Man weiß jetzt, daß im Kautschuk ein „ungesättigter Kohlenwasserstoff" von hohem Molekulargewicht, zudem ein kolloidaler Körper vorliegt. Es sind ungeheure Werte, die heute der Kautschuk einschließlich der ihm nächst verwandten Guttapercha und Balata repräsentiert, und das Gebiet seiner Verwendung wächst noch in solchem Maße, daß die Anstrengungen begreiflich erscheinen, die seit längerem schon gemacht werden, um ihn künstlich, d. h. auf dem Wege chemischer Synthese, außerhalb des pflanzlichen Organismus, herzustellen. Das ist nun F. Hofmann und auch C. Harries durch Polymerisation des leichtflüssigen Kohlenwasserstoffes Isopren gelungen, ohne daß sich zurzeit voraussagen ließe, ob dieses künstliche Produkt in Wettbewerb mit dem natürlichen wird treten können. Als Kautschukpflanzen kommen die Familien der Euphorbiazeen, Urtikazeen, Apozynazeen vornehmlich in Betracht,

Guttapercha und Balata werden von Sapotazeen geliefert. Da der Milchsaft in diesen Pflanzen weitverzweigte, zusammenhängende Röhrensysteme füllt und unter dem Druck von gespannten Membranen steht, so tritt er bei Verletzungen aus der Wunde hervor. So kann er auch ein Schutzmittel durch die giftigen Stoffe, vornehmlich Alkaloide, die er öfters führt, abgeben.

Glykogen. Auch Glykogen, ein Polysaccharid, das man früher für ein spezifisch tierisches Stoffwechselprodukt hielt, und das, weil in der Leber der Tiere besonders reichlich vertreten, den Namen „Leberstärke" erhielt, konnte durch Léo Errera in den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs in reichlichen Mengen nachgewiesen werden. Es scheint für die Pilze eine ähnliche Bedeutung zu haben, wie Stärke und Zucker für die höher stehenden Gewächse. Im tierischen Körper wird es synthetisch aus Monosacchariden aufgebaut, in welche das komplizierte Molekül der als Nahrung aufgenommenen, pflanzlichen Kohlenhydrate zuvor zerlegt wurde.

Enzyme, Fermente. Enzyme (Fermente)* haben wir schon oft zu nennen gehabt. Je mehr unsere Kenntnisse fortschreiten, um so bedeutender erscheint die Rolle, die wir diesen Katalysatoren in den Lebensvorgängen zusprechen müssen. Würden sie nicht in die mit diesen verknüpften chemischen Prozesse eingreifen, so wäre, bei der in den Organismen herrschenden Temperatur, ihr Gang so langsam, daß das Leben zum Stillstand kommen müßte. Die lebenden Wesen verfügen über ein noch vor kurzem nicht geahntes Rüstzeug solcher Enzyme, welche ihr Protoplasma nach Bedarf bilden, deren Menge es den Umständen gemäß regulieren, deren Wirkungen es nötigenfalls durch „Antienzyme" aufheben kann. Es werden nicht etwa verschiedene Umsetzungen durch dasselbe Enzym bewerkstelligt, vielmehr benutzt der Protoplast für einen jeden biochemischen Vorgang ein besonderes Enzym. Die Enzyme sind, wie sich W. Palladin ausdrückt, die wichtigsten Arbeiter im Dienste des Protoplasmas. Das haben wir bereits für eiweißspaltende Enzyme, für Diastase, Invertin, Inulase, Myrosin, Emulsin, Lipase erfahren. E. Buchner hat sogar ein Atmungsenzym, die Zymase, aus der Hefe befreit, und W. Palladin sucht zu begründen, daß auch die Atmung der höheren Pflanzen nur eine Summe fermentativer Vorgänge darstelle. Und so mehrt sich dauernd die Zahl der Lebensprozesse, für die das Eingreifen der Enzyme festgestellt ist und eröffnet überaus fruchtbare Ausblicke in die Zukunft. Von großer Tragweite ist die Tatsache, daß man mit Enzymen, die man den lebenden Wesen abgewonnen hat, die Vorgänge, die sie in deren Körpern einleiten, auch außerhalb derselben zu veranlassen vermochte. So verwandelt die in den Pflanzen sehr verbreitete Diastase, wie früher schon angegeben wurde, Stärkekleister in Zucker; man kann mit proteolytischen Enzymen, die man den Organismen entzogen hat, Eiweißkörper spalten; ja, es machte E. Buchner im Jahre 1897 die fundamentale Entdeckung, daß sich mit Zymase eine Zuckerlösung in alkoholische Gärung versetzen läßt. Bei entsprechender Behandlung vermag man eine Pflanze zu töten, ohne daß ihre Enzyme unwirksam werden; oder man zerstört nach Wunsch auch diese, so wenn man die Temperatur bis auf 100° erhöht. Solche tote Pflanzen, in

welchen die Enzyme nicht mehr wirksam sind, hat man vorgeschlagen als „abgestorben", im Gegensatz zu „abgetöteten", bei denen sie noch wirken, zu bezeichnen.

Man neigt dazu, die allermeisten der in den lebenden Wesen wirksamen Enzyme für den Eiweißstoffen nahe verwandte Verbindungen zu halten, doch ist bis jetzt keines von ihnen mit voller Sicherheit synthetisch dargestellt. Die Synthese mancher Enzyme könnte tief in unsere ökonomischen Verhältnisse eingreifen. Die wichtigste Eigenschaft der Enzyme ist, daß sie bestimmte chemische Vorgänge beschleunigen. In chemischen Laboratorien sucht man diesen Effekt durch erhöhte Temperaturen zu erreichen. Das kann die Pflanze nicht, da sie solche Temperaturen nicht ertragen würde. So sind denn die Enzyme für sie von unschätzbarem Wert. Sie wirken in minimalen Mengen ein, ohne bei dieser Wirkung sich selbst aufzubrauchen, und sie werden, ebenso wie das Wesen, in dem sie sich betätigen, durch Erhitzung auf 75° C dauernd unwirksam gemacht, entsprechen also ganz seinen Lebensbedingungen. — Durch bestimmte, theoretische Erwägungen geleitet, hat sich J. Rosenthal* die Frage gestellt, ob nicht durch elektrische Schwingungen von geeigneter Wellenlänge sich ähnliche Zerlegungen hochkomplizierter Stoffe, wie sie Enzyme bewirken, würden durchführen lassen. Das Ergebnis der Versuche fiel positiv aus und eröffnet uns nunmehr neue Einblicke in die physikalische Chemie dieser merkwürdigen Körper. Die verschiedensten, hochkompliziert gebauten Stoffe, welche durch Enzyme hydrolytisch spaltbar sind, werden in ganz entsprechender Weise durch die Einwirkung elektromagnetischer Schwingungen zerlegt. Dabei zeigte es sich, daß für jeden Stoff bestimmte Frequenzen dieser Schwingungen wirksam sind. Eine für Stärke wirksame Frequenz liegt zwischen 440 und 480 Schwingungen in der Sekunde. Ist die passende Frequenz getroffen, so wird der dicke Stärkekleister nach J. Rosenthals Schilderung dünnflüssiger, die großen Klumpen zerfallen in einen feinkörnigen Schlamm, dessen Körnchen sich senken und von einer fast klaren Flüssigkeit abscheiden. Letztere wird anfangs bei Zusatz von Jod noch rein blau, in späteren Stadien rosenrot, endlich bleibt sie ganz ungefärbt. Die gewöhnlichen Zuckerproben fallen anfangs vollkommen negativ aus, dann treten sie andeutungsweise auf, später werden sie ganz deutlich. Dabei wird dieselbe Reihenfolge in den auftretenden Zuckerarten eingehalten wie bei der Enzymwirkung, zuerst Maltose, dann Traubenzucker.

Oxydasen.

Zum Gegenstand eindringlicher Untersuchungen, die besonders von R. Chodat ausgingen, wurden in letzter Zeit auch die oxydierenden Wirkungen von Pflanzensäften, für die man bestimmte, als Oxydasen bezeichnete Stoffe verantwortlich macht. Solche Oxydasen sollen Sauerstoff absorbieren, Sauerstoff auch auf andere Substanzen übertragen und so in den Chemismus der lebenden Zelle eingreifen.

Zellhaut, Membran.

Die Stoffe, die der Protoplast zum Aufbau seiner Hüllen, also der pflanzlichen Membranen verwendet, scheidet er an seiner Oberfläche aus. Nur äußerst dünne Wandungen sind es, von welchen embryonale Zellen umgeben werden. Auch ausgewachsene Zellen pflegen ihre Membranen nicht stark zu

verdicken, sofern sie an den Lebensvorgängen sich lebhaft beteiligen sollen. Anders wenn sie bestimmt sind, ihre Tätigkeit stark einzuschränken oder abzusterben, während ihren Wandungen eine dauernde, mechanische Aufgabe zufallen soll. Dann fährt der Protoplast fort, Membranstoffe auszuscheiden und verdickt die Zellwandung ganz bedeutend, unter Umständen fast bis zum vollen Schwund des ursprünglichen Zellraumes. Eine stärker verdickte Zellwand pflegt Schichtung zu zeigen, was dadurch veranlaßt ist, daß der Protoplast die Lamellen, aus denen sie aufgebaut wurde, nacheinander ausschied, um sie den schon vorhandenen hinzuzufügen. Dieses Verfahren wird als Wachstum durch Anlagerung, oder Apposition, bezeichnet, ein Wachstumsvorgang, der es nicht ausschließt, daß neue Membranteilchen in schon vorhandene Lamellen eindringen, um sie zu verdicken. Dann liegt Wachstum durch Einlagerung, oder durch Intussuszeption vor. Auch andere Stoffe als die ursprünglichen können auf solche Weise in eine Zellwandung gelangen und ihre früheren Eigenschaften verändern. Durch Anwendung von Mitteln, welche eine Quellung der Zellwände veranlassen, etwa starker Säuren und Alkalien, kann man ihre Schichtung deutlicher machen. Dann erinnert das erhaltene Bild nicht selten an jenes, das uns die Stärkekörner in ihrer Schichtung darboten. Öfters lassen stärker verdickte Zellwände, die man von der Fläche aus betrachtet, auch eine schräge Streifung erkennen, wobei die Streifen aufeinander folgender Schichten entgegengesetzt geneigt sein können, so daß sie einander, sofern man sie gleichzeitig sieht, im Bilde schneiden. Aus solchen Sonderungen im Innern der Zellhäute lassen sich gewisse Schlüsse auf ihre innere Organisation ziehen, und diese Schlüsse werden unterstützt durch das Verhalten, welches solche Zellhäute bei der Quellung zeigen. Da wird das Wasser nicht gleichmäßig zwischen ihre Membranteilchen eingelagert, vielmehr in ungleicher Menge, nach den verschiedenen Richtungen des Raumes. So kommt es, daß ein Steigen oder ein Sinken des Wassergehalts in den Zellwänden unter Umständen zu hygroskopischen Bewegungen führt.

Wachstum der Membran.

In Zellen, die untereinander zu einem Gewebe verbunden sind, erscheint es fast selbstverständlich, daß die Wandverdickung zentripetal fortschreitet. Denn die Innenseite der Membran ist es ja, die in jeder Zelle im Kontakt mit dem Protoplasten steht, der sie aufbaut. Die Vorgänge der Intussuszeption ermöglichen tatsächlich aber auch eine Verdickung der Wand an ihrer Außenseite. Diese wird sich im besonderen an einzelligen Organismen, oder an den Außenwänden der vielzelligen, bzw. auch an der Außenseite ihrer inneren Zellen, wenn diese frühzeitig aus dem gegenseitigen Verbande treten, einstellen können. In allen solchen Fällen kann das Intussuszeptionswachstum zur Bildung äußerer Höcker, Warzen oder sonstiger Erhebungen führen. Besonders regelmäßig und reichlich werden diese an der Oberfläche von Sporen und Pollenkörnern ausgebildet, für deren Trennung die Mutterpflanze frühzeitig sorgt und sie dann mit Membrananhängseln versieht, die ihre Verbreitung fördern sollen. Im besonderen kommt das den durch Insekten beförderten Pollenkörnern zugute, die dann um so besser an dem Tierkörper haften. Es gibt übrigens auch Sporen, die

Wandverdickung.

kompliziert gebaute Membranen nicht mit Hilfe von Intussuszeptionswachstum, sondern durch Auflagerung von außen erhalten. So verfahren beispielsweise die Wasserfarne (Hydropterideen), um ihre Sporen entsprechend auszurüsten. Für die Wandverdickung von außen sorgt da eine innere, protoplasmatische Zellschicht des Sporenbehälters, deren Protoplasten frei werden und zu einer Art Plasmodium miteinander verschmelzen, das sich um die jungen Sporenanlagen legt. Dieses Plasmodium umhüllt nun die Sporen mit Außenhäuten, die dem Schutz und der Anheftung dienen, unter Umständen auch kunstvolle Schwimmapparate darstellen.

Membranstoffe.

Unter den Stoffen, die der pflanzliche Protoplast zum Aufbau seiner Membran verwendet, ist die Zellulose am stärksten vertreten. Man nahm früher an, daß die Zellulose ein ganz ausschließlich pflanzliches Erzeugnis darstelle, bis es gelang, sie auch in verhältnismäßig hoch organisierten Tieren nachzuweisen, und zwar im Mantel der Seescheiden (Aszidien). — Daß an den Grenzen der beiden Reiche die Zellulose ebensowenig wie andere Merkmale zur sicheren Unterscheidung von Tieren und Pflanzen dienen kann, ging aus unseren früheren Erörterungen schon hervor. Auch die Zellulose ist ein Kohlenhydrat. Sie hat somit dieselbe empirische Formel $C_6H_{10}O_5$ wie die Stärke und wie andere Kohlenhydrate, mit denen wir uns zuvor befaßt haben, d. h. sie besteht aus einer Verbindung von 6 Atomen Kohlenstoff mit 10 Atomen Wasserstoff und 5 Atomen Sauerstoff. Eine solche empirische Formel gibt nur die qualitative und quantitative Zusammensetzung der betreffenden Verbindung an, ohne über ihre rationelle Formel, d. h. ihre Konstitutionsformel etwas auszusagen. Erst eine solche klärt uns über die Natur der Verbindung auf, d. h. über die Gruppierungsweise der Elementaratome, wie sie die Chemie nach dem derzeitigen Stand unseres Wissens annimmt. Seitdem in die Konstitution der Kohlenstoffverbindungen ein tieferer Einblick gewonnen worden ist, und man die Reihenfolge in der gegenseitigen Bindungsweise der das Molekül zusammensetzenden Atome, sowie die als Struktur gedachte Art ihrer Verkettung im Molekül, erkannt zu haben meint, bedient man sich für sie auch der Strukturformeln. Diese stellen somit dar, in welcher Anzahl und gegenseitigen Bindungsweise die Atome der gegebenen Elemente das Molekül der in Betracht kommenden Verbindung zusammensetzen. Der Weg zu solchen Formeln ist durch Emil Fischer auch für Kohlenhydrate angebahnt. Doch handelt es sich dabei um so schwierige, chemische Probleme, daß wir auf sie hier nur hinweisen können. Für uns genüge es zu wissen, daß auch die Zellulose wie die Stärke ein Polysaccharid ist, d. h. eine große Zahl von Zuckermolekülen, und zwar Traubenzuckermolekülen, in ihrem Molekül vereinigt. Genau wie die Stärke spaltet sich auch die Zellulose bei Behandlung mit Säuren in Traubenzucker auf. Entsprechend der Aufgabe, die sie im pflanzlichen Organismus zu lösen hat, ist sie aber wesentlich widerstandsfähiger als die Stärke. Durch Jodlösungen wird sie braungelb gefärbt; nach Vorbehandlung mit Schwefelsäure, Phosphorsäure oder Chlorzinkjod stellt sich aber blaue Jodreaktion ein. In frisch bereitetem Kupferoxydammoniak löst sich die Zellulose auf. Man kann

sich hiervon leicht überzeugen, indem man reine Baumwolle in ein solches Reagens taucht. Aus dieser Lösung kristallisiert sie in dendritischen Gebilden oder in Sphäriten aus.

Die Membranen älterer, den Körper der höher organisierten Gewächse aufbauenden Gewebe bestehen nicht aus reiner Zellulose, enthalten vielmehr auch andere Membranstoffe. Unter diesen kommt eine besondere Bedeutung den Pektinstoffen zu, über deren chemische Natur man nicht ganz im klaren ist, die jedenfalls aber mit Pentosanen und Hemizellulosen, die man aus den pflanzlichen Membranen gewonnen hat, nahe zusammenhängen. Die Pentosane lassen sich durch Hydrolyse in Pentosen, Zuckerarten mit fünf Kohlenstoffatomen im Molekül, die Hemizellulosen, im Gegensatz zur Zellulose, nicht in Traubenzucker, sondern andere Zuckerarten, meist in Galaktose, Mannose oder in Arabinose spalten. Zudem ist die Spaltung der Hemizellulosen durch Säuren leichter als jene der Zellulose zu bewerkstelligen. Für die Pektinstoffe gelten gewisse Tinktionen, die man an mikroskopischen Schnitten vornimmt, für bezeichnend, so im besonderen die intensive Färbung mit Rutheniumrot. Die Pektinstoffe sollen es sein, welche die gallertartigen Substanzen liefern, aus denen wir für Herstellung unserer Fruchtgelees Nutzen ziehen. — In ältere Zellhäute pflegen mineralische Bestandteile eingelagert zu werden, vor allem Kalk- und Kieselverbindungen. An der Oberfläche mancher Pflanzen, so der Schachtelhalme, enthalten die Zellwände so viel Kieselsäure, daß ihr vollständiges Kieselskelett zurückbleibt, wenn man peripherische Schnitte glüht. Daraus erklärt es sich, daß man Schachtelhalme zum Scheuern und Polieren benutzen kann. Die Härte solcher verkieselter Zellhäute schützt sie vorzüglich gegen Tierfraß und das Eindringen von Parasiten. — In allen Zellhäuten, die
Verholzung. man als verholzt zu bezeichnen pflegt, sind besondere Stoffe vertreten, durch welche die Zellulosereaktion mehr oder weniger vollständig verdeckt wird, und die ihrerseits charakteristische Reaktionen bedingen, die als Holzstoffreaktionen gelten. Diese rühren vornehmlich von sog. aromatischen Verbindungen, d. h. Benzolderivaten her, deren Sonderung auf bedeutende Schwierigkeiten stößt und daher noch immer einander widersprechende Auffassungen zeitigt. Man braucht, um sich hiervon zu überzeugen, nur einen Blick in jenen umfangreichen Abschnitt der von Friedrich Czapek verfaßten „Biochemie der Pflanzen" zu werfen, der dem Zellhautgerüst der Pflanzen gewidmet ist. Fr. Czapek hat einen aromatischen Aldehyd, den er Hadromal nennt, aus den verholzten Zellwänden isoliert und führt auf diesen Stoff die Holzstoffreaktion zurück. Dieser Stoff bildet nur wenige Prozente der in Betracht kommenden Membranen, 50 bis 60 Prozent ihrer Masse besteht aus Zellulose, etwa 20 Prozent aus pektinartigen Substanzen, und dazu kommen noch die Ligninsäuren, die man ebenfalls für charakteristische Bestandteile der Verholzung ansieht, und die durch ihre sauren Eigenschaften sich auszeichnen. Der Holzchemie sind auch aus praktischen Gründen zahlreiche Mitarbeiter zugeführt worden, wegen der vielseitigen Verwendung, die das Holz in der Technik findet. Zu dieser gehört jetzt auch die Papierindustrie. Aus dem Material, welches das Holz

Bibliothek des Kaiserl. Gymnasiums

zu diesem Zwecke liefert, muß aller Holzstoff entfernt werden, denn davon hängt die Güte des Papiers ab. Bei Anwesenheit von Holzstoff stellen sich im Papier die Farbenreaktionen ein, die man auch sonst zur Feststellung der Verholzung verwendet. Eine mit Salzsäure und hierauf mit 0,5 prozentiger, alkoholischer Phlorogluzinlösung betupfte Stelle wird purpurrot gefärbt, mit 1 prozentiger Lösung von schwefelsaurem Anilin nimmt sie intensiv gelbe Färbung an. Ist gut gebleichte Holzzellulose zur Herstellung des Papiers benutzt worden, so stellen sich diese Farbenreaktionen an ihm nicht ein. — Behandeln wir Querschnitte aus verholzten Pflanzenteilen in ebensolcher Weise, so werden wir die Holzstoffreaktion besonders an den „Mittellamellen" zwischen den Zellen und an der Hauptmasse der sich ihnen anschließenden Wandverdickung hervortreten sehen. Eine innerste, dünne Verdickungsschicht dürfte sie hingegen überhaupt nicht oder nur in schwachem Maße zeigen. Bei Einwirkung von Chlorzinkjodlösung auf solche Schnitte färbt sich diese innerste Verdickungsschicht öfters violett und zeigt so ihren Zellulosecharakter direkt an. Die übrigen Verdickungsschichten nehmen gleichzeitig eine gelbbraune Tinktion an, so wie sie verholzten Membranen zukommt. Wenn sich, wie in dem hier angenommenen Falle, die aufeinander folgenden Schichten einer verdickten Zellwand deutlich gegeneinander abheben, so pflegt man die der Mittellamelle anliegende, starke Verdickungsschicht als sekundäre, die auf sie folgende schwache, innere als tertiäre zu bezeichnen. So trifft man die Verhältnisse ziemlich allgemein im Holz unserer Holzgewächse an. — Die Mittellamellen der Gewebe aller höher organisierten Gewächse zeichnen sich durch den Reichtum an jenen Stoffen, die wir als Pektinstoffe bezeichnet haben, aus. In unverholzten Geweben erleichtert die verhältnismäßig größere Löslichkeit der Pektinstoffe die stellenweise Trennung der Zellen voneinander in dem Maße, als es das Durchlüftungsbedürfnis verlangt. In manchen reifenden Früchten kann es auf diesem Wege zu einer mehr oder weniger vollständigen Isolierung der Zellen kommen, das Gewebe wird „mehlig". — Auch bei starker Verdickung und Verholzung bleiben die pflanzlichen Membranen für Wasser durchlässig und quellbar. Auf der großen Festigkeit und Elastizität, die solchen Zellwänden eigen ist, beruht der große Nutzen, den wir aus dem Holze ziehen. An Biegsamkeit und Zähigkeit kann die Holzfaser noch von den besonders stark verdickten, zumeist schwächer verholzten Bastfasern überboten werden. Daher uns letztere für die Herstellung von Geweben von unersetzlichem Wert sind. Was eine Landpflanze mit Hilfe ihrer verdickten Zellwände mechanisch zu leisten vermag, das zeigt sie an, indem sie einen Roggenhalm 1500 mm hoch werden läßt, während seine Dicke nur 5 mm beträgt. Dabei läßt sie diesem Roggenhalm die schwere Last der Ähre tragen. Unsere menschlichen Bauten reichen an eine solche Leistung bei weitem nicht heran.

Kutinisierung und Verkorkung.

Zellwände, die den Pflanzenkörper an seiner Oberfläche schützen sollen, oder bestimmte Zellen oder Gewebe in seinem Innern abzuschließen haben, werden mit Kutin imprägniert. — Im Korkgewebe, das den äußeren Schutz älterer Pflanzenteile übernimmt, oder das eine Wunde decken soll, sind die Zellwand-

schichten gleich bei ihrer Anlage suberinhaltig. — Kutin und Suberin stellen chemisch sehr nahe verwandte Stoffe dar, an deren Bildung Fettsäuren besonders sich beteiligen. Beide Stoffe sind besonders schwer durchlässig für Flüssigkeiten, so, daß ihnen der Schutz gegen Verdunstung an der Oberfläche der Pflanzenkörper übertragen wurde.

Hemizellulosen als Reservestoffe.

Die Hemizellulosen, die uns bereits beschäftigt haben, kommen meist als Mannane und Galaktane, im Gegensatz zu den anderen Membransubstanzen, nicht allein für Festigungszwecke, sondern auch als Reservestoffe in Betracht. Manche Pflanzen deponieren sie als Verdickungsschichten der Zellwände in ihren Samen. So vor allem die Palmen. Wir bekommen sie zu sehen, wenn wir beispielsweise dünne Schnitte aus einem Dattelkern untersuchen. Sie erscheinen glänzend weiß. Daß sie zugleich sehr hart sind, merken wir beim Schneiden. Letzteres trifft im besonderen für das „vegetabilische Elfenbein" zu, das Gewebe der Samenkerne der Elfenbeinpalmen, der Gattung *Phytelephas*. Man importiert diese Kerne in bedeutender Menge aus Südamerika, um aus ihnen Manschettenknöpfe und dergleichen zu drechseln. Bei der Keimung solcher Samen werden ihre sekundären, aus Hemizellulose bestehenden Verdickungsschichten aufgelöst, so daß schließlich nur die primären Zellwände unverbraucht zurückbleiben. Verdickungsschichten aus Hemizellulose für Reservezwecke bilden auch manche unserer Bäume in ihren Holzfasern aus, so der in unseren Gärten allgemein verbreitete „Goldregen" (*Cytisus Laburnum L.*), die Feldulme (*Ulmus campestris L.*) oder der weiße Maulbeerbaum (*Morus alba L.*). Solche Verdickungsschichten haben knorpelig-gallertartige Beschaffenheit. Sie werden im Herbst in den Holzfasern gebildet, dann im Frühjahr wieder aufgelöst und als Reservestoff verbraucht.

Chitin.

Eine Überraschung, die fast noch größer war als jene des Nachweises von Zellulose bei höher organisierten Tieren, brachte die Entdeckung des Chitins bei Pilzen. Das Chitin, das man schon 1823 im Panzer der Gliederfüßler (Arthropoden) nachgewiesen hatte, galt als ausschließlich tierischer Membranstoff. Jetzt steht es fest, daß ein ihm jedenfalls sehr ähnlicher Stoff den verbreitetsten Bestandteil der Zellhaut der Pilze darstellt. In ihr ist es mit anderen noch wenig bekannten Kohlenhydraten vereinigt. Es handelt sich beim Chitin um einen stickstoffhaltigen, komplizierten Körper, dem ein „am Stickstoff azetyliertes Polysaccharid" zugrunde liegt. Diesem schwierigen, chemischen Problem können wir hier nicht nachgehen und wollen nur hinzufügen, daß das Chitin mit Jodjodkaliumlösung intensiv braunrot wird und mit Chlorzinkjodlösung sich violett färbt. Auf Grund dieses letzten Verhaltens hat man oft auf Zellulose in den Objekten geschlossen.

Gasbewegung durch Membranen.

Aus den Versuchen von Wiesner und Molisch* hat sich ergeben, daß die Gase sich durch Membranen nur auf dem Wege der Dialyse oder Osmose, wie etwa auch durch eine feuchte Tierblase, bewegen, und zwar um so leichter, je stärker diese von Wasser durchtränkt sind. Bei diesem Vorgange werden die Gase in der Membran absorbiert oder gelöst. Am leichtesten bewegen sie sich durch die Membranen untergetauchter Pflanzenteile. Unverkorkte und

unverholzte Membranen lassen im trocknen Zustande keine Gase auf dem Wege der Osmose durch, hingegen ist die Diffusion der Gase auch durch trockne verholzte und verkorkte Membranen möglich, d. h. derjenige Durchgang, bei welchem die Membran sich ganz indifferent, nicht anders etwa als eine poröse Tonzelle verhält. So kommt es, daß verkorkte und kutinisierte Membranen an der Luft befindlicher Pflanzenorgane erfolgreich gegen Verdunstung schützen, ohne den Gasaustausch völlig zu hindern. Bei dem Durchtritt von Flüssigkeiten durch die Membranen einer Pflanze haben wir es nur mit osmotischen Vorgängen zu tun. Wie wir schon früher erfahren haben, sind es nur die Kristalloide, welche die Membranen durchdringen können, die Kolloide vermögen es nicht.

Zellbildung.

Es tritt nunmehr die Aufgabe an uns heran, die Fortpflanzung der Protoplasten zu erörtern. Es wird sich zeigen, daß die Vorgänge, an welche die Entstehung neuer Zellen geknüpft ist, in engster Beziehung stehen zu allen Fragen der Befruchtung und Vererbung, das ganze Problem somit im Zusammenhang behandelt werden muß.

Das Problem der Urzeugung.

Zunächst ist vorauszuschicken, daß die Zeiten vorüber sind, in welchen man einen Abschnitt der Zellenlehre mit der Schilderung solcher Fälle beginnen konnte, wo „Zellen ohne Einfluß einer schon vorhandenen Zelle" entstehen. So stand das noch zu lesen in den „Grundzügen der Wissenschaftlichen Botanik" von M. J. Schleiden, einem Lehrbuch, das in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts veröffentlicht wurde, rasch mehrere Auflagen erlebte, seinen Erfolg auch verdiente, da es tatsächlich einen großen Fortschritt in der Entwicklung unserer wissenschaftlichen Botanik bedeutet. Damals war „Urzeugung" oder „Generatio spontanea" eben ein Begriff, mit dem man noch operieren konnte, und demgemäß schilderte M. J. Schleiden, wie in gärungsfähigen Flüssigkeiten ein Kügelchen stickstoffhaltiger Substanz entstehe, eine Höhlung erhalte, zu einer fertigen Zelle heranwachse, sich mit einer Haut aus Zellstoff schließlich überziehe, ohne daß man den Zeitpunkt der Entstehung dieses ganzen Gebildes angeben könne. Heute wissen wir, daß, soweit wie das Gebiet unserer Erfahrung reicht, lebendige Substanz nur von schon vorhandener abstammt, eine unabhängige Neubildung neuer Wesen nicht stattfindet. Die Frage nach der Urzeugung lebendiger Substanz ist zu einem Problem theoretischer Erörterung geworden. Die meisten Biologen dürften der Ansicht sein, daß die lebendige Substanz auf einem gewissen Entwicklungszustand unseres Erdballs auftrat, als mit fortschreitender Abkühlung seiner Oberfläche die Bedingungen für ihre Entstehung sich einstellten, daß sie dann mit derselben Notwendigkeit sich einstellte, wie zuvor andere chemische Verbindungen einfacherer Zusammensetzung, daß die steigende Komplikation in der Wechselwirkung dieser ihr vorausgegangenen Stoffe schließlich zu ihrer Bildung führen mußte. Die wiederkehrende Vorstellung von einem kosmischen Ursprung der lebendigen Substanz, die von allem Anfang an von der leblosen verschieden, von Himmelskörper zu Himmelskörper durch Meteore übertragen worden wäre, hat meines Wissens

Biologen kaum gefesselt. Ihre Annahme stößt für diese auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Um Bestand zu haben und entwicklungsfähig zu sein, d. h. um den Ursprung der organischen Welt geben zu können, mußte die lebendige Substanz von Anfang an die Eigenschaft besitzen, in ihrer Umgebung fortzubestehen, zu wachsen, d. h. fremde, von ihr aufgenommene Stoffe in Substanz ihres Körpers zu verwandeln, sich fortzupflanzen, d. h. nach erfolgtem Wachstum durch Teilung zu vervielfältigen, endlich neue Eigenschaft zu erwerben und sie erblich auf die Nachkommen zu übertragen. Um zu leben, d. h. ihren Lebensbetrieb zu erhalten und um zu wachsen, d. h. neue körpergleiche Substanz zu bilden, mußten sie aber imstande sein, Kraftquellen der Umgebung für diese Arbeit dienstbar zu machen. Die Annahme, daß eine ursprüngliche, lebendige Substanz auch sofort chlorophyllhaltig hätte sein müssen, ist hingegen, wie wir bereits erfahren haben, heute nicht mehr nötig.

Geschichtliches zur Kernteilung.

In der Jetztzeit fehlen alle Anknüpfungen für eine weitere, spontane Neubildung von lebendiger Substanz. Wir haben nur noch mit der Entstehung lebender Wesen aus ihresgleichen zu rechnen. Doch auch nachdem dies feststand, schien noch die Vorstellung möglich, daß bei jeder Zellvermehrung der alte Kern der Mutterzelle aufgelöst werde, und die Kerne für die Tochterkerne neu entstehen. Das konnte auf botanischem Gebiete noch die Ansicht eines der allerbedeutendsten Vertreter im vorigen Jahrhundert, Wilhelm Hofmeisters, bis ans Ende der sechziger Jahre sein. Heute steht es für Botaniker, wie für Zoologen fest, daß auch ein Zellkern nicht neu entstehen kann, daß er vielmehr durch Teilung aus einem älteren hervorgeht, und daß ein gleiches für das Zytoplasma gilt.

Die Untersuchung der Protoplasten, die bis dahin an die lebendigen Objekte sich gehalten hatte, wandte sich in den siebziger Jahren dem fixierten und tingierten Zellinhalt zu. Das ermöglichte erst die Entdeckungen, die so schwerwiegend für unsere Erkenntnis alles Fortbestehens des Lebens werden sollten.

Als der Verfasser dieser Zeilen sich im Jahre 1874 dem Zellstudium zuwandte, bestanden nur ganz vereinzelte und zusammenhangslose Angaben über solche Kernbilder, wie sie ihm an fixierten Objekten zu Gesichte kamen, in zoologischen und botanischen Werken. Die Literatur, über die er in seinem 1875 erschienenen Buche „Über Zellbildung und Zellteilung" zu berichten hatte, ließ sich für das Tierreich und Protistenreich auf 26 Seiten zusammenfassen. Heute könnte sie zahlreiche Bände füllen.*

Es zeigten die neuen Untersuchungen vor allem, daß der Kern der Zelle, wenn er sich teilt, in seinem Innern ganz eigenartige Sonderungen durchmacht, und daß er es damit erreicht, daß seine Teilungsprodukte einander an Masse und Beschaffenheit völlig gleichen.

Der Schwerpunkt der Vorgänge, die sich bei der Fortpflanzung aller höher organisierten Wesen abspielen, liegt im Kern. An diesen müssen wir uns daher zunächst wenden, und ich will es versuchen, in gemeinverständlicher Form die entscheidenden Momente aus dem Gang der Erscheinungen herauszulösen, die er bei seiner Teilung darbietet.

Wir vergegenwärtigen uns zunächst den ruhenden Kern in den entsprechend fixierten und tingierten Präparaten, als einen mehr oder weniger kugeligen Körper von netzartigem Bau (Fig. 10, 1). Wir sehen kleine mehr oder weniger stark gefärbte „Chromatinkörnchen" in dem ungefärbt gebliebenen Kernteilung.

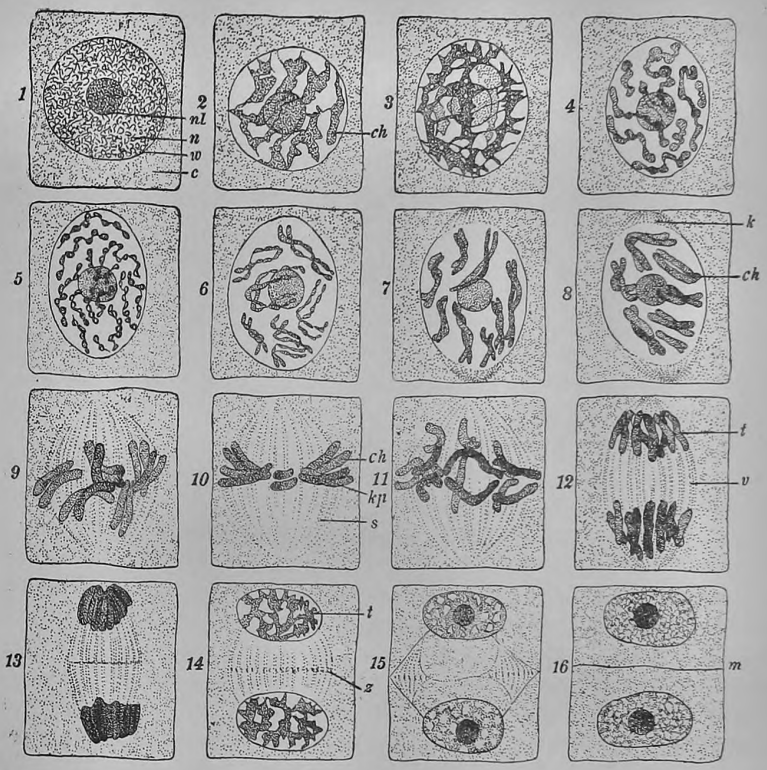



Fig. 10. Aufeinanderfolgende Stadien der typischen Kern- und Zellteilung aus dem embryonalen Gewebe einer höher organisierten Pflanze. Etwas schematisiert. Als Vorlage dienten Längsschnitte mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixierter Wurzelspitzen von Najas marina, nach Färbung mit Eisenhämatoxylin. *n* Kern, *nl* Nucleolus, *w* Kernwandung, *c* Zytoplasma, *ch* Chromosomen, *k* Polkappen, *s* Spindel, *kp* Kernplatte, *t* Tochteranlage, *v* Verbindungsfäden, *z* Zellplatte, *m* neue Scheidewand. Die Chondriosomen sind bei solcher Fixierung und Färbung nicht sichtbar. In *1* der Kern in Ruhe. In *2*, *3* und *4* fortschreitende Trennung der Chromosomen und Sonderung ihrer Substanz in dichtere und weniger dichte Abschnitte. In *6* die Längsspaltung der Chromosomen. In *7* und *8* die bereits gespaltenen Chromosomen werden allmählich kürzer und dicker; an den Kernpolen Anlage der Polkappen. In *9* Auflösung der Kernwandung, Bildung der Spindelfasern von den Polkappen aus und Einordnung der gespaltenen Chromosomen in die äquatoriale Kernplatte. In *10* fertiggestellte Kernplatte. In *11* beginnende Trennung der Tochterchromosomen in Richtung der Pole. In *12* die getrennten Tochterchromosomen in der Nähe der Spindelpole. In *13* bis *16* Bildung der Tochterkerne; in *13* und *14* zugleich Anlage der Verbindungsfäden mit Zellplatte, in *15* und *16* Ausbildung der neuen Scheidewand. Vergr. ca. 1000

„Linin"-gerüst verteilt und ein stark gefärbtes „Kernkörperchen," oder mehrere solche, in dessen Maschen. Das Ganze wird von der zarten Kernwandung umschlossen. Das Gerüstwerk stellt sich als ein einheitliches Gebilde dar; doch kommt es bei Pflanzen häufig vor, daß sich die stärker färbbare Substanz an be-

stimmten Knotenpunkten vornehmlich angesammelt zeigt, daß diese Ansammlungen annähernd gleichmäßig durch den Kernraum verteilt sind und eine konstante Zahl aufweisen. — Soll nun ein ruhender Kern in den Teilungszustand eintreten, so beginnt eine Sonderung in seinem Gerüstwerk sich zu vollziehen. Es treten dichtere Stellen hervor, auf welche das übrige Gerüstwerk langsam eingezogen wird (2, 3). Wo Knotenpunkte im Gerüstwerk zuvor schon sich markierten, bilden sie auch die Orte der nunmehrigen Sammlung. Während dieser Zeit nimmt die Färbbarkeit der ganzen Kernmasse dauernd zu. Schließlich ist das gesamte Gerüstwerk in regenwurmförmige Gebilde von bestimmter Länge und Zahl, die sich stark färben lassen, umgewandelt (4, 5). Diese Gebilde hat man wegen der Anziehung, die sie auf spezifische Kernfarbstoffe ausüben, „Chromosomen" genannt. Die gefärbte Substanz ist in ihnen oft zu annähernd gleich starken Körnern oder Scheibchen, die durch ungefärbte Zwischenräume getrennt werden, in regelmäßiger Aufeinanderfolge angesammelt (4, 5). Die wurmförmigen Chromosomen flachen sich nun bandartig ab, und es wird in ihnen ein Spalt sichtbar (6), der sie in je zwei gleiche Längshälften zerlegt (7). Inzwischen hat sich von außen an der Kernwandung Zytoplasma angesammelt und ist dann nach zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns, den Stellen, an welchen die beiden Teilungspole entstehen sollen, gewandert (7, 8*k*). Dort sondert sich dieses Zytoplasma in Fasern, die an einem gemeinsamen Punkt, dem „Pol", zusammentreffen (8*k*). Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar zuvor schon an Substanz eingebüßt hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein, um, von entgegengesetzten Seiten her, einerseits auf die Chromosomen zu stoßen, andererseits einander zu begegnen und von einem Pol zum andern reichende Fasern zu bilden (9). Es sind das jedenfalls besonders aktive Bestandteile des Zytoplasmas, die in solche Faserbildung eintreten, Bestandteile, die von den Botanikern aus diesem Grunde vielfach mit dem Namen „Kinoplasma" belegt wurden, während das übrige Zytoplasma, das vorwiegend nur Ernährungszwecken zu dienen scheint, den Namen „Trophoplasma" erhielt. Das Kinoplasma läßt sich in solcher fadenförmigen Differenzierung mit Hilfe bestimmter Tinktionsmittel anders als das Trophoplasma färben. Die Botaniker wenden mit Vorliebe zu diesem Zweck nacheinander Safranin, Gentianaviolett und Orange an und erreichen so, daß dann in den Teilungsbildern der Kerne die Chromosomen sich rot, das faserförmige Zytoplasma violett, das übrige Zytoplasma braungelb gefärbt zeigen. Das glaubte ich hier einschalten zu müssen, damit man daraus ersehe, wie die modernen Hilfsmittel der Forschung es selbst einem Anfänger ermöglichen, Dinge unmittelbar wahrzunehmen, die auch dem bedeutendsten Forscher vor 40 Jahren verborgen bleiben mußten. Die auf die beiden Teilungspole zentrierten Fasern stellen zusammen eine spindelförmige Figur dar (9, 10), die demgemäß die Bezeichnung „Kernspindel" erhielt. In die Äquatorialebene dieser Spindel werden

von den Spindelfasern die Chromosomen eingereiht, um die „Kernplatte" oder „Äquatorialplatte" zu bilden (10). An die eine Längshälfte jedes Chromosoms setzen die von dem einen Pol kommenden, an die andere die vom entgegengesetzten ausgesandten Spindelfasern an. Mit diesem Zustand sind die vorbereitenden Vorgänge der Kernteilung, die man „Prophase" nennt, durchlaufen, und die „Metaphase" ist erreicht. Diese hält länger als die anderen Stadien an; es ist, als wenn eine bestimmte Zeit dazu erforderlich wäre, um die fortschreitende Bewegung innerhalb des Teilungsvorgangs, welcher der Mutterkern bisher folgte, in jene rückschreitende zu verwandeln, die zur Bildung der beiden Tochterkerne führen soll. Diese Bewegungsrichtung wird mit der sich nunmehr einstellenden „Anaphase" eingeschlagen. Die Längshälften jedes Chromosoms trennen sich voneinander (11) und bewegen sich in der Richtung der Pole (12). Man hat den Eindruck, daß es die Spindelfasern, an denen die Chromosomen haften, sind, die, sich zusammenziehend, die Tochterchromosomen nach ihrem Bestimmungsort befördern. Dafür spricht der Umstand, daß die Befestigungsstellen der Chromosomen polwärts voraneilen, was eine entsprechende Krümmung der Chromosomen zur Folge hat (12). Daher man die Spindelfasern, an welchen die Chromosomen befestigt sind, als „Zugfasern" bezeichnet hat. Den Gegensatz zu ihnen bilden die „Stützfasern", die von einem Pol zum andern reichen und so gewissermaßen das Gerüst bilden, das die Teilungspole in ihrer gegenwärtigen Lage festhält. Sind die Tochterchromosomen an ihren Bestimmungsort gelangt (12, 13), so beginnt die „Telophase" des Kernteilungsvorgangs, die in rückläufigen, zum Gerüstwerk des Ruhezustandes hinleitenden Veränderungen genau das wiederholt, was der Mutterkern an fortschreitenden Veränderungen durchgemacht hat. Die Chromosomen rücken eng aneinander (13), und alsbald grenzt sich das umgebende Zytoplasma gegen sie durch eine Kernwandung ab. Nunmehr nehmen die jungen Tochterkerne an Größe zu, während sich ihre Chromosomen vakuolisieren (14), dadurch wabig werden und untereinander zu dem gemeinsamen Gerüstwerk des fertigen Kerns vereinigen (15, 16). In den jungen Tochterkernanlagen bilden sich auch neue Kernkörperchen (15), um schließlich ganz denselben Zustand wiederherzustellen, wie es der war, von dem unsere Schilderung ausging (16).

Übereinstimmung der Kernteilungsvorgänge bei höheren Pflanzen und Tieren.

So vollziehen sich, in fast völlig übereinstimmender Weise, die Vorgänge der Kernteilung bei allen höher organisierten Pflanzen und Tieren. Der einzig wirklich auffallende Unterschied, den die Tiere darbieten, besteht darin, daß bei ihnen an den Polen der Kernspindeln geformte Gebilde individualisiert sind, die als Kraftzentren fungieren, als solche im Zelleib fortbestehen und zu Beginn jeder neuen Kernteilung, eine Zweiteilung erfahren, um an die Stellen zu rücken, welche zu den Polen der neuen Kernteilungsfigur werden sollen. Man bezeichnet sie meistens als „Zentrosomen". Ihnen ähnliche Gebilde kommen auch in den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs vor. Weiter aufwärts konnte man sie dort aber nicht nachweisen, so eifrig man auch bemüht war, sie aufzufinden.

Direkte und indirekte Kernteilung.

Ein solcher Kernteilungsvorgang wie der geschilderte wird, weil er mit fadenförmigen Sonderungen des Kerninhaltes verbunden ist, als „mitotischer"

oder als „Mitose" bezeichnet, noch häufiger als „Karyokinese" (von Karyon, Kern und Kinesis, Bewegung). Man spricht auch von „indirekter Kernteilung", wenn man den Gegensatz zu „direkten" Teilungsvorgängen, mit denen wir uns noch werden zu beschäftigen haben, und die auf einer einfachen Durchschneidung des sich teilenden Gebildes beruhen, betonen will.

**Deutung der Vorgänge bei der indirekten Kernteilung.**

Vergegenwärtigen wir uns alle die Erscheinungen, welche eine solche Karyokinese darbietet, so wirft sich uns vor allem die Frage auf, warum der Vorgang dermaßen verwickelt sei. Wir können uns dabei durch die Vorstellung leiten lassen, daß er sich in einfacherer Weise vollziehen würde, läge nicht eine Notwendigkeit für diese Verwicklung vor. Bestünde der Kern aus einer gleichartigen Masse, so ginge sicherlich seine Halbierung ganz einfach in Form von Durchschnürung vor sich. Das lehren uns andere lebendige Gebilde des Protoplasten, die sich so verhalten, ja sein zytoplasmatischer Zelleib selbst. Wenn sich die Chromosomen für jede Karyokinese einzeln heraussondern, und jedes von ihnen halbiert wird, um die Tochterkerne übereinstimmend auszugestalten, so läßt sich daraus schließen, daß die Chromosomen untereinander verschieden sind, sonst brauchten nicht jedem Tochterkern die sämtlichen Chromosomen des Mutterkerns auf solchem Wege gesichert zu werden. Aber auch jedes einzelne Chromosom muß aus aufeinander folgenden, ungleichwertigen Teilen aufgebaut sein, denn wäre das nicht der Fall, so vollzöge sich seine Teilung in einfacherer Weise, der Quere nach. Folgen aber im Chromosom ungleichwertige Abschnitte aufeinander, so vermag nur eine Längsspaltung sie alle den Tochterchromosomen zu sichern. Ein einfarbiges, seidenes Band von übereinstimmender Breite und Dicke, das wir mit der Schere in zwei völlig gleiche Hälften zu teilen hätten, würden wir genau in halber Länge durchschneiden. Um von einem Band, das aus aufeinanderfolgenden Streifen verschiedener Stoffe zusammengesetzt wäre, zwei gleichwertige Hälften zu erhalten, müßten wir wie die Natur bei der Chromosomenteilung verfahren, und es der Länge nach in zwei gleich breite Hälften trennen. Es kompliziert die Natur sicherlich nicht in überflüssiger Weise den Kernteilungsvorgang. Sie schlägt vielmehr den einzigen Weg bei ihm ein, der zum Ziele führt. Und so darf es uns denn nicht wundernehmen, daß bei Tieren wie bei Pflanzen dieser Vorgang uns in übereinstimmender Weise entgegentritt.

**Individualität der Chromosomen.**

Wo Kernteilungen rasch aufeinanderfolgen, läßt sich feststellen, daß aus denselben Abschnitten des Kerngerüstes, die in der Telophase aus den einzelnen Chromosomen hervorgingen, in der nächsten Prophase dieselben Chromosomen sich wieder heraussondern. Das wird besonders auffällig in solchen Kernen, deren Chromosomen eine verschiedene Größe besitzen. Bei jeder Prophase tauchen sie aus dem Kerngerüst mit den gleichen Größenunterschieden wieder auf. Ist also das Gerüst eines ruhenden Kerns auch scheinbar gleichmäßig und zusammenhängend, die Chromosomen, die es aufgebaut haben, dauern in ihm fort, nur sind ihre Grenzen eben nicht zu erkennen. Doch lernten wir ja bereits auch solche ruhende Kerne kennen, in deren Gerüst Substanzansammlungen von bestimmter Zahl und Verteilung auf die Lage der einzelnen Chromo-

somen in dem gemeinsamen Verbande hinweisen. Die Lehre von der Individualität der Chromosomen*, die auf solche Beobachtungen sich stützt, nimmt somit an, daß die Chromosomen durch alle aufeinanderfolgenden Kernteilungen fortdauern, ungeachtet dessen, daß man sie in ruhenden Kernen nicht geschieden sieht.

Die sorgfältigen Halbierungen, welche die Chromosomen bei der Kernteilung erfahren, mußten, bald nachdem sie bekannt wurden, auch den Gedanken erwecken, daß den Kernen eine wichtige Rolle bei der Vererbung zufalle. Denn diese Teilungsart erschien nur begreiflich bei der Annahme, daß sie allen Kerngenerationen in einem gegebenen Organismus die volle Zahl der ihm zukommenden und seine Eigenart bedingenden Erbanlagen zu sichern habe.

Da in beiden organischen Reichen Einkernigkeit der Protoplasten schon früh- Zellteilung.
zeitig zur Regel wurde, so folgte daraus auch die Notwendigkeit, die Kern- und Zellteilungsvorgänge miteinander organisch zu verbinden. Auf solche Weise waren den beiden neuen Zellen, die aus der Teilung der alten Zelle hervorgingen, die ihnen notwendigen Kerne gesichert. Im Pflanzenreich mußte bei jedem Zellteilungsvorgang noch dem besonderen Umstand Rechnung getragen werden, daß eine feste Membran den Protoplasten umhüllt. Zwischen den neu entstandenen Tochterzellen galt es somit auch eine Scheidewand aus Zellhautstoff einzuschalten. Diese Aufgabe lösten die pflanzlichen Zellen mit Hilfe von „Phragmoplasten". Um diese zu bilden, dringt körnchenfreies Zytoplasma zwischen die Stützfasern der Kernspindel (Fig. 10, 12), die als „Verbindungsfäden" zwischen den beiden Tochterkernanlagen zurückblieben, ein und vermehrt ihre Zahl, indem es neue Fasern bildet (13, 14). Diese stimmen mit den älteren Verbindungsfäden in ihrem Verhalten überein, dürften somit auch aus jenem Zytoplasma bestehen, das wir als Kinoplasma bezeichnet haben. So kommt zwischen den beiden Tochterkernanlagen der Phragmoplast als tonnenförmiger, längsgestreifter Körper zustande; er erweitert sich an seinen Rändern und gewinnt dadurch linsenförmige Gestalt. In seiner Äquatorialebene schwellen die Fasern knötchenförmig an und erzeugen in solcher Weise die sogenannte Zellplatte (14). Die Knötchen dieser Zellplatte verschmelzen hierauf miteinander zu einer zusammenhängenden, zytoplasmatischen Hautschicht (15). Innerhalb dieser Hautschicht wird schließlich Membranstoff (16), und zwar, wie wir schon wissen, Pektinstoff, ausgeschieden, in Form einer zarten, mittleren Lamelle, durch deren Anlage eine Spaltung der ursprünglich einfachen Hautschicht in zwei Hautschichten bedingt wird. Hat der Phragmoplast während seiner Ausbreitung allseitig die Hautschicht der Mutterzelle erreicht, so setzt die neue Hautschicht, die in ihm entsteht, gleich im ganzen Umkreis an die alte an. Dann kann auch die neue Zellhaut sich gleich als vollständige Scheidewand der Mutterzellhaut anfügen. Wenn der Phragmoplast nicht den ganzen Querschnitt der Zelle ausfüllt, und das ist besonders in den mit einem Saftraum versehenen Zellen, die sich noch teilen, der Fall, so führt er mitsamt den beiden Tochterkernen, an denen er haftet, seitliche Bewegungen aus, die ihn schließlich überall in der Teilungsebene mit der Hautschicht der Mutterzelle in Berührung bringen.

Von denjenigen Stellen, an welchen die Scheidewand bereits fertig ist, zieht der Phragmoplast sich zurück und ergänzt sie an ihren noch freien Rändern. Die Bildung der Scheidewand ist in solchen Fällen nicht eine simultane, sondern eine sukzedane.

Kernteilung in lebenden Zellen sichtbar.

Es gibt Haarzellen bei den höheren Pflanzen, die im lebenden Zustande einen annähernden Einblick in den Kernteilungsvorgang gestatten. Das war erwünscht, weil sich bei ihnen nachprüfen ließ, ob man sich aus den fixierten Zuständen eine richtige Vorstellung von der Aufeinanderfolge der Teilungsphasen gebildet habe.

Freie Kernteilung und Vielzellbildung.

Andere Vorgänge der Zellbildung, die uns in den Geweben der höher organisierten Pflanzen begegnen könnten, lassen sich von den eben geschilderten ableiten, sie würden uns somit nichts grundsätzlich Neues bieten. Doch auf einen, als „Vielzellbildung" bezeichneten, Vorgang möchte ich eingehen, weil er ein historisches Interesse darbietet und in auffälligster Weise wieder lehrt, welche Vorteile aus den neuen Untersuchungsmitteln uns erwachsen sind. Nehmen wir etwa aus dem befruchteten, bereits merklich angeschwollenen Fruchtknoten der aus Persien stammenden Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis*), die im ersten Frühjahr in unseren Gärten blüht, eine Samenanlage heraus und halbieren sie der Länge nach, so erblicken wir in ihrem Innern einen schon dem bloßen Auge sichtbaren Hohlraum. In diesem Hohlraum, der Embryosack heißt, hatte sich zuvor die Befruchtung vollzogen. Auf diesem Entwicklungszustand würden wir bereits in dessen oberem Ende eine junge, noch wenigzellige Keimanlage vorfinden. Außerdem enthält aber dieser Hohlraum einen Schleim, der aus der geöffneten Samenanlage herausfließt. In einem Wassertropfen, mikroskopisch untersucht, würde uns dieser Schleim kleine Körner vorführen, die zum Teil wie Kernkörperchen aussehen; wir bekämen in ihm auch freie Zellkerne zu sehen und zudem in Bläschen eingeschlossene Kerne. M. J. Schleiden glaubte nun in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts, hier die ganze Geschichte der Kern- und Zellbildung vor Augen zu haben: Neu entstandene Kernkörperchen, die eine Kernwandung erhalten und zu Kernen werden, und Kerne, um welche der Zelleib sich abgrenzt. Tatsächlich lag ihm nur ein in Desorganisation begriffenes, kernhaltiges Protoplasma vor. Heute fixieren wir den Zellinhalt solcher Samenanlagen, bevor wir sie schneiden, und stellen nun fest, daß in ihrer auffallend großen Embryosackzelle ein protoplasmatischer Wandbelag sich befindet, der zahlreiche Kerne führt. Seine Vielkernigkeit ist dadurch bedingt, daß der Teilung seines ersten Kerns eine Zellteilung nicht folgte, und daß auch weiterhin die Kerne fortfuhren, sich durch Teilung zu vermehren, ohne daß es zur Bildung von Scheidewänden zwischen ihnen kam. Der gehärtete, protoplasmatische Wandbelag läßt sich aus dem Embryosack befreien und erscheint dann wie ein zartes Häutchen, in welchem die Kerne gleichmäßig verteilt sind. Man läßt die Kerne durch entsprechende Färbung deutlicher hervortreten. Der Zufall kann es fügen, daß man sie in Teilung antrifft. Die Teilungen pflegen an dem einen Ende des Embryosackes zu beginnen und gegen das andere fortzuschreiten. Man hat daher alle Zustände der Teilung in solchen Fällen vor

Augen. Das sind äußerst anziehende Bilder, zudem lehrreich, da sie über die Aufeinanderfolge der Phasen keinen Zweifel lassen. Diese freien Kernteilungen dauern im gemeinsamen, protoplasmatischen Wandbelage des Embryosackes so lange fort, als dieser wächst. Erst wenn er seine volle Größe erreicht hat, umgeben sich seine Kerne mit kinoplasmatischen Strahlungen, denen die Rolle von Phragmoplasten zufällt, und die in ihrem Innern Scheidewände ausbilden, durch welche der protoplasmatische Wandbelag in entsprechend viel Zellen zerlegt wird (Fig. 11). Daher wird dieser Vorgang als Vielzellbildung bezeichnet. Es ist klar, daß er eine Art verkürzte Entwicklung darstellt, die, statt in entsprechend vielen Zellteilungen fortzuschreiten, zunächst nur mit freien Kernteilungen operiert und dann erst auf einmal die den Kernen entsprechende Zahl von Zellen bildet. Bei den Palmen erreicht der Embryosack oft eine ganz auffallende Größe, bevor er zur Zellbildung an seiner Wandung schreitet. Man braucht sich nur die Kokosnuß zu vergegenwärtigen, deren Embryosack auf diese Weise ein Volumen von 500 und mehr Kubikzentimetern erlangt. Er stellt auf solchem Zustand eine der allergrößten Zellen vor, deren das organische Reich sich rühmen kann. Dann finden die Vielzellbildungen an seiner Wandung statt, worauf die erzeugten Zellen durch fortgesetzte Zweiteilungen jene weiße Gewebeschicht erzeugen, die uns zu Gesicht kommt, wenn wir eine Kokosnuß öffnen. Wir haben dann vor Augen die harte Schale, die wir zerbrachen, und die als solche noch zur Fruchtwandung gehört, die ihrer Innenseite anhaftenden, gebräunten und abgestorbenen Reste der Samenschale sowie der Embryosackwandung, und auf diese folgend das sogenannte Endosperm, eben jene weiße, etwa einen Zentimeter starke Gewebeschicht, die mit Reservestoffen angefüllt ist. Man findet in ihren Zellen Aleuron und Öltropfen vor, auch Kristallnadelbüschel von auskristallisiertem Fett. Ist die Kokosnuß noch jung, so füllt „Kokosmilch" ihre innere Höhlung aus. Diese Höhlung stellt den vom Gewebe nicht angefüllten Rest des ursprünglichen Saftraums der Embryosackzelle dar. Ihr Saft ist eine wässerige Emulsion von Fett und Eiweiß. — Embryosäcke, die weniger groß werden, pflegen sich mit Endosperm ganz auszufüllen. In solchen Pflanzenfamilien, welchen schmale, sich schlauchförmig während ihres Wachstums streckende Embryosäcke zukommen, geht die Endospermbildung nicht durch Vielzellbildung, sondern durch aufeinanderfolgende Zellteilungen von statten. So lassen sich direkte Anknüpfungspunkte für die phylogenetische Ableitung des aus Vielzellbildung hervorgehenden Endosperms von dem durch Zellteilung erzeugten gewinnen.

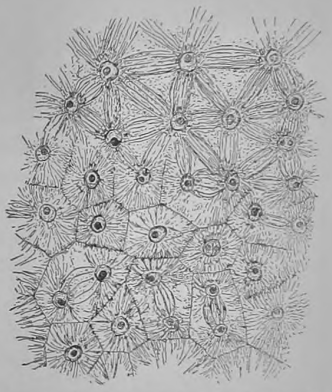


Fig. 11. Stück des protoplasmatischen Wandbelags aus dem Embryosack von Reseda odorata, bei beginnender Vielzellbildung. Der Vorgang schreitet von unten nach oben fort. Nach einem fixierten und tingierten Präparate. Vergr. 220.

Direkte Kernteilung.

Außer der indirekten Kernteilung gibt es im Pflanzenreich auch eine direkte. Es kommt ihr zwar nur eine begrenzte Verbreitung zu, doch theoretisch ist sie sehr lehrreich, denn sie zeigt uns, daß ein Kern sehr wohl imstande ist, sich zu teilen, ohne zuvor verschiedene Sonderungen durchzumachen. Er geht aber eine direkte Teilung nur unter solchen Umständen ein, die seine genaue Zerlegung in zwei völlig übereinstimmende Hälften nicht verlangen. In den Geweben mancher Pflanzen sind in unregelmäßiger Durchschnürung begriffene Kerne, sowie schon getrennte Produkte ihrer Durchschnürung, stets anzutreffen (Fig. 12). Das Kerninnere hat bei diesem Vorgang das Aussehen des Ruhezustandes. Die erzeugten Teilkerne brauchen nicht in ihrer Größe übereinzustimmen. Niemals ist ein solcher Teilungsvorgang mit einer Zellteilung verknüpft! Die Nachkommen des einen Kerns verbleiben in demselben Protoplasten. Der Teilungsvorgang ist aber mit einer Massenzunahme der Kernsubstanz verbunden, und darauf kommt es allem Anschein nach nur an. Daß dem wirklich so ist, lehren uns in überzeugender Weise jene „Internodialzellen" der Charazeen, mit welchen wir uns schon einmal mit Beziehung auf Protoplasmaströmung befaßt haben. — Durch diese langen Internodialzellen werden bei den Charazeen die aufeinanderfolgenden „Knoten" getrennt. Den letzteren entspringen alle seitlichen Glieder der Pflanze, und sie allein sind überhaupt befähigt, neuen Anlagen den Ursprung zu geben. Im Gegensatz zu ihnen stellen die Internodialzellen die bevorzugten Erzeugungsstätten von Assimilaten dar; sie sind die Ernährer der Pflanze. Eine junge Zelle, die zur Internodialzelle werden soll, wächst auf das Mehrhundertfache in die Länge. Da ihr Protoplast bei solcher Größenzunahme mit einem Kern nicht auskommen kann, so bildet er deren Tausende. Weil aber die betreffende Zelle nie mehr an Gestaltungsvorgängen teilnehmen, vielmehr nur Ernährungszwecken dienen soll, so vermehrt sie ihre Kerne auf dem Wege direkter Durchschnürung. Die in dem ersten Kern, von dem diese „Fragmentation" ausging, enthaltenen Erbeinheiten haben, so dürfen wir jedenfalls annehmen, währenddessen keine Vermehrung erfahren, sie wurden auf die vielen sich trennenden Kerne verstreut. Andere Kernstoffe, darunter stark färbbare, die in ihrem Verhalten an die Substanz der Kernkörperchen erinnern, haben hingegen entsprechend an Menge zugenommen. Hieraus möchten wir schließen, daß die Kerne nicht nur die Träger erblicher Eigenschaften sind, sondern daß ihnen auch eine ernährungsphysiologische Aufgabe in den Protoplasten zukommt. Nur sofern ihren Teilungsprodukten alle Erbeinheiten gesichert werden sollen, führen sie jene Sonderungen bei der Teilung aus, die wir bei der Karyokinese kennen lernten. Ist es nur um nahrungsphysiologische Teilungen der Kernsubstanz zu tun, so genügen einfache Durchschnü-

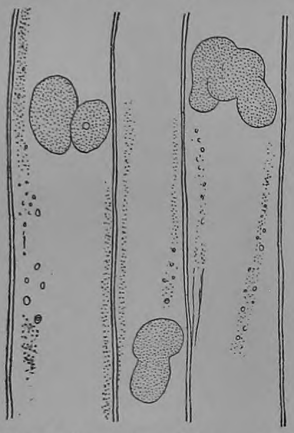


Fig. 12. Kerne älterer Zellen aus dem Stengel von Tradescantia virginica, in direkter Teilung. Vergr. 540.

rungen; sie gewährleisten augenscheinlich jedem Teilstück die Fähigkeiten, die es für diese Aufgaben braucht. Beziehungen der Kernsubstanz zu bestimmten Vorgängen im Zelleib ergaben sich auch aus Versuchen, in denen es gelang, einer aus einem Teilungsvorgang hervorgehenden Zelle, oder dem Teilstück einer Zelle, künstlich den Kern vorzuenthalten. Solche kernlose Protoplasten sind nicht imstande, Zellhautstoff zu bilden, ihr Chlorophyllapparat leidet bald, ihre Widerstandsfähigkeit nimmt ab, sie vermögen zwar noch zu atmen und in bestimmten Fällen auch Stärke zu bilden, doch hält ihr Leben nicht lange an. Die ernährungsphysiologische Tätigkeit des Kerns im Protoplasten läßt sich als vegetative der generativen gegenüberstellen, die er als morphologisches Gebilde bei den Gestaltungsvorgängen und der Fortpflanzung zu leisten hat. Auf vegetative Funktionen weist auch das Verhalten der Kerne in sezernierenden Zellen hin. Sie müssen zu dem Prozeß der Ausscheidung in Beziehung stehen, sonst würden im Pflanzenreich wie im Tierreich sezernierende Zellen nicht durch besonders große Kerne ausgezeichnet sein.

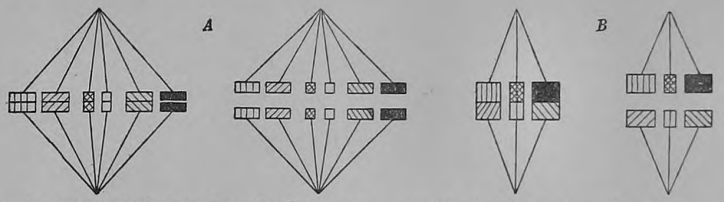



Fig. 12. In *A* schematische Darstellung der Äquationsteilung, in *B* der Reduktionsteilung. In *A* ist zu sehen, daß jedes längsgespaltene Chromosom für sich in die Kernplatte eingeschaltet wurde, und daß seine Längshälften sich hierauf trennen, um an die beiden Pole der Spindel zu gelangen. Die Chromosomen sind in dem angenommenen Falle ungleich groß, ihre Verschiedenheit durch die verschiedene Schattierung ausgedrückt. In *B* sieht man die Chromosomen von *A* paarweise zu Gemini vereinigt. Die Längsspaltung zeigt nur das mittlere Paar, dessen Längsachse dem Beobachter zugekehrt ist; in den seitlichen Paaren liegt der Längsspalt in der Ebene der Figur. Dieselbe Figur *B* zeigt auch das Auseinanderweichen der ganzen Chromosomen, die ihre Längshälften demselben Pol zuführen.

Die mit Längsspaltung der Chromosomen und ihrer Zuweisung an die Tochterkerne verbundene, indirekte Kernteilung (Fig. 11 und 13 A) ist nicht die einzige Art von Karyokinese, welche das organische Reich auf einer bestimmten Höhe der phylogenetischen Entwicklung aufzuweisen hat. Es gibt noch eine andere Karyokinese von tiefeingreifender Bedeutung, die man als „allotypische" der typischen, die uns schon bekannt ist, gegenüberstellen muß (Fig. 13 B). Es hat viel Mühe und Arbeit gekostet, diese beiden Arten der Kernteilung als prinzipiell verschieden zu erkennen und ihre Merkmale festzulegen. Und auch heute noch bereitet die Deutung bestimmter Phasen der allotypischen Kernteilungen nicht geringe Schwierigkeiten und bewegt sich zum Teil in Gegensätzen.* Über den wichtigsten Unterschied, der beide Teilungsarten trennt, sind aber die meisten Forscher jetzt einig, und das dürfte für den Zweck, den wir hier befolgen, genügen. Allotypische Kernteilung.

In der allotypischen Kernteilung (Fig. 14) sind zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte eng vereinigt: der „heterotypische" Teilungsschritt, der meist jetzt kurzweg als „Reduktionsteilung" (1—12) bezeichnet wird, und der „homöotypische" Teilungsschritt (13—16).

**Reduktionskernteilung.**

Um gleich vorweg zu nehmen, worin der Schwerpunkt der Reduktionsteilung liegt, so ist es, daß sie zur Halbierung der Chromosomenzahl führt. Während somit das für die typische Kernteilung (Fig. 13 A) entscheidende Ereignis in einer Trennung der Längshälften von Chromosomen liegt, ist dieses

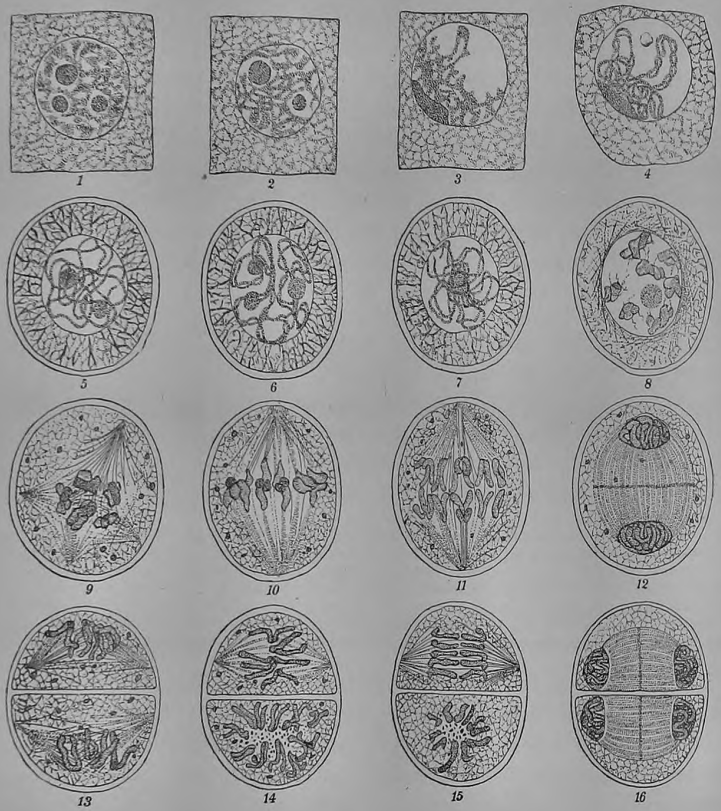


Fig. 14. Allotypische Kernteilung. Reduktionsteilung *1—11*, homöotypische Kernteilung *12—16*. Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung, etwas schematisiert. Nach Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure Eisenhämatoxylinfärbung. — Die Chondriosomen nach solcher Fixierung und Färbung nicht sichtbar. *1* Mutterzelle mit ruhendem Kern. *2* die Sonderung der Chromosomen. *3* als Synapsis bezeichneter Zustand der Zusammenziehung. *4* Doppelfäden in Verschmelzung begriffen. *5* der aus diesen Fäden entstandene, einen scheinbar einfachen Faden darstellende Knäuel. *6* wiedererfolgende Trennung der zuvor vereinigten Fäden. *7* der Knäuel in Segmentierung begriffen. *8* Diakinese. *9* Multipolare Spindelanlage. *10* Mutterkernspindel mit der aus Doppelchromosomen gebildeten Kernplatte. *11* Reduktionsteilung; die auseinanderweichenden Chromosomen eine teilweise Trennung ihrer Längshälften zeigend. *12* Anlagen der Tochterkerne. *13* die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht. *14* Tochterkernspindeln. *15* Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. *16* Anlagen der Enkelkerne. Vergr. etwa 750.

für die Reduktionsteilung (Fig. 13 B) in der Zuweisung ganzer Chromosomen an die Tochterkerne gegeben, so zwar, daß jeder Tochterkern die eine Hälfte der Chromosomen des Mutterkerns erhält. Daher die Bezeichnung Reduktionsteilung für diesen Vorgang.

Die volle Tragweite dieser Einrichtung wird uns erst klar werden, wenn wir uns mit den Befruchtungsvorgängen befassen, denn mit ihnen stellte sich die Notwendigkeit der Reduktionsteilung ein.

Kennzeichnend für die Reduktionsteilung (Fig. 14, 1—12) sind bereits ihre Prophasen (1—9). Da stellt sich alsbald ein Zustand ein, der das ganze Kerngerüst, mitsamt dem Kernkörperchen, stark einseitig zusammengezogen, innerhalb der Kernhöhlung zeigt (3). Man hat ihn „Synapsis" genannt. Dann entwirrt sich dieser Knäuel, indem Fadenschlingen aus ihm hervortreten (4), sich weiterhin bedeutend strecken und durcheinanderwinden. Stellenweise erkennt man eine doppelte Zusammensetzung der Fäden (4) und eine Abwechslung stärker und schwächer tingierbarer Stellen in ihrem Verlauf. Dann beginnen die Fäden sich wieder zu verkürzen und zu verdicken, was zu einer entsprechenden Entwirrung der Schlingen führt (5). Nun wird die doppelte Zusammensetzung der Fäden überall deutlich (6). Zugleich befreien sich die Schlingen von ihrer gemeinsamen Einfügungsstelle, verkürzen sich immer stärker und stellen schließlich gekrümmte Stäbchenpaare dar, in welchen die beiden Paarlinge sich völlig gesondert und nur mehr oder weniger stark umeinandergewunden zeigen (7). In jedem Paarling erkennt man einen Spalt; er hat eine Längsteilung vollzogen, die aber nur angedeutet bleibt. Die verschiedenen Paare berühren sich nicht gegenseitig und suchen daher eine Stütze an der Kernwandung, an der sie sich annähernd gleichmäßig verteilen (8). Das ist das Stadium der „Diakinese". Jetzt stellen sich Kinoplasmastrahlungen um den Kern ein, die anfangs meist auf mehrere Pole hin gerichtet sind (9). Es schwindet das Kernkörperchen und die Kernwandung, die Kinoplasmafasern dringen in den Kernraum vor und erfassen mit ihren Enden die Stäbchenpaare. Alsbald haben sich die Kinoplasmafasern auf zwei Pole zentriert, und es liegt eine Kernspindel vor, deren Kernplatte von den Stäbchenpaaren gebildet ist (10). Diese Stäbchenpaare hat man „Gemini" genannt. Sie orientieren ihre Hälften nach entgegengesetzten Polen und sind dementsprechend an den Zugfasern der Spindel befestigt. Die Stützfasern laufen auch hier von Pol zu Pol. Damit ist die Metaphase der Teilung erreicht.

Die Reduktionskernplatte besitzt meist ein charakteristisches Aussehen, und wer auf karyokinetischem Gebiet arbeitet, vermag sie für gewöhnlich gleich als solche zu erkennen. Die beiden Chromosomen in jedem Geminus pflegen sich durch ihre Kürze und Dicke, den Chromosomen einer typischen Kernplatte gegenüber, auszuzeichnen. Die beiden Paarlinge werden schon in den Metaphasen von den Spindelfasern mehr oder weniger stark auseinandergezogen (10), wodurch sehr bezeichnende Bilder entstehen, in welchen die Gemini häufig die Gestalt von Kreuzen aufweisen.

Nach einer Ruhepause stellt sich die Anaphase ein, und die getrennten Chromosomen werden in Richtung der Pole befördert (11). Schon auf diesem Wege lassen sie oft deutlich erkennen, daß sie aus je zwei Längshälften bestehen (11). Also stellte die Längsspaltung, die in jedem der zu Paaren vereinigten Chromosomen während der Prophasen dieser Teilung angedeutet wurde, wirklich ihre Längshalbierung dar, die aber zunächst keine Verwendung finden sollte.

In den Prophasen der Reduktionsteilung fällt somit die sonst gewohnte Längsspaltung der Chromosomen nicht fort, doch sind beide Längshälften jedes Chromosoms bestimmt, in denselben Tochterkern zu gelangen. Die Zugfasern sorgen durch die Art, wie sie die Chromosomen erfassen, dafür, daß dem so geschieht.

Homöotypische Teilung.

Die beiden Tochterkerne bringen es nach ihrer Anlage meist kaum zu einem vollen Ruhezustand. Sie treten vielmehr fast unmittelbar in die Prophasen der nächsten Teilung ein. Diese Teilung nun, die an die Reduktionsteilung anschließt, ist dadurch ausgezeichnet, daß in ihr keine neue Längsspaltung der Chromosomen vorgenommen wird, daß sie vielmehr dazu dient, die im vorigen Teilungsschritt schon erzeugten Spaltungsprodukte voneinander zu

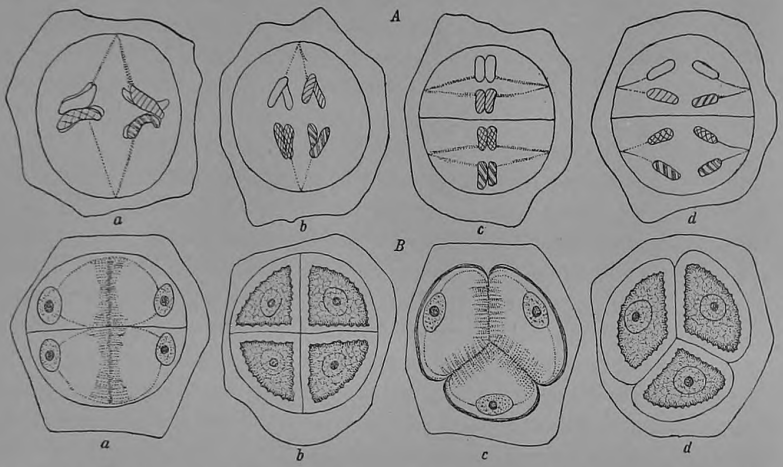



Fig. 15. Schematische Darstellung der allotypischen Teilung in einer Sporenmutterzelle. In *A*, *a* und *b*, die Reduktionsteilung, in *A*, *c* und *d* die homöotypische Teilung. *A*, *a* und *b* zeigen, daß ganze, durch besondere Schattierung kenntlich gemachte Chromosomen sich trennen, und daß deren Längshälften nach demselben Pol gelangen; in *A b* spreizen diese Längshälften äquatorialwärts. *A c* zeigt, daß es die Tochterchromosomenpaare, die in *A*, *a* und *b* nach demselben Pol gelangten, sind, die in die Kernplatte eingereiht werden und in *A d* sich trennen, um die Enkelkerne zu versorgen. In *B*, *a* und *b* ist eine Sporenmutterzelle zu sehen, die ihre Vierteilung durch zwei aufeinander folgende Zellteilungen, d. h. sukzedan, in *B*, *c* und *d* eine solche, die ihre Vierteilung auf einmal, d. h. simultan vollzog.

trennen. Man hat diesem Teilungsvorgang daher auch einen besonderen Namen erteilt: er verläuft „homöotypisch". Die je einem Chromosom der Reduktionsteilung entstammenden Schwesterchromosomen werden zusammen der sich nun bildenden, homöotypischen Kernspindel eingefügt (13, 14) und in der dann folgenden Anaphase (15) getrennt, um in die Enkelkerne (16) zu gelangen. Tatsächlich sind es also Tochterchromosomen und nicht Enkelchromosomen des Reduktionskerns, welche den Enkelkernen zufallen (Schema beider Teilungen in Fig. 15).

Die in dem Reduktionskern vorbereitete Längsspaltung der Chromosomen, die als solche somit schon den Tochterkernen überwiesen wird, zwingt diese sofort zu nochmaliger Teilung. Daraus erklärt es sich, daß im ganzen organischen Reich die Reduktionsteilung fast unmittelbar von einer zweiten Kernteilung gefolgt wird, und daß im Ergebnis allgemein eine Vierzahl von Zellen vorliegt (Fig. 15).

Es war notwendig, hier in solche Einzelheiten einzugehen, weil ohne ihre Kenntnis ein Einblick in das Wesen der Befruchtungsvorgänge nicht zu gewinnen ist.

Diese müssen jetzt aber in der Behandlung folgen, weil die Befruchtung* auch zu den zellbildenden Vorgängen gehört, wenn auch mit ihr als solcher zunächst nicht eine Vermehrung, sondern eine Verminderung der Zellenzahl verbunden ist. Denn der Befruchtungsvorgang geht von der Vereinigung zweier Zellen zu einer einzigen Zelle aus. Steigen wir von den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs zu den höheren empor, so finden wir, daß dort, wo die Befruchtungsvorgänge uns in ihrer ursprünglichsten Art entgegentreten, sie auf der Vereinigung von zwei Zellen beruhen, die einander völlig gleichen. Man stellt fest, daß bei diesem Vorgang die Kerne der beiden Zellen zu einem einzigen Kern sich vereinigen, und daß auch eine Verschmelzung der beiden zytoplasmatischen Zelleiber vor sich geht. Wer über Erfahrungen verfügt, die größere Beobachtungsgebiete umfassen, kommt zu der Überzeugung, daß geschlechtliche Sonderungen sich unendlich viele Male in der phylogenetischen Entwicklung der organischen Welt vollzogen haben. Sie stellten sich jedesmal ein, wenn eine bestimmte Höhe der organischen Entwicklung erreicht war. Sie traten stets in übereinstimmender Weise auf und verkörperten augenscheinlich phylogenetische Notwendigkeiten, die sich aus den Eigenschaften der lebendigen Substanz ergaben, und die während ihres fortschreitenden Entwicklungsganges daher auch dauernd wiederkehren mußten. Mit auffälliger Gleichförmigkeit schritt dann auch stets von den Ausgangspunkten die weitere Sonderung der Geschlechtsprodukte und die mit ihr verbundene Arbeitsteilung fort. Bei der einen der beiden Geschlechtszellen erfuhr der zytoplasmatische Anteil eine fortgesetzte Einschränkung, während der Kern unvermindert sich erhielt, bei der andern verharrte der Kern ebenfalls in dem früheren Zustand, der zytoplasmatische Zelleib wurde aber nicht reduziert, er füllte sich vielmehr mit Reservestoffen an und nahm dementsprechend an Größe zu. Nicht allein im Tierreich, sondern auch im Pflanzenreich wurde die in ihrem Plasmaleib verminderte Geschlechtszelle mit Wimpern ausgestattet und auf Bewegung eingerichtet, während die andere, größer gewordene sie ruhend zu erwarten hatte. So gingen aus den einander zunächst gleichenden „Gameten" einerseits „Spermatozoen", andererseits „Eier" hervor. Im Pflanzenreich kommen bewegliche männliche Geschlechtszellen, also Spermatozoen, was der Laie kaum ahnt, noch in den höchsten Abteilungen der Farnkräuter vor. Diese Spermatozoen werden aus ihren Behältern entlassen und gelangen durch Vermittlung von Wasser schwimmend zu den Eiern, den weiblichen Geschlechtszellen, die in ihren Behältern eingeschlossen bleiben. Aus den weiblichen Behältern ausgeschiedene Stoffe bestimmen durch chemische Reizwirkungen den Weg, den die Spermatozoen einzuschlagen haben, um zu den Eiern zu gelangen. Bei den „offenblütigen" Gewächsen, den Phanerogamen, werden die männlichen Geschlechtsprodukte den Eiern mit Hilfe eines Schlauches zugeführt, den das Pollenkorn im oberen Ende der Samenanlage (so bei den Gymnospermen) oder auf der

Befruchtung.

Narbe des Fruchtknotens (so bei den Angiospermen) treibt, und der bis zum Ei abwärts wächst. Bewegliche Spermatozoen entstehen im Pollenschlauch nur noch bei den Cycadeen und dem merkwürdigen, japanischen Ginkgo-Baum (*Ginkgo biloba L.*), einer Konifere, Pflanzen, die wir phylogenetisch für die ältesten Phanerogamen halten müssen; bei allen anderen Phanerogamen führt der Pollenschlauch die männlichen Kerne in unveränderter Gestalt als „Spermakerne" nach ihrem Bestimmungsort. Bei solchen Phanerogamen läßt sich nicht nachweisen, daß außer dem Spermakern auch das Zytoplasma an der Befruchtung beteiligt sei.

Das veranlaßte mich im Jahre 1884 zu dem Ausspruch, daß die Kerne allein die Träger der erblichen Eigenschaften seien.* Zu dem nämlichen Ergebnis gelangte Oskar Hertwig auf tierischem Gebiet in dem gleichen Jahre.* Doch stehen dieser unserer Anschauung auch andere Auffassungen gegenüber und verfügen heute noch über zahlreiche Anhänger.* Diese behaupten, daß auch das Zytoplasma an der Befruchtung teilnehme und Träger der erblichen Eigenschaften sei. Ich selbst bin geneigt, auch weiterhin im Zytoplasma nur das Substrat zu erblicken, in welchem der Zellkern seine erblichen Funktionen verrichtet. Es ist klar, daß er nur in dieser Mitte existieren und wirken kann, so daß in diesem Sinne Kern und Zytoplasma organisch zusammengehören und nicht voneinander zu trennen sind. Auch muß schlechterdings angenommen werden, daß das Zytoplasma verschiedener Wesen nicht übereinstimmt, daß also zu der spezifischen Wirkungsweise des Kerns auch ein bestimmtes Zytoplasma gehört. Dieses Zytoplasma wird aber auf der Höhe geschlechtlicher Sonderung im Pflanzen- wie im Tierreich nur von der Mutter geliefert. Es kann auch nicht, wie der Kern, aus untereinander verschiedenen, konkreten Erbeinheiten zusammengesetzt sein, solchen Erbeinheiten wie jene des Kerns, die bei jedem Teilungsschritt halbiert und in lückenloser Zahl auf die Nachkommen übertragen werden müssen. Das Zytoplasma kann vielmehr seiner ganzen Masse nach nur mit übereinstimmenden Eigenschaften ausgestattet sein. Das zeigen die Vorgänge der Strömung in ihm an, bei welchen alle seine Teile fortdauernd ihre gegenseitige Lage verändern, in größtem Gegensatz zum Kern, der sorgsam an der Anordnung seiner Teile festhält; das geht weiter aus der Teilungsart des Zytoplasma hervor, die sich in ganz einfacher Weise vollzieht, ohne alle jene Sonderungen, durch welche den Teilungsprodukten der Kerne die volle Zahl der Speziesmerkmale durch alle Generationen gesichert wird. Hätte das Zytoplasma eine ähnliche Rolle bei der Vererbung wie der Kern zu spielen, so würde zweifellos seine Teilung in ebenso komplizierter Weise wie die des Kerns sich vollziehen.

**Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Befruchtung.**

Kommt die aus dem Studium der Kernteilungsvorgänge erschlossene Individualität den Chromosomen tatsächlich zu, so muß jede Befruchtung ihre Zahl verdoppeln. Das ist auch wirklich der Fall. Daher die Einschaltung der Reduktionsteilung in den Entwicklungsgang der Organismen notwendig wurde, um die verdoppelte Chromosomenzahl wieder auf die einfache zurückzuführen. Sonst brächte jeder Befruchtungsakt eine weitere Verdoppelung dieser Zahl,

und sie müßte ins Unendliche steigen. Bald wäre kein Kern mehr imstande, die wachsende Chromosomenzahl zu bewältigen. Es ist anzunehmen, daß die durch einen Befruchtungsakt veranlaßte Verdoppelung der Chromosomenzahl die Bedingungen für das Auftreten einer Reduktionsteilung schafft. Sonst hätte dieser Vorgang sich nicht stets im organischen Reich im Gefolge der geschlechtlichen Sonderung eingestellt. Zunächst schloß sich die Reduktionsteilung unvermittelt der Befruchtung an, d. h. der erste Teilungsschritt, den das Befruchtungsprodukt, die sogenannte Zygote, meist nach einer Ruhezeit ausführte, war eine Reduktionsteilung. Im weiteren Verlauf der phylogenetischen Entwicklung änderte sich dieses Verhalten. Das Befruchtungsprodukt trat mit seinem doppeltchromosomigen Kern in einen selbständigen Entwicklungsgang ein und bildete einen besonderen Körper, ein zuvor nicht vorhandenes, doppeltchromosomiges Wesen aus. Erst nach vollendeter Ausgestaltung schreitet dieses doppeltchromosomige Wesen zur Anlage bestimmter Zellen, die man als „Gonotokonten" zusammenfassen kann, Zellen, in welchen die Reduktionsteilung sich vollzieht. Zwischen die Befruchtung und die Reduktionsteilung wurde also ein neuer Entwicklungsabschnitt eingeschaltet, der uns lehrt, daß die Bedingungen für den Vorgang der Reduktionsteilung nicht unmittelbar nach der Befruchtung sich einzustellen brauchen, wenn diese sie auch fordert.

Befruchtung verlangt Reduktionsteilung.

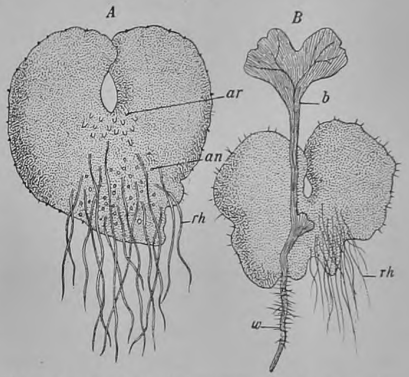



Fig. 16. In *A* das haploide Prothallium eines Farnes mit den männlichen Geschlechtsorganen, Antheridien *an*, die in ihrem Innern Spermatozoen erzeugen, und den weiblichen Geschlechtsorganen, Archegonien, *ar*, die je ein Ei einschließen. Der Befestigung des Prothalliums an der Unterlage dienen die haarähnlichen Rhizoiden *rh*. Das Prothallium kehrt seine Unterseite dem Beobachter zu. So auch das Prothallium in *B*, das aus einem befruchteten Ei die junge, diploide Farnpflanze erzeugt hat. An letzterer: *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel. Vergr. etwa 8.

So kam im Pflanzenreich wie im Tierreich der „Generationswechsel" im Entwicklungsgang geschlechtlicher Wesen zustande.* Es mußte eine einfachchromosomige und eine doppeltchromosomige Generation durchlaufen werden, damit der ganze Entwicklungskreis dieser Wesen abgeschlossen sei. — Die einfachchromosomige oder „haploide" Generation ist die geschlechtliche; aus ihr geht die doppeltchromosomige oder „diploide" Generation hervor, welche die Gonotokonten bildet. Im Pflanzen- wie im Tierreich gelangte die diploide Generation weiterhin zur Herrschaft. Die Pflanzen und Tiere, die uns umgeben, so auch wir selbst, sind mit diploiden Kernen ausgestattet. Die haploide Generation erfuhr eine Einschränkung in dem Maße, als die Ausbildung der diploiden Generation Fortschritte machte. Schließlich wurde die haploide Generation ganz in die diploide eingezogen, so daß sie aufhörte, ein selbständiges Wesen zu sein. — Wenn man die Sporen eines Farnkrauts aussäet, so entwickeln sich aus ihnen unscheinbare Gebilde, die der Uneingeweihte kaum beachtet, und die als kleine, grüne Blättchen (Fig. 16 A) dem Boden angeschmiegt sind. Sie stellen die

Generationswechsel.

Generationswechsel bei Farnen.

Generationswechsel bei Phanerogamen.

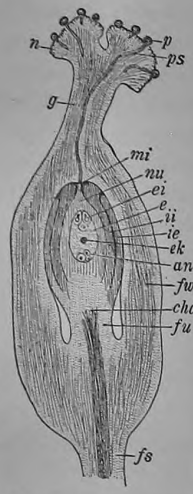



Fig. 17. Mittlerer Längsschnitt des Fruchtknotens aus der Blüte des windenden Knöterichs (Polygonum convolvulus L.) nach erfolgter Bestäubung. Bei *fs* der Stiel des Fruchtknotens, *fu* der Stiel der Samenanlage, *cha* die Chalaza, der Ort an dem das dunkel gehaltene Gefäßbündel endet, *nu* der sog. Nucellus der Samenanlage, der in seinem Innern den Embryosack *e* einschließt. In diesem oben der aus drei Zellen bestehende Eiapparat *ei*, die unterste dieser Zellen ist das Ei. Im unteren Ende des Embryosacks die drei Gegenfüßlerinnen oder Antipoden *an*, in dessen Mitte der Embryosackkern *ek*, der später, wenn die Befruchtung erfolgt ist, den Ausgangspunkt der Endospermbildung bilden wird. Die Samenanlage ist mit zwei Hüllen, den Integumenten *ie* und *ii* versehen. Diese lassen oben eine Öffnung, das Fensterchen oder die Mikropyle frei, durch welches ein Pollenschlauch bis zum Ei gelangen soll. Auf der Narbe *n* des Fruchtknotens die Pollenkörner *p*, welche Pollenschläuche *ps* in den Griffel *g* treiben. Der Embryosack gehört der haploiden, alles andere der diploiden Generation an. Aus dem befruchteten Ei würde wieder eine diploide Generation hervorgehen, die reifende Samenanlage den Samen bilden. Vergr. 40.

Phanerogamensamen.

haploide, geschlechtliche Generation des Farnkrauts vor, die als solche noch ein selbständiges Dasein führt. Diese Generation erzeugt Spermatozoen und Eier. Aus einem befruchteten Ei geht die diploide Generation, das eigentliche Farnkraut (Fig. 16 B) hervor. Diese schreitet, nachdem sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht hat, an der Unterseite ihrer Blätter zur Bildung von Gonotokonten, hier „Sporenmutterzellen", deren Kern eine Reduktionsteilung ausführt und die im Anschluß an diese vier Sporen produzieren. Aus der keimenden Spore geht die haploide, geschlechtliche Generation wieder hervor. Schon bei diesen Farnen dominiert mächtig die diploide Generation über die haploide, doch ist letztere noch nicht ihrer Selbständigkeit beraubt. Sie büßt diese erst bei den Phanerogamen völlig ein, wo die haploide Generation ganz in die diploide aufgenommen wird (Fig. 17). Innerhalb der Samenanlagen, bei der Entstehung der Embryosäcke und ihrer inneren Ausrüstung, spielt sich der ganze Lebenslauf der haploiden Generation bei den Phanerogamen ab. Die Embryosackzelle (*e*) stellt eine Spore dar, die einem Reduktionsteilungsvorgang ihre Entstehung verdankt, aber nicht wie bei den Farnen frei wird, vielmehr in der einen Bestandteil der diploiden Generation bildenden Samenanlage, von der sie erzeugt wurde, eingeschlossen bleibt. Im Innern dieser Embryosackzelle werden alle Entwicklungsvorgänge, die von der haploiden Generation noch übriggeblieben sind, bis zur Fertigstellung des Eies durchlaufen. Anderseits sind auch die Pollenkörner der Phanerogamen Sporen, die aus einem Reduktionsteilungsvorgang hervorgehen, in ihren Behältern, den Staubfächern aber nicht verbleiben, vielmehr in dieser oder jener Weise an ihren Bestimmungsort befördert werden. Dort treiben sie den Pollenschlauch (*ps*), der dem am Orte seiner Entstehung verbliebenen Ei den männlichen Kern, Spermakern zuführt, der die Befruchtung vollzieht. Dort entwickelt sich jetzt aus dem befruchteten Ei auch der Keim. Dieser Keim leitet somit die nächste diploide Generation innerhalb derselben Samenanlage ein, die zuvor die haploide Generation erzeugte. Die Samenanlage reift hierauf langsam zum Samen, wird mit Reservestoffen ausgestattet, mit schützenden Hüllen versehen und schließlich abgeworfen. Was man also einen Samen bei einer phanerogamen Pflanze nennt, besteht somit aus Geweben der Samenanlage, die der diploiden Muttergeneration entstammen, aus Geweben der haploiden Generation, soweit solche innerhalb

des Embryosackes noch erhalten sind, und aus den durch den Keim vertretenen, diploiden Geweben der diploiden Tochtergeneration.

In den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs hat es die ursprüngliche, haploide Generation wiederholt zu mächtiger Ausbildung gebracht. So in verschiedenen Abteilungen der meeresbewohnenden Algen. Unter den Landpflanzen bilden die Moose ein Beispiel für das Vorherrschen der haploiden Generation; denn das, was uns als Moospflänzchen bekannt ist und in der Abteilung der Laubmoose eine ganz ähnliche Gliederung aufweist, wie sie hoch organisierten Pflanzen eigen ist, führt nur einfachchromosomige Kerne. Doppeltchromosomig ist nur das, was uns als „Sporogon" bei diesen Moosen entgegentritt, die Sporenkapsel mit ihrem Stiel. Im Tierreich wurde das diploide Produkt der Befruchtung in seiner Entwicklung sofort gefördert, so daß die ursprüngliche, haploide Generation es kaum irgendwo zu höherer Ausgestaltung brachte. Schon einzellige Tiere sind, wenn geschlechtlich differenziert, im allgemeinen diploid, und die haploide Generation ist nur noch durch die Geschlechtsprodukte bei ihnen vertreten.

Generationswechsel der Moose.

Generationswechsel im Tierreich.

Bei solchen niederen Gewächsen, die zwar schon geschlechtlich differenziert sind, aber noch keine selbständige, diploide Generation ausbilden, bei welchen vielmehr das Befruchtungsprodukt, d. h. die Zygote, sofort bei ihrer Keimung die Reduktionsteilung ausführt, ist „jungfräuliche Zeugung", d. h. Parthenogenesis nicht eben selten. Unterbleibt die Befruchtung, so wächst einfach das Geschlechtsprodukt, das wir als Gamete bezeichnet hatten, ohne Reduktionsteilung zu dem haploiden Wesen aus. Wo aus der Zygote aber eine besondere diploide Generation hervorgeht, deren Körper zwischen Befruchtung und Reduktionsteilung eingeschaltet ist, da wird die Sache schwieriger. Da hilft sich der Organismus unter Umständen durch vegetative Kernverschmelzung über die ausgebliebene Befruchtung hinweg. Solches ist beispielsweise bei Farnen, und zwar besonders bei Kulturformen einzelner ihrer Arten beobachtet worden. An jenem kleinen, grünen, blättchenartigen Gebilde, das wir als die haploide Generation der Farne kennen lernten, werden in solchen Fällen die Geschlechtsorgane mangelhaft oder gar nicht ausgebildet, dafür drängt sich an bestimmten Stellen der Kern einer Zelle durch eine der in der Wand vorhandenen Poren in die Nachbarzelle hinein und verschmilzt mit ihrem Kern. Die beiden haploiden Kerne haben auf diese Weise einen diploiden Kern gebildet, und dieser beginnt sich mitsamt seiner Zelle zu teilen und gibt der diploiden Farngeneration den Ursprung. — Eine ganze Anzahl angiospermer, d. h. mit einem Fruchtknoten, der die Samenanlagen umschließt, ausgestatteter Phanerogamen, so beispielsweise Vertreter der Gattung *Alchimilla*, die unsere Wiesen bewohnt und den deutschen Namen Frauenmantel führt, haben sich so eingerichtet, daß sie die Reduktionsteilung bei der Bildung der Embryosäcke ausschalteten und solchermaßen Eier mit unverminderter Chromosomenzahl erzeugen, die somit soviel Chromosomen besitzen, wie wenn sie befruchtet wären und daher der Befruchtung für ihre Fortentwicklung zum Keim nicht bedürfen. Ein solches Verhalten, ebenso wie das bei den Farnen geschilderte, wird als „Geschlechtsverlust"

Parthenogenesis.

Apogamie.

oder „Apogamie" bezeichnet. Solche Entwicklung aus einem diploiden Ei wird von mancher Seite auch zu den Erscheinungen der Parthenogenesis gerechnet. Das geschieht durch Forscher, die den Schwerpunkt darauf legen, daß es eben doch ein Ei ist, von dem die Entwicklung ausgeht, und daß dieses nicht befruchtet wurde. Echte Parthenogenesis würde aber in Wirklichkeit nur dann vorliegen, wenn ein Ei mit reduzierter Chromosomenzahl ohne Befruchtung in die Keimbildung einträte.

Väterlicher und mütterlicher Ursprung der Chromosomen.

Aus der Verschmelzung von zwei haploiden Kernen zu einem diploiden Kern bei der Befruchtung ergeben sich aber noch andere wichtige Gesichtspunkte für die theoretische Beurteilung des letzteren. In einem solchen diploiden Kern, dem „Keimkern", ist nämlich die eine Hälfte der Chromosomen väterlichen Ursprungs, d. h. sie stammt von dem Kern, den wir als Spermakern bezeichnet haben, die andere ist mütterlicher Herkunft, d. h. es hat sie der Eikern geliefert. In beiden Geschlechtskernen waren sämtliche Merkmale der Art vertreten, Vater und Mutter sind daher in gleichem Maße an den Eigenschaften des Befruchtungsproduktes beteiligt. Sehen wir die Chromosomen in jedem der beiden haploiden Geschlechtskerne aus Gründen, die wir früher entwickelt haben, als untereinander verschieden an, so wird der diploide Keimkern je zwei Chromosomen gleicher Art, die wir als homolog betrachten müssen, besitzen. Diese ihre Homologie markiert sich auch tatsächlich bei jedem Teilungsschritt im Aussehen der Kernplatten. Da sind die einander entsprechenden Chromosomen, in oft sehr auffälliger Weise, zu Paaren angeordnet, d. h. je zwei Chromosomen liegen einander genähert und parallel. In der haploiden Generation zeigen die Chromosomen auf entsprechenden Teilungsstadien keine derartige Anordnung. In besonders eindringlicher Weise führen die homologen Chromosomen diploider Kerne ihre paarweise Gruppierung dem Beobachter in solchen Fällen vor, wo erhebliche Größenunterschiede zwischen den nicht homologen Chromosomen bestehen. Je zwei gleich große Chromosomen sind dann ausnahmslos in jedem Paar vertreten (Fig. 18). Solche Erscheinungen sind wohl geeignet, auch die Vorstellung, daß die Chromosomen untereinander verschieden sind, in sehr einleuchtender Weise zu stützen.

Paarweise Anordnung der Chromosomen in diploiden Kernen.

Konstante Größenunterschiede der Chromosomen.

Ursprung der Gemini.

Solche homologe Chromosomen sind es nun auch, die sich zu den Gemini paaren, wenn der Zeitpunkt der Reduktionsteilung gekommen ist. Da erweisen sich wieder Kerne, denen verschieden große Chromosomen zukommen, als besonders lehrreich. In der Reduktionskernplatte bekommt man dann verschieden große Gemini zu sehen (Schema Fig. 13 B) und kann feststellen, daß jeder Geminus aus zwei gleichgroßen Chromosomen zusammengesetzt ist.

Die Gemini wenden, wie wir früher schon festgestellt, den einen ihrer beiden Komponenten dem einen, den andern dem andern Pol zu, doch nach welchem der beiden Pole sein väterliches, nach welchem sein mütterliches Chromosom gerichtet ist, bleibt für jeden Geminus dem Zufall überlassen (Fig. 13 B). Den beiden Tochterkernen, die mit halbierter Chromosomenzahl aus der Reduktionsteilung hervorgehen, ist der volle Chromosomensatz gesichert, da sie von jedem Geminus eines der beiden einander homologen Chromosomen erhalten;

doch wieviel Chromosomen in diesem vollen Satz väterlichen und wie viel mütterlichen Ursprungs sind, unterliegt dem Wechsel. In der haploiden Generation, die nunmehr entsteht, wird an diesem Zustand nichts geändert, da ihre Kernteilungen sich typisch, d. h. mit Längsspaltung der Chromosomen vollziehen, den geschaffenen Zustand also festhalten. Dieser ist dementsprechend auch in den Geschlechtsprodukten vertreten, die von der haploiden Generation erzeugt werden. Alle die verschiedenen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen, welche die Reduktionsteilung schuf, finden sich also schließlich in den Geschlechtsprodukten wieder, die ihren Ursprung von ihnen ableiten. Aus der Vereinigung verschiedener Geschlechtsprodukte im Befruchtungsakt müssen sich dann weiter die mannigfaltigsten Mischungen ergeben. Man begreift es unter diesen Umständen wohl, daß Kinder die Eigenart ihrer Vorfahren nicht übereinstimmend aufweisen.

Trennung elterlicher Chromosomen bei der Reduktionsteilung.

Neue Kombinationen elterlicher Chromosomen im Befruchtungsvorgang.

Schon im Jahr 1865 war der Abt Gregor Mendel* in Brünn bei seinen Versuchen über Pflanzenhybriden zu dem Ergebnis gelangt, „daß die Hybriden verschiedenartige Keim- und Pollenzellen bilden, und daß hierin der Grund für die Verschiedenheit ihrer Nachkommen liegt". Die Fortschritte der Zellenlehre gestatten es nunmehr, dieses aus Züchtungsversuchen abstrahierte Ergebnis an die Vorgänge, die sich bei einer Reduktionsteilung abspielen, anzuknüpfen, und sie von ihnen abzuleiten. Sie stärken zugleich die Annahme, daß der Kern der eigentliche Träger der erblichen Eigenschaften sei. Die experimentellen Studien über Vererbung, die seit 1900 eine außerordentliche Ausdehnung und Bedeutung gewonnen haben, lehren uns, daß die Spaltungen bestimmter Merkmalpaare sich bei der Keimzellbildung in gegenseitiger Unabhängigkeit vollziehen. Die Zahl der unabhängigen Spaltungen ist bei manchen Hybriden, so im besondern bei den schon durch Gregor Mendel studierten Hybriden von Erbsenrassen, so groß, daß die bei der Reduktionsteilung gebotene Zahl sich spaltender Gemini — bei den Erbsen sieben — nicht ausreicht, um sie zu decken. Doch haben wir es bei Schilderung der Prophasen der Reduktionsteilung wahrscheinlich zu machen gesucht, — was freilich andere negieren —, daß eine Paarung der Chromosomen sich zur Zeit der Synapsis schon vollzieht, in jenem Stadium, welches das Kerngerüst zum Knäuel zusammengezogen zeigt. Die hierauf folgende Streckung der Paare böte ihnen zu stofflichem Austausch Gelegenheit genug.

Die Merkmalspaltung.

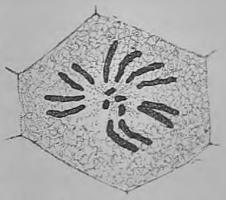


Fig. 18. Junge Gewebezelle, dem Querschnitt einer Wurzelspitze von Galtonia candicans entnommen, mit einer Kernplatte in Polansicht, die Chromosomen zu Paaren angeordnet zeigend. Vergr. 1600.

Es fiel wiederholt schon auf, daß Arten derselben Pflanzengattung sich in der Zahl ihrer Chromosomen unterscheiden, und daß eine Art zweimal, beziehungsweise auch viermal so viel Chromosomen führt als ihre nächste Verwandte. Für manche solcher Fälle läßt sich heute bereits mit Bestimmtheit annehmen, daß eine Vervielfältigung des Chromosomensatzes vorliegt. Diese Bestimmtheit rührt daher, daß in einer jener Kulturen von Oenotheren, gelbblütigen „Nachtkerzen", wie wir sie von unserer Flora her kennen, und die Hugo

Vervielfältigung des Chromosomensatzes.

de Vries* auf Mutationen, d. h. sprungweise Änderungen hin studierte, eine neue Form mit plötzlich verdoppelter Chromosomenzahl auftauchte. Diese neue Form wurde von Hugo de Vries *Oenothera gigas* genannt, und zwar aus dem Grunde, weil sie in allen ihren Teilen vergrößert ist. Sie führt 32 statt 16 Chromosomen in ihren somatischen Kernen, die somit ihrem Ursprung nach tetraploid wären. Die Zunahme der Chromosomenzahl in den Kernen hat ihre entsprechende Vergrößerung veranlaßt, und diese wirkte weiter auf die Zellgröße ein, ein Beleg dafür, daß zwischen Kernmasse und Zellmasse ein bestimmtes Massenverhältnis besteht. Auch sonst, wenn von zwei nahe verwandten Arten die eine mehr Chromosomen als die andere führt, ihre Chromosomen aber nicht kleiner sind, ist eine entsprechende Verschiedenheit der Kerngrößen vorhanden.

Vegetative Kernverschmelzungen.

Nur als wahrscheinlich läßt sich hinstellen, daß, wo eine Chromosomenverdoppelung sich plötzlich einstellt, sie veranlaßt wurde durch die Verschmelzung zweier somatischer Kerne in der Keimanlage. Bei der ersten Teilung des befruchteten Eies dürfte in solchen Fällen eine Zellteilung auf die Kernteilung nicht gefolgt sein, was die erzeugten Schwesterkerne veranlaßte, sich zu einem Kern zu vereinigen. Ähnliche Erscheinungen sind auch sonst bekannt, sie können auch künstlich angeregt werden. So vermag man in wachsenden Wurzelspitzen, die man in Chloralhydratlösungen taucht, den Gang der Kern- und Zellteilungen aufzuhalten. Die Wurzeln vertragen eine solche Behandlung, falls sie nicht zu lange dauert. Man wäscht sie hierauf aus, läßt sie weiter wachsen und stellt dann fest, daß in Zellen, in welchen die Kernteilung schon vollzogen war, und man nur die Teilung des Zytoplasmas unterbrach, die erzeugten Schwesterkerne miteinander wieder verschmelzen.

Chromatin und Erbsubstanz.

Schwerwiegende Gründe sprechen dafür, daß die Kerne die Träger erblicher Eigenschaften sind. Welche Bestandteile des Kerns mit dieser Aufgabe aber besonders zu betrauen wären, ist zurzeit noch schwer zu entscheiden. Im allgemeinen besteht die Neigung, das „Chromatin", also die stärkst tingierbare Substanz des Kerns, für diese Rolle in Anspruch zu nehmen. Doch das geht in so allgemeiner Fassung nicht an. Denn die im Kern vorhandene Chromatinmenge schwankt je nach dem Entwicklungszustand, in dem sich der Kern befindet. Sie nimmt zu in den Prophasen der Teilung, sie nimmt ab während der Telophasen. Im umgekehrten Verhältnis sinkt und steigt zu gleicher Zeit die Menge der übrigen Bestandteile des Kerns, was die Vorstellung erweckt, daß Stoffwandlungen im Kern die Ursache dieser Erscheinung sind. Bei höher organisierten Pflanzen läßt sich zudem feststellen, daß der Spermakern weit weniger Chromatin dem Eikern zuführt, als in diesem vorhanden ist (Fig. 19). Die beiden Geschlechtskerne müssen aber doch gleiche Mengen von Erbsubstanz der Keimanlage zuführen, da sie in ganz übereinstimmendem Verhältnis an den spezifischen Merkmalen beteiligt sind, die auf die Nachkommen übertragen werden. Die eigentlichen Erbeinheiten im Kern entziehen sich augenscheinlich unserer Wahrnehmung. Wir haben allen Grund, sie für sehr klein zu halten, da

die Gesamtmenge an Substanz, die ein Spermakern dem Eikern zuführt, an sich schon bei den höher organisierten Pflanzen sehr gering ist. Bei unserer zweihäusigen Nessel (*Urtica dioica L.*) ergab mir die Messung der wurmförmigen Spermakerne (Fig. 19 *B sp*), nach ihrem Eindringen in den Embryosack, eine durchschnittliche Länge von drei Tausendstel Millimeter, bei einer Dicke von sechs Zehntausendstel Millimeter. Der annähernd kugelige Eikern (Fig. 19 *B n*) hatte einen Durchmesser von sechs Tausendstel Millimeter aufzuweisen. Der Sperma-

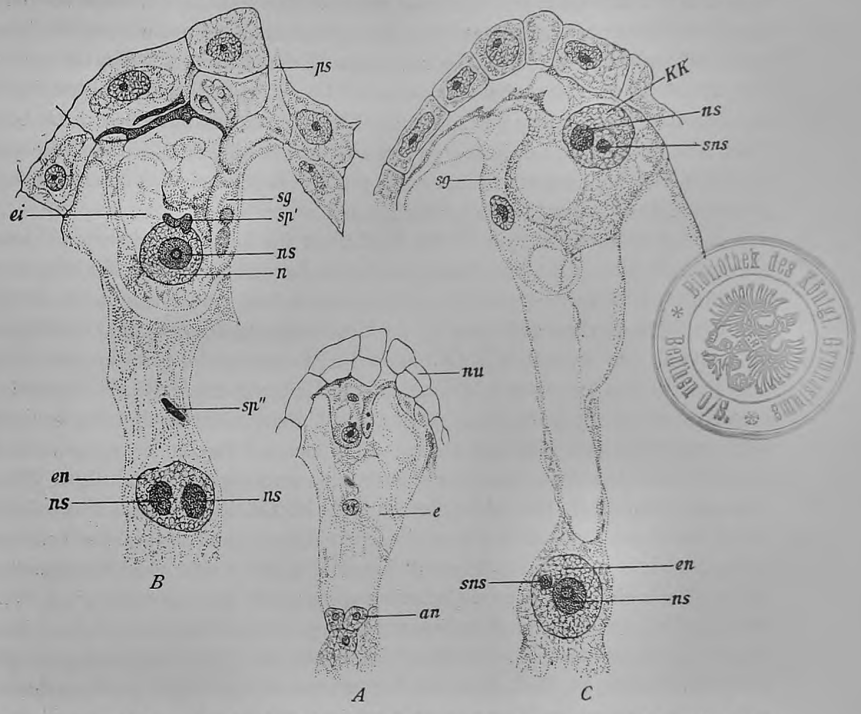



Fig. 19. Befruchtung der zweihäusigen Nessel (Urtica dioica L). In *A* der ganze Embryosack *e* und der seinen Scheitel deckende Teil des sog. Knospenkerns oder Nucellus *nu* der Samenanlage; unten im Embryosack die Gegenfüßlerinnen oder Antipoden *an*. Vergr. 400. In *B* die obere Hälfte von *A* stärker vergrößert, *ei* Ei, *n* Eikern, *ns* dessen Nukleolus, *sp'* Spermakern, *sg* eine bereits desorganisierte Begleitzelle des Eies, Synergide, *ps* Pollenschlauch, *en* Embryosackkern, *ns* dessen Nucleoli, zwei an Zahl, weil dieser Embryosackkern aus der Verschmelzung von zwei Kernen hervorgeht; *sp''* der zweite Spermakern des Pollenschlauches, der sich zum Embryosackkern bewegt, um mit ihm zu verschmelzen. Dieses Verhalten ist den angiospermen Phanerogamen eigen, erst nach der Aufnahme des Spermakerns tritt der Embryosackkern in Teilung ein, um das Endosperm zu liefern. In *C* die obere Hälfte des Embryosacks nach vollzogener Befruchtung; im Keimkern *KK* der Nukleolus des Eikerns *ns* und der des Spermakerns *sns* zu sehen; im Endospermkern *en* der große Nukleolus *ns* das Produkt der Verschmelzung der beiden Kerne, die den Embryosackkern gebildet hatten, und *sns* der Nukleolus des in den Verband aufgenommenen zweiten Spermakerns. Vergr. von *B* und *C* 1600.

kern war gleichmäßig dicht, stark tingierbar; der Eikern führte ein großes, sich ebenfalls stark färbendes Kernkörperchen (*ns*), im übrigen nur geringe Mengen tingierbaren Inhalts. Ein Drittel der Substanz des Spermakerns wird nach seiner Vereinigung mit dem Eikern noch zur Bildung eines Kernkörperchens (*sns*) verwendet. Man kann danach ermessen, was für die Substanzmenge

übrigbleibt, welche alle Merkmale des männlichen Erzeugers auf den Nachkommen zu übertragen hat. Sie übersteigt nicht das Volumen eines der kleinen Stäbchenbakterien.

Aus der Art und Weise, wie sich die Spaltungen der zu vererbenden Merkmale bei den Hybriden vollziehen, muß man den Schluß ziehen, daß die Arbeitsteilung innerhalb der Kerne, in Hinblick auf Vererbung, bei höher organisierten Pflanzen und Tieren so weit gediehen ist, daß die haploiden Kerne jede Erbeinheit nur einmal, die diploiden Kerne somit zweimal führen. Die Vervielfältigung des Chromosomensatzes hätte eine entsprechende Vermehrung der homologen Erbeinheiten zufolge. Die homologen Erbeinheiten würden sich nur soweit voneinander unterscheiden, als es ihr Ursprung bedingt. Je übereinstimmender die Eltern, umso geringer auch die Unterschiede zwischen ihren homologen Erbeinheiten. Bei bedeutenderer Verschiedenheit der Eltern, wie sie in hybriden Befruchtungen vorliegt, wird manche Erbeinheit des einen Erzeugers keinen Partner in dem andern finden.

Einfacherer Bau der Protoplasten.

Solche Strukturen, wie sie der Protoplast der hoch organisierten Pflanzen aufweist, können nicht von Anfang an bestanden haben. Sie sind vielmehr das Ergebnis einer fortschreitenden, phylogenetischen Sonderung und Arbeitsteilung. So kommt es, daß man bei der Untersuchung des Zelleibes von Organismen, die zu den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs gehören, auf unvollkommenere Sonderungen stößt, welche die Deutung der Teile erschweren. So werden bestimmte Körnchen, welche die üblichen Kernfarbstoffe speichern, jetzt meist für den Kernsubstanzen der höheren Pflanzen entsprechende Bestandteile in den Protoplasten der Bakterien und der sog. Spaltalgen (Zyanophyzeen) gehalten. Wo solche Bestandteile im Zelleib verstreut sind oder sich nicht zu einem besonders abgeschlossenen Körper im Zytoplasma gesammelt haben, spricht man von „diffusen" Kernen. Ebenso fällt es unter Umständen schwer bei solchen niederen Organismen, wenn sie grün gefärbt sind, den gefärbten Teil des Protoplasten gegen den ungefärbten als besonderen Chromatophor abzugrenzen: so vielfach bei den Spaltalgen. Zur Ergänzung des Bildes wäre hinzuzufügen, daß genannte Bakterien und Spaltalgen zu den alleruntersten Abteilungen des Pflanzenreichs gehören. Zudem liegen in den Bakterien die kleinsten Wesen vor, die uns zurzeit bekannt sind. Sie stellen der Hauptsache nach farblose Kügelchen, Stäbchen oder Schrauben vor, die uns erst durch die stärksten Vergrößerungen offenbart werden. Die Spaltalgen erreichen schon wesentlich größere Dimensionen und treten vornehmlich in Gestalt blaugrün gefärbter, zylindrischer oder perlschnurförmiger Zellreihen auf. — Die Schleimpilze (Myxomyzeten), in deren „Ontogenie", d. h. Entwicklungsgeschichte, jene Plasmodien gehören, die uns als nackte Protoplasmamasse schon beschäftigt haben, besitzen gut abgegrenzte Kerne, und es sind bei ihnen auch paarige, auf Befruchtung hinweisende Kernverschmelzungen nachgewiesen worden, mit solchen darauf folgenden Kernteilungen, die wie Reduktionsteilungen aussehen. Befruchtungsvorgänge können sich somit in sehr tiefstehenden Abteilungen des Pflanzenreichs schon ausbilden, allem Anschein nach aber doch erst dann, wenn

Bakterien und Spaltalgen.

Ontogenie eines Schleimpilzes.

bereits wohlabgegrenzte Kerne vorliegen. Den Bakterien und Spaltalgen gehen geschlechtliche Vorgänge demgemäß ab.

In dem großen Algenreich, das die Gewässer unseres Erdballs belebt, das im Meere sich in so mannigfaltigen Richtungen fortentwickelt hat und dort zu so bedeutender Formvollendung gelangte, kam es auf einer höheren Stufe der Gestaltung stets zur Ausbildung echter, aus embryonalen Zellen bestehender Vegetationspunkte. Am Ausgangspunkt aller Entwicklungsreihen stehen aber solche Arten, deren sämtliche Zellen sich noch annähernd gleich verhalten und übereinstimmend die Merkmale älterer, pflanzlicher Zellen zeigen. Die *Spirogyra*, jene grüne Süßwasseralge, mit der wir uns schon befaßt haben, um ihre grünen Chlorophyllbänder zu betrachten, besteht aus lauter gleichwertigen, zu einem unverzweigten Faden aneinander gereihten Zellen. Jede Zelle weist einen dünnen Wandbelag aus Zytoplasma auf, in welchem auch das grüne Chlorophyllband verläuft, und einen weiten, mit wässriger Flüssigkeit erfüllten Saftraum. Sie verhält sich also wie eine ältere Gewebezelle der höher organisierten Gewächse. Ihr Zellkern liegt entweder im Wandbelag, oder er ist inmitten des Saftraumes suspendiert an Zytoplasmafäden, die zum Wandbelag verlaufen, um dort an Stellen zu endigen, wo in den grünen Chlorophyllbändern je ein eiweißartiger, von kleinen Stärkekörnern umhüllter Körper, das sog. „Pyrenoid", sich befindet. Diese Tatsache ist interessant, weil sie wieder auf bestimmte Beziehungen des Kerns zu den Stoffwechselvorgängen in der Zelle hinweist, Beziehungen, die uns schon mehrfach entgegentraten. In der Art, wie sich eine solche Spirogyrazelle teilt, weicht sie von einer mit Saftraum ausgestatteten Gewebezelle der höher organisierten Gewächse einigermaßen ab. Die Erscheinungen, die das lebende Objekt bei seiner Teilung darbietet, sind überaus lehrreich und geeignet, die Eindrücke zu ergänzen, die wir bei dem Studium der Kern- und Zellteilung an fixiertem Material gesammelt haben. Die Pflanze lebt im süßen Wasser, ist nur eine Zelle dick, also durchscheinend, läßt sich somit unter ihr zusagenden Verhältnissen ohne alle Präparation im Wassertropfen bei entsprechender Vergrößerung beobachten. Ihr einziger Fehler besteht darin, daß sie sich des Nachts teilt. Doch diesem Fehler ist abzuhelfen. Man kühlt des Abends das Wasser, in welchem sich die Pflanze befindet, unter $5^0$ C ab und erhält es kalt die Nacht über, indem man nur dafür sorgt, daß seine Temperatur nicht bis auf $0^0$ sinkt. Erwärmt man das Wasser am nächsten Morgen, so stellen sich die Teilungen alsbald ein. Man hat für diese Untersuchung eine Spirogyraart mit zentral aufgehängtem Kern gewählt. Das erste, was man bemerkt, ist eine Breitenzunahme dieses Kerns. An seinen beiden Endflächen hat sich zugleich mehr Zytoplasma angesammelt. Die Körnchen, die dieses Zytoplasma führt, bewegen sich hin und her, seine Grundmasse zeigt die Neigung, in Fäden, die senkrecht gegen die Endflächen des Kerns gerichtet sind, sich zu sondern. In den zytoplasmatischen Aufhängefäden wandern auch die Körnchen; sie strömen als Nahrung dem Zellkern zu. Eine halbe Stunde etwa nach Beginn des Vorgangs hat die im Saftraum suspendierte Kernmasse wohl um das Vierfache

Ontogenie einer Spirogyra.

Zellteilung bei Spirogyra.

an Länge zugenommen. Sie erscheint jetzt als glasheller Zylinder. In diesem ist das Kernkörperchen, das sich zunächst scharf inmitten des Kerns zeichnete, nicht mehr zu unterscheiden. Die Körnchen, die an den beiden Endflächen des Kerns angesammelt waren, haben währenddem abgenommen. Eine Zeit lang herrscht dann Ruhe. Hierauf sieht man plötzlich die glashelle Substanz sich von den beiden Polen des Zylinders aus gegen seine Äquatorialebene hin in Fäden sondern. Zugleich läßt sich mehr oder weniger deutlich eine Verdichtung der Substanz in der Äquatorialebene erkennen. Es ist das die Kernplatte, die etwas stärker als die angrenzenden Spindelfasern das Licht bricht. Nähere Einblicke in den Bau dieser Kernspindel würden uns erst entsprechend fixierte und gefärbte Präparate gewähren, dann auch zeigen, daß hier ähnliche Sonderungen wie bei höher organisierten Pflanzen vorliegen. Auffällig könnte es uns vielleicht nur scheinen, daß die Spindelfasern nach den Polen zu nicht konvergieren, sondern daß sie annähernd parallel verlaufen; doch das kommt unter Umständen auch bei höheren Pflanzen vor. Der Fertigstellung der Kernplatte folgt eine Ruhepause, entsprechend der, auf die wir auch aus der häufigen Wiederkehr bestimmter Bilder in fixierten Präparaten höherer Pflanzen früher geschlossen hatten, und die den Wendepunkt im Teilungsvorgang bedeutet. Sie hält hier eine Viertelstunde etwa an. Darauf sieht man die Kernplatte sich spalten und ihre Hälften auseinanderweichen. Sie entfernen sich so rasch voneinander, daß ihre Bewegung schon bei nicht allzustarker Vergrößerung verfolgt werden kann. Der Raum zwischen den beiden Tochterkernplatten schimmert rötlich durch, innerhalb der dichteren Zytoplasmamasse, die ihn umhüllt. Die Substanz, die den Raum füllt, muß schwächer lichtbrechend sein. Der tonnenförmige Körper, in welchem diese Vorgänge sich abspielen, streckt sich weiter in die Länge. Die rege Tätigkeit, die in ihm herrscht, gibt sich in seinen Lageänderungen zu erkennen. Er schwankt hin und her, neigt sich bald nach dieser bald nach jener Seite. An seinen beiden Enden strahlt das Zytoplasma in Fortsätze aus, die zum protoplasmatischen Wandbelag verlaufen. Neue Fortsätze werden durch den Saftraum entsandt, die tastend den äußeren Belag erreichen. Die beiden Tochterkernanlagen stellen ihre auffällige Bewegung ein, worauf die zytoplasmatische Mantelschicht, durch welche sie verbunden werden, sich in einzelne Stränge spaltet. So rasch spielt sich das alles ab, daß man vom Beginn des Auseinanderweichens der beiden Kernplattenhälften bis zu diesem Augenblick kaum 7 Minuten gezählt haben dürfte. Die Tochterkernanlagen sehen wie homogene, das Licht stärker als die Umgebung brechende Scheiben aus. Letztere schwellen nun an, so daß sie einen elliptischen Umriß erhalten, worauf in ihrem Innern mehrere durch besondere Lichtbrechung ausgezeichnete Kernkörperchen auftauchen. Schließlich vereinigen sich diese zu einem einzigen, großen Nukleolus. Die zwischen den beiden Tochterkernen ausgespannten Stränge wölben sich inzwischen immer stärker nach außen vor. Zum Unterschied von dem Zellteilungsvorgang bei höheren Pflanzen wird die Scheidewand, durch welche eine Spirogyrazelle halbiert werden soll, nicht zwischen den beiden Tochterkernen angelegt, sondern ihre Bildung schreitet von der Hautschicht der Mutterzelle

langsam nach innen fort. Etwa 45 Minuten nachdem der Zellkern die erste Teilungsregung verriet, stellen sich in halber Länge der Zelle innerhalb des protoplasmatischen Wandbelags die beginnenden Anzeichen der Zellteilung ein. Der Wandbelag erscheint dort etwas dicker und körnchenreicher. Die Körnchen werden ihm durch Ströme zugeführt, deren Bewegung sich verfolgen läßt. Seine ringförmige Anschwellung tritt bald deutlich vor. In Berührung mit der Hautschicht stellt sich eine Querstreifung des Zytoplasmaringes ein, die an den faserigen Bau der Phragmoplasten höher organisierter Pflanzen erinnert. Ähnlich wie in letzteren bilden die Zytoplasmastreifen, denen auch hier wohl kinoplasmatische Natur zukommt, eine Hautschicht, die als schmale Leiste sich der Mutterhautschicht anfügt. Dann spalten sich sowohl Ansatzstelle wie Leiste durch Ausscheidung einer Zellhautstofflamelle, die bis zur Mutterzellhaut reicht. Dieses Verfahren wird fortgesetzt durch Ergänzung der Hautschichtleiste und der Scheidewand in dieser an ihrer Innenkante. Der Ring aus Zytoplasma, in welchem dieses sich abspielt, verengt sich dementsprechend immer mehr. Er drückt gegen die Chlorophyllbänder, die dadurch gegen das Zellinnere vorgewölbt werden (Fig. 20 *ch*). Schließlich durchbricht er sie, um des weiteren auf die auseinanderspreizenden Stränge, welche die jungen Tochterkerne verbinden, zu stoßen und sie nach innen zu drängen. Die zusammengedrängten Stränge sehen alsbald wie eine Sanduhr aus. Schließlich begegnen sich die Innenränder des Zytoplasmaringes und verschmelzen zu einer Zytoplasmascheibe. Innerhalb dieser wird das noch fehlende Mittelstück der Querwand rasch ergänzt. Der ganze Teilungsvorgang einer solchen Spirogyrazelle von den ersten, sichtbaren Veränderungen am Zellkern an bis zur Fertigstellung der Scheidewand nimmt etwa 4 Stunden in Anspruch. Ich habe ihn hier eingehend geschildert, weil er mir besonders geeignet erscheint, unsere früheren, an fixierten Protoplasten gewonnenen Eindrücke zu ergänzen, und er uns zudem einen tieferen Einblick in das Leben eines solchen Mikrokosmos gewährt hat. — Daß alle Zellen eines Spirogyrafadens gleichwertig sind, zeigt dieser Faden durch die Fähigkeit an, unter Umständen in seine Zellen zu zerfallen. Die Zellen trennen sich voneinander, und jede gibt durch fortgesetzte Teilungen einem neuen Faden den Ursprung. Das ist die einzige Art ungeschlechtlicher Vermehrung, über welche diese Alge verfügt. Zudem pflanzt sie sich auf geschlechtlichem Wege fort und führt uns, wenn sie es tut, diesen Vorgang in einer seiner einfachsten Formen vor die Augen. Zwei Fäden, die einander sehr ähnlich sind, dessenungeachtet als geschlechtlich verschieden gelten müssen, nehmen annähernd parallele Lage an und treiben gegeneinander kurze, warzenförmige Ausstülpungen. Es sind aller Wahrscheinlichkeit nach Einflüsse che-

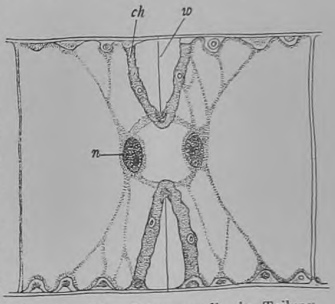



Fig. 20. Eine Spirogyrazelle in Teilung. *n* einer der beiden Tochterkerne, *w* die wachsende Scheidewand, *ch* ein durch letztere nach innen gedrängtes Chlorophyllband. Vergr. 250.

Befruchtung der Spirogyra.

mischer Art, sog. chemotaktische Reize, welche diese Erscheinung veranlassen, und zwar geht die stärkere Wirkung von dem Faden aus, der sich weiterhin als der weibliche zu erkennen gibt. Die Ausstülpungen der beiden Fäden treffen aufeinander und vereinigen sich. An den Vereinigungsstellen schwinden die trennenden Wände, während in den beiden Zellen die Protoplasten sich von der Zellwandung zurückziehen, abrunden, gegeneinander bewegen und schließlich kopulieren (Fig. 21). Die Protoplasten des einen Fadens fließen dabei in den andern über, weshalb man diesen letzteren als weiblichen bezeichnet. Aus den beiden Gameten, denn solche stellen diese beiden kopulierenden Protoplasten dar, geht die Zygote hervor. Diese Zygote stellt einen ellipsoidischen Körper dar, der mit Protoplasma dicht angefüllt ist, keinen Saftraum aufweist und an seiner Oberfläche sich mit einer derben Zellwandung umgibt. Sie macht einen längeren Ruhezustand durch, wobei ihr Inhalt sich verfärbt und bräunliche Töne annimmt. Es wird angegeben, daß nur die vom weiblichen Protoplasten stammenden Chlorophyllbänder in der Zygote erhalten bleiben, um auf die nächste Generation überzugehen, daß hingegen die vom männlichen Protoplasten stammenden der baldigen Desorganisation anheimfallen. Es wäre das einer der ersten Schritte, um die zytoplasmatische Vorherrschaft des weiblichen Gameten zu begründen. Die in der Zygote vereinten beiden Kerne kommen zur Vereinigung, wodurch ein diploider Keimkern entsteht. Bei der Keimung wird die Wandung der Zygote gesprengt, ihr Inhalt streckt sich fadenförmig, und ihr diploider Kern führt eine Reduktionsteilung aus. Seine beiden Tochterkerne teilen sich noch einmal und schaffen die Vierzahl der Kerne, wie sie uns von den Reduktionsteilungsvorgängen her schon bekannt ist. Alle vier haploiden Enkelkerne befinden sich in demselben Zellraum, da Zellteilungen ihre Vermehrung nicht begleitet haben. Da nun dieser Zellraum nur einen einzigen Kern brauchen kann, löst er drei Kerne auf und behält nur einen. Das bekräftigt unsere Ansicht, daß der Reduktionsteilungsvorgang als solcher die Bildung von vier Kernen verlangt, sonst würde deren Bildung, da nur ein Kern hier nötig ist, unterbleiben. Und ähnlichen Erscheinungen begegnet man auch sonst häufig genug, sowohl im Pflanzenreich wie im Tierreich. — Georg Klebs* gelang es, Spirogyren, die in Kopulation begriffen waren, Parthenogenesis aufzuzwingen, dadurch, daß er sie in 6prozentige Zuckerlösung oder in 1prozentige Nährsalzlösung überführte. Dann entstanden außer normalen Zygoten „Parthenosporen", und zwar aus Gameten, die ohne Kopulation sich mit einer derben Zellwandung umgaben. Auch diese Parthenosporen geben dann je einem Spirogyrafaden den Ursprung. Es läßt sich annehmen, daß dies ohne vorausgehende Reduktionsteilung erfolgt. — Schon die erste Zelle eines Spirogyrafadens, die aus einer Zygote oder Parthenospore sich entwickelt, bildet einen Saftraum aus und erhält dadurch das Aussehen einer älteren Pflanzenzelle. Von einem embry-

Keimung bei Spirogyra.

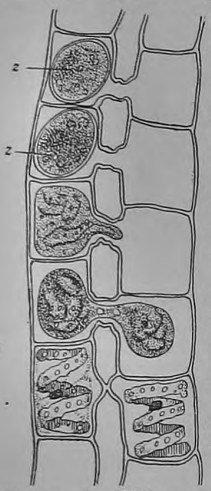



Fig. 21. Zwei Fäden von Spirogyra quinina in Kopulation. In z je eine schon fertige Zygote. Vergr. 250.

Parthenogenesis bei Spirogyra.

onalen Zustand könnte man somit bei einer solchen Pflanze nur in Beziehung auf die mit Protoplasma ganz angefüllte Zygote oder Parthenospore sprechen.

Die Zellteilung der Spirogyren hat eine nicht geringe Rolle in der Geschichte unserer Bestrebungen, einen Einblick in das Wesen der Zellteilungsvorgänge zu gewinnen, gespielt. Da man hier am lebenden Objekt das allmähliche Vordringen der Scheidewand von außen nach innen direkt verfolgen konnte, nahm man um die Mitte des vorigen Jahrhunderts an, daß dieses auch in allen anderen Fällen so geschehen müsse. Es kam sogar zeitweise die Vorstellung auf, es läge bei der Zellteilung eine mechanische Durchschnürung des Zellinhalts durch die in ihn hineinwachsende Zellhaut vor. Solche Anschauungen konnten sich nicht mehr halten, als die Erkenntnis durchbrach, daß im Protoplasma der Schwerpunkt aller Lebensvorgänge liege.

Das alte Zellteilungsschema.

Die Zellteilung schließt sich bei *Spirogyra* unmittelbar der Kernteilung an, was jeder der beiden Tochterzellen einen Kern sichert. Doch ist die Verknüpfung beider Vorgänge nicht so innig wie bei den höheren Gewächsen, deren Phragmoplast zwischen die Tochterkernanlagen eingeschaltet und an ihnen direkt befestigt wird. In Wirklichkeit verlaufen bei *Spirogyra* Kern- und Zellteilung unabhängig voneinander und treten in gegenseitigen Verband erst in dem Augenblick, wo der an der Innenkante der vordringenden Scheidewand befindliche Zytoplasmaring mit den Zytoplasmasträngen in Berührung kommt, die zwischen den beiden Tochterkernen ausgespannt sind. Daher man durch Abkühlung sich teilender Spirogyrazellen unter 0° sowie durch anästhesierende Mittel wie Chloroform, Äther oder Chloralhydrat, die Trennung beider Vorgänge unschwer erreichen kann. Dann erhält die eine Tochterzelle oft beide Kerne, die andere wird kernlos. In solchen kernlosen Zellen unterbleiben dann verschiedene Lebensvorgänge und zeigen damit ihre Abhängigkeit vom Kern an.

Beziehungen von Kern- und Zellteilung.



Fig. 22. Stück einer Cladophora glomerata. Vergr. 48.

Zeigt uns schon *Spirogyra*, daß Kern- und Zellteilung an sich selbständige Vorgänge sind, die nur für gemeinsame Aufgaben verknüpft werden, so lehren uns dies noch auffälliger vielkernige Zellen. Aus solchen Zellen baut sich die Algengattung *Cladophora* (Fig. 22) auf, eine Algengattung, der wir noch häufiger als der *Spirogyra* im Süßwasser begegnen. Bei ihr handelt es sich nicht um einen einfachen, unverzweigten Faden wie bei *Spirogyra*, sondern um einen verzweigten Fadenbüschel. Dieser flutet auch nicht frei im Wasser, ist vielmehr an einer Unterlage befestigt. Er läßt Scheitel und Basis unterscheiden und weist auch Scheitelwachstum auf. Jeder Faden des Büschels schließt mit einer

Teilung vielkerniger Zellen

Ontogenie der Cladophora.

Ursprung der Scheitelzellen.

Zelle ab, die seiner Entwicklung vorsteht, daher „Scheitelzelle" genannt werden kann. Sie ist es, die sich vornehmlich, bei einzelnen Arten dieser Gattung sogar ausschließlich, teilt und „Gliederzellen" abgibt, die aus ihrem apikalen Ende sich seitlich ausstülpen, um je einem Seitenzweig den Ursprung zu geben. So weist auch die ganze Verzweigungsart auf eine Polarität von Scheitel und Basis hin. Im übrigen gleicht der Inhalt der Scheitelzelle dem der Gliederzellen, sie zeigt nicht embryonales Gepräge, vielmehr den Charakter älterer Pflanzenzellen. In den Zellen unserer Cladophoren (Fig. 23) findet man einen ziemlich starken, zytoplasmatischen Wandbelag, der zahlreiche, plattenförmige Chlorophyllkörper und weiter nach innen eine Vielzahl von Zellkernen führt. Der große Saftraum wird bei den meisten Arten von Zytoplasmaplatten durchsetzt. Die Zellteilung spielt sich wie bei *Spirogyra* ab und weist eine Scheidewand auf, deren Bildung von außen nach innen fortschreitet. Das sieht man am lebenden Objekt, und hat es schon vor langer Zeit beobachtet. Wozu aber die modernen Fixierungs- und Färbungsmittel gehörten, das war der Nachweis, daß sich die Kerne in dem zytoplasmatischen Wandbelag karyokinetisch teilen, und zwar in voller Unabhängigkeit von der Zellteilung. Es leuchtet ein, daß bei Vielkernigkeit den entstehenden Tochterzellen die nötigen Kerne, die nach Bedarf weiter vermehrt werden können, auch ohne Verknüpfung der Kern- und Zellteilungsvorgänge gesichert sind. — Die Cladophoren pflanzen sich, wie die meisten grünen Algen, auf ungeschlechtlichem Wege durch „Schwärmsporen" fort (Fig. 24). Um diese zu bilden, vermehren sich die Kerne und die Chlorophyllkörper im zytoplasmatischen Wandbelag der Zelle zunächst durch fortgesetzte Teilung, und dann spaltet sich der Wandbelag gleichzeitig in entsprechend viele Abschnitte. Diese runden sich gegeneinander ab und treten dann durch eine scharf umschriebene, in der Zellwand entstandene Öffnung aus ihrem Behälter heraus. Sie stellen birnförmig gestaltete, nackte Protoplasten dar (Fig. 24, 25*A*); an ihrem vorderen, zugespitzten Ende sind sie je nach der Art, der sie angehören, mit vier (Fig. 25*A*) oder zwei (Fig. 24) langen Wimpern versehen; sie führen einen Kern und einen Chlorophyllkörper, zudem unfern vom vorderen Ende, als Verdickung der Hautschicht, einen rot gefärbten Streifen, den sog. Augenfleck, unter dem ein linsenförmiger, mit homogener Masse erfüllter Raum liegt, welcher die Vorstellung stärkt, daß es sich in diesem Apparat um ein lichtempfindendes Organ

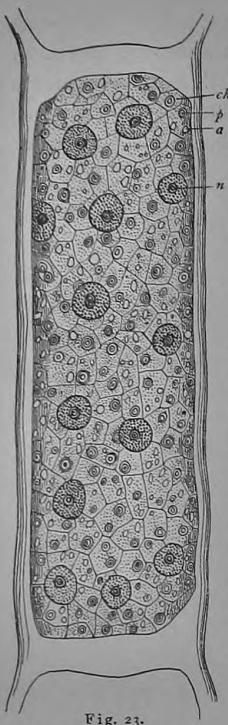



Fig. 23.

Eine Zelle von Cladophora glomerata, nach einem mit 1% Chromsäure fixierten und mit Karmin tingierten Präparate. *n* Kerne, *ch* Chromatophoren, *p* Pyrenoide, *a* Stärkekörnchen. Vergr. 540.

Zellteilung bei Cladophora.

Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Cladophora.



Fig. 24. Eine mit 1%iger Osmiumsäure fixierte Schwärmspore von Cladophora glomerata. Unterhalb ihres vorderen, zugespitzten Endes zwei Wimpern; in etwa halber Länge, der Zellkern; rechts der Augenfleck. Vergr. 500.

handle. So treten uns hier an einer unzweifelhaften Pflanze im Dienste der ungeschlechtlichen Vermehrung nackte, bewegliche, mit Augenfleck versehene Protoplasten entgegen, die somit Eigenschaften in sich vereinigen, die einst als charakteristische Merkmale des Tierreichs galten. Solche bewegliche Schwärmsporen kommen aber als Fortpflanzungsorgane fast allen grünen Algen zu. Nach einiger Zeit des Schwärmens setzen sie sich zur Ruhe, indem sie mit ihrem vorderen Ende an irgend einer Unterlage festhaften. Sie scheiden nunmehr Membranstoff an ihrer Oberfläche aus, umgeben sich mit einer Zellhaut, nehmen an Größe zu, bilden einen Saftraum aus und eignen sich so allmählich die spezifisch pflanzlichen Merkmale an. Die Kerne vermehren sich in dem Keimling, er führt Zellteilungen aus und ist bald zu einem neuen Cladophorafaden herangewachsen. — Dieselben Cladophoren, die sich in solcher Weise ungeschlechtlich vermehren, bilden auch bewegliche Gameten für den Befruchtungsvorgang aus. Dann werden die Kern- und Chromatophorenteilungen im zytoplasmatischen Wandbelag der Zelle länger fortgesetzt, und die sich einstellende Vielzellbildung liefert entsprechend kleinere Schwärmer (Fig. 25 *B*). Bei solchen Arten, deren ungeschlechtliche Schwärmer mit vier Wimpern ausgestattet sind (Fig. 25 *A*), kommen diesen geschlechtlichen nur zwei (Fig. 25 *B*) Wimpern zu. Wenn Gameten aus verschiedenen Zellen, die vielleicht auch verschiedenen Individuen angehören müssen, im umgebenden Wasser einander begegnen, stürzen sie aufeinander los, um sich paarweise zu vereinigen (Fig. 25 *B*). Auch hier dürfte es eine chemotaktische Anziehung sein, die sie zusammenführt. Sie treffen mit dem vorderen Ende aufeinander, vereinigen sich dort, legen sich dann seitlich um, verschmelzen der Länge nach und fahren eine Zeitlang fort, weiter zu schwärmen. Daß es sich jetzt um eine schwärmende Zygote handelt, erkennt man daran, daß sie zwei Augenflecke (Fig. 25 *B*, *c*) hat; auch besitzt sie vier Wimpern statt zweier. Schließlich hört ihre Bewegung auf, sie rundet sich ab, scheidet eine Zellhaut aus und tritt nach verhältnismäßig kurzer Ruhezeit in Keimung ein (Fig. 25 *C*).

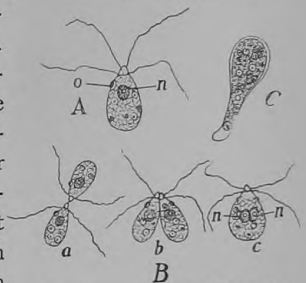



Fig. 25. Schematisierte Abbildung einer ungeschlechtlichen Schwärmspore in *A*, des Kopulationsvorgangs in *B a*, *b*, *c* und der Keimung einer Zygote *C*. *o* Augenfleck, *n* Kerne. Gewählt ist eine marine Cladophoraart mit Schwärmsporen, die vier, und Gameten, die zwei Wimpern besitzen. Vergr. etwa 400.

Gliederung der Caulerpazelle.

Eine eigenartige Ausgestaltung hat die pflanzliche Zelle in der Familie der Schlauchalgen, der *Siphonales*, erlangt. Zu dieser Familie grüner Algen gehört die auffällige Gattung *Caulerpa* (Fig. 26). Ihre europäische Art, *Caulerpa prolifera*, bildet im Mittelmeer in geringer Tiefe förmliche Wiesen. Der Uneingeweihte, der diese Pflanze zu sehen bekommt, mag denken, daß sie einer weit höheren Abteilung des Pflanzenreichs angehört. Denn sie besitzt einen gestreckten, stengelartigen Körperteil (*a*), der auf dem Grunde des Meeres hinkriecht, nach oben flache, blattartige, grüne Gebilde (*b*), welche die Assimilationsarbeit verrichten, und nach unten reichverzweigte, wurzelartige Fortsätze (*r*), die der Befestigung dienen, entsendet. Dabei weisen diese Teile Dimensionen

auf, wie sie bei höher organisierten Gewächsen üblich sind. Das Auffälligste an dieser Pflanze ist aber das, was erst die mikroskopische Untersuchung offenbart. Sie zeigt, daß dieser ganze Organismus einzellig ist, und daß es sich bei aller seiner Gliederung nur um die Ausstülpungen desselben Zellraumes handelt. Die Membran an seinen stengel- und blattartigen Gliedern erlangt bedeutende Dicke, wie solche unter den gegebenen Verhältnissen erforderlich ist. Ihr entspringen Balken, die quer in den Zellraum hineinragen und aus demselben Membranstoff wie die Außenwand bestehen. Durch längsverlaufende Balken werden die quergerichteten verbunden. Der Außenwand schmiegt sich der von seiner Hautschicht umgrenzte Protoplast an. Sein Zytoplasma bildet einen Wandbelag, umhüllt die Balken und ist auch zu freien Strängen ausgespannt, die den mit wässeriger Flüssigkeit erfüllten Saftraum durchsetzen. Überall sind zahlreiche Kerne im Zytoplasma vertreten; zu ihnen gesellen sich in den blattartigen Organen kleine Chlorophyllkörner. In den freien Protoplasmasträngen ist eine lebhafte Strömung zu beobachten, die auch aus einem Organ des Körpers in das andere sich fortsetzen kann. — Es liegt also in diesem ganzen Organismus schlechterdings nur eine einzige Zelle vor, ein einziger, von einer kontinuierlichen Hautschicht umgebener Protoplast. Seine Weiterentwicklung vollzieht sich an dem vorderen Ende des stengelartigen Teiles. Dort befindet sich der Vegetationspunkt, der mit Protoplasma besonders reichlich versehen ist. Er wächst weiter, während in einiger Entfernung von seiner Spitze sich die Anlagen für die blattartigen und die wurzelartigen Glieder vorstülpen. Was im Pflanzenreich sonst durch Zellvermehrung, Gewebebildung und die Verteilung verschiedener Tätigkeiten auf bestimmte Zellen und Gewebe erreicht wird, kommt hier durch die Gliederung eines einzigen Zellkörpers und die Übernahme der einzelnen Aufgaben durch seine verschiedenen Abschnitte zustande. Diese haben auch die ihrer Funktion entsprechende Gestalt aufzuweisen. Die assimilierenden Teile, für die es gilt möglichst viel Lichtstrahlen aufzufangen, sind blattartig abgeflacht; die der Befestigung am Meeresgrunde dienenden Organe wurzelartig gestaltet und wie Wurzeln verzweigt; der die Leitung der Assimilate nach den Verbrauchsorten besorgende Teil: stengelartig und lang gestreckt. Je nach ihrer Funktion reagieren diese verschiedenen Abschnitte desselben Protoplasten auch anders auf die von außen wirkenden Reize. Der durch das Licht bestimmte „Phototropismus", der unter dem Einfluß der Schwerkraft stehende „Geotropismus" zwingen den stengelartigen Teilen eine horizontale, den blattartigen eine emporgerichtete,

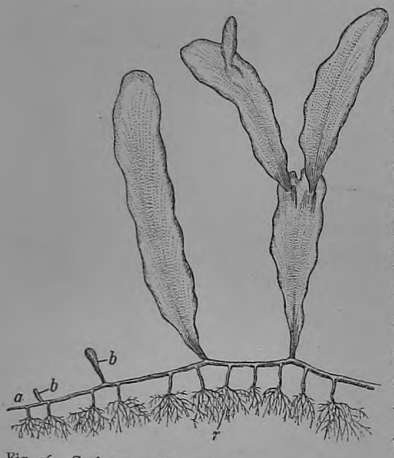



Fig. 26. Caulerpa prolifera. Die feinen Linien auf den Thallusblättern bezeichnen die Plasmaströme. *a* Fortwachsende Spitze der Thallusachse, *bb* junge Thalluslappen, *r* Rhizoide. 1/2 nat. Gr.

den wurzelähnlichen eine abwärts strebende Richtung auf. — Die *Caulerpa prolifera* vermehrt sich dadurch, daß ihre stengelartigen Teile sich an ihrer vorderen, fortwachsenden Spitze reichlich verzweigen, an ihrem hinteren Ende aber langsam absterben, die Zweige also mit der Zeit selbständig werden. Eine andere Art der Fortpflanzung hat man bei den Caulerpen bisher nicht aufzufinden vermocht, während andere Siphonales sich ähnlich wie *Cladophora* verhalten. Es ist, als hätte jene Gattung die Fähigkeit, Schwärmsporen und Gameten zu bilden, eingebüßt und sich ausschließlich auf vegetative Vermehrung eingerichtet, was sehr eigenartig wäre.

Sonderungen im Protoplasten einzelliger Tiere.

Trotz seiner fortgeschrittenen, äußeren Gliederung und der weitreichenden Arbeitsteilung unter diesen Gliedern zeigt der Protoplast einer *Caulerpa* an allen Stellen seines Körpers einen übereinstimmenden, und zwar verhältnismäßig einfachen, pflanzlichen Bau. Man begegnet an ihm weder besonderen Strukturierungen der Hautschicht noch des Innenplasmas. Das pflegt im allgemeinen anders bei einzelligen Tieren zu sein, deren Protoplast es oft zu auffälligen, mit bestimmten Leistungen zusammenhängenden Sonderungen brachte.

Bau der Wimperinfusorien.

Bei den Wimperinfusorien, den Ciliaten, erreichen letztere einen solchen Grad der Komplikation, daß man diese Tiere lange Zeit nicht als einzellig wollte gelten lassen. An der Oberfläche des Körpers befindet sich da zunächst die deutlich abgesetzte, festere „Pellikula", die mit Wimpern bedeckt ist und an einer Stelle des Körpers sich trichterförmig einstülpt, um eine Art Speiseröhre herzustellen. Die durch diese Röhre eingeführte Nahrung wird in eine an ihrem Grunde sich bildende Vakuole aufgenommen, die von der im Körperinnern herrschenden Strömung erfaßt und herumgeführt wird. Die unverdaulichen Reste stößt der Körper dann an einer bestimmten Stelle seiner Oberfläche, die als „Zellenafter" bezeichnet wird, hinaus. Zu dem allem kommen noch kontraktile Vakuolen in konstanter Zahl und Lagerung hinzu, oft auch Kanäle, die in sie münden und ihnen Stoffe zuführen, die dann nach außen gepreßt werden. Daß ein Protoplast es nur bei nacktem Körper, freier Beweglichkeit und den weit schwierigeren Bedingungen tierischer Ernährungsweise zu einem so zusammengesetzten Bau bringen konnte, ist leicht einzusehen. Die Kernverhältnisse bei solchen Wimperinfusorien weichen von den gewohnten Befunden auch insofern ab, als sie in ihrem Körper neben einem großen „Hauptkern" einen kleinen „Nebenkern" führen. Es hat sich eine lehrreiche Scheidung der sonst in demselben Kern vereinigten Substanzen bei diesen Wesen vollzogen, so zwar, daß der mit Kernfarbstoffen sich intensiv tingierende Hauptkern, dem Anschein nach, nur noch zu den somatischen Leistungen des Zelleibs in Beziehung steht, der Nebenkern die generativen Vorgänge beherrscht, somit den Geschlechtskern des Protoplasten darstellt. Bei jeder Teilung eines Wimperinfusors verdoppelt sich der Nebenkern, mit Spindelbildung auf karyokinetischem Wege, während der Hauptkern sich streckt, biskuitförmig gestaltet und schließlich durchschnürt. Der Nebenkern benimmt sich also nicht anders als sonst der Kern bei Zellteilungen, an welche Entwicklungsvorgänge geknüpft sind, während der Hauptkern sich so verhält wie die Kerne jener pflanzlichen Zellen, die sich nicht weiter teilen sollen, von ferneren Gestaltungsvorgängen ausgeschlossen

Zweierlei Kerne der Wimperinfusorien.

Teilung der Wimperinfusorien.

bleiben, und denen es nur darauf ankommt, gewisse Bestandteile der Kernsubstanz für nahrungsphysiologische Zwecke zu vermehren. Wir erinnern uns im besonderen an das, was uns die langen Internodialzellen der Charazeen in dieser Beziehung lehrten. — Zur Einleitung des geschlechtlichen Vorgangs sehen wir zwei Wimperinfusorien sich aneinander legen und durch eine Kopulationsbrücke vereinigen. In jedem der beiden Individuen gehen aus dem Nebenkern vier Kerne hervor, was mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß ein Reduktionsteilungsvorgang sich vollzogen hat. Die Berechtigung dieser Schlußfolgerung wird durch den weiteren Umstand bestärkt, daß von den vier Kernen nur einer erhalten bleibt, drei zugrunde gehen. Der verbleibende Kern teilt sich dann noch einmal, worauf jedes der beiden Individuen einen Kern durch die Kopulationsbrücke in das andere Individuum entsendet, einen Kern aber zurückbehält. Der eintretende Kern vereinigt sich mit dem zurückgebliebenen zu einem einzigen Keimkern. Hierauf trennen sich die beiden Tiere voneinander. Ihr Hauptkern zerfällt in Stücke und schwindet; ihr Keimkern teilt sich in zwei Kerne, von denen der eine als Nebenkern, Geschlechtskern, verbleibt, der andere zum neuen Hauptkern sich umbildet. Die zwei Kernteilungen, die zur Bildung von vier Kernen in jedem der beiden im Geschlechtsakt vereinten Infusorien führen, müßten uns ganz unverständlich erscheinen, wüßten wir nicht, daß jede Reduktionsteilung die Entstehung von vier Kernen bedingt. Aus demselben Grunde sahen wir ja auch vier Kerne in der keimenden Zygote der *Spirogyra* auftreten, ungeachtet der Keimling nur für einen Kern Verwendung hat. Während bei Spirogyra die Reduktionsteilung auf die Befruchtung unmittelbar folgte, geht sie ihr bei den Wimperinfusorien ebenso unmittelbar voraus, und die neuentstandene Generation behält den dem Befruchtungsvorgang entstammenden Kern lebenslänglich bei. Die Infusorien sind eben nicht haploide Wesen, wie Spirogyren oder andere Fadenalgen, sondern diploide Geschöpfe. Ich habe früher schon darauf hingewiesen, wie sehr die Entwicklungsvorgänge im Tierreich von Anfang an dazu neigten, das diploide Befruchtungsprodukt zu fördern. Es dürfte das Vorhandensein jedes Chromosoms in Zweizahl innerhalb der diploiden Kerne eine Zunahme der Leistungsfähigkeit bedingt haben, die bei der raschen Steigerung der an die Lebensführung der Tiere gestellten Ansprüche eine besondere Bedeutung für sie gewann und die Ausbildung einer diploiden Generation begünstigte. Diese mag dann rasch die Herrschaft über die haploide Generation gewonnen haben, die, da sie selbst noch auf einer niedrigen Stufe der Ausgestaltung sich befand, leicht in die diploide Generation ganz aufgenommen werden konnte. Von der haploiden Generation wäre somit bei den Wimperinfusorien nur der Reduktionsteilungsvorgang und die darauf folgende Teilung des einen der so erzeugten vier Kerne zurückgeblieben, so wie sie sich beide im Körper der diploiden Generation vollziehen.

Befruchtung der Wimperinfusorien

Reduktionsteilung und Generationswechsel.

Auch dem Laien fällt auf, daß verhältnismäßig nahverwandte Pflanzen sehr bedeutende Größenunterschiede zeigen können. Die durch ihren Bau so auffälligen „Schmetterlingsblüten“ der Papilionaceen sind ihm sowohl an den

krautartigen Erbsen, als auch an den strauchförmigen Ginstern und der zum hohen Baum emporwachsenden Robinie begegnet. Die vielen Übereinstimmungen zwischen winzigen Gräsern und riesigen Bambusen werden ihm vielleicht auch nicht entgangen sein, da diese Pflanzen die gemeinsamen Merkmale der Gramineen deutlich zur Schau tragen. Die mikroskopische Untersuchung der Gewebe solcher Pflanzen lehrt trotzdem, daß sie aus annähernd gleich großen Zellen bestehen. Nur die Zahl der Zellen ist entsprechend verschieden. Zwischen der Gesamtgröße einer gegebenen Pflanzenart und der Größe ihrer Bausteine ist somit kein bestimmtes Verhältnis vorhanden. Auch unterscheiden sich Riesen und Zwerge derselben Pflanzenart nicht etwa durch die Größe ihrer Zellen, vielmehr nur durch ihre Zellenzahl. So wird ein klein ausgefallenes Laubblatt an einer Pflanze nur weniger Zellen wie ein bevorzugtes Nachbarblatt, nicht aber kleinere Zellen besitzen. Anderseits wissen wir bereits, daß die Chromosomenzahl in den Kernen, bei sonst gleicher Größe dieser Chromosomen, von Einfluß auf den Kernumfang ist, und daß im besonderen eine Vermehrung der Chromosomensätze, wie das Beispiel der *Oenothera gigas* uns lehrte, die Größenzunahme der Kerne und damit auch ihrer Zellen zur Folge hat. Als mittlere Größe für annähernd isodiametrische Zellen dünnwandiger Gewebe ist bei höher organisierten Pflanzen ein Durchmesser von 0,01 bis 0,09 mm festgestellt worden. Daraus läßt sich somit eine annähernde Vorstellung der Dimensionen gewinnen, die den Bausteinen der uns umgebenden Pflanzenwelt zukommt. Diese Größe kann aber von Zellen, die sich besonderen Aufgaben angepaßt haben, bedeutend überschritten werden. Die Bastfasern mancher Nesselgewächse (*Urticaceen*) erreichen ausnahmsweise bis 200 mm, und von den Milchröhren wissen wir bereits, daß sie bei gewissen Wolfsmilcharten meterlang werden können. Zellgröße.

Die Siphonales, dieselben Schlauchalgen, zu welchen die Caulerpen gehören, haben, den eingeschlagenen Weg weiter einhaltend, durch Verzweigung ihres einen Protoplasten auch sonst noch sehr eigenartige Pflanzenkörper hervorgebracht. Da fällt am Mittelmeer unter den Algen, die der Sturm an den Strand geworfen hat, ein Gebilde auf, das ganz eine *Opuntia* in Miniatur ist. Abgeflachte, nierenförmige Glieder, die nur an einer schmalen Stelle zusammenhängen, folgen aufeinander, in ganz ähnlicher Weise, wie das im großen die flachen Stengelglieder der amerikanischen Opuntien tun, die sich so stark in den wärmeren Mittelmeerländern verbreitet haben. Und ähnlich ist auch die Verzweigung in beiden Fällen, die darauf beruht, daß zwei Glieder dem oberen Rande des vorhergehenden Gliedes entspringen. Wird die Alge, die den Namen *Halimeda Tuna* führt, mikroskopisch untersucht, so stellt sich heraus, daß sie aus zahlreichen grünen Schläuchen aufgebaut ist, die sich in der Ebene des abgeflachten Gliedes reichlich verzweigen, ihre letzten Zweige aber senkrecht zu dessen Oberfläche stellen, wo sie blasig anschwellend in festen seitlichen Verband treten. Daher die Oberfläche eines solchen Gliedes fazettiert erscheint. Durch das ganze innere Verzweigungssystem der Schläuche setzt sich derselbe ungeteilte Protoplast fort, der somit durch Zusammenfügung seiner Ausstül- Gewebebildung durch seitlichen Zusammenschluß.

pungen einen solchen komplizierten Aufbau zustande bringt. Andere Beispiele würden zeigen, welche Mannigfaltigkeit der Gestaltung innerhalb dieses eigenartigen Aufbaues möglich war. Doch das kann an dieser Stelle nicht geschehen, Nur möchte ich noch darauf hinweisen, daß auch jene bis kinderkopfgroßen, sammetartig schimmernden, grünen, außen dichten, im Innern ganz locker gebauten Kugeln, die das Mittelmeer manchmal an den Strand wirft, und die der Uneingeweihte mit Erstaunen betrachtet, zu den Schlauchalgen gehören und *Codium bursa* heißen. Ihre Oberfläche wird ebenfalls aus Schläuchen aufgebaut, die senkrecht zur Oberfläche gerichtet und seitlich aneinander gefügt sind. Ganz offen bleiben übrigens bei den Codiumarten die Wege nicht, die durch das ganze Schlauchsystem führen, indem an den Verzweigungsstellen nachträglich oft Wandverdickungen auftreten, die den Durchgang verengen oder auch ganz abschließen. Um einen Zellteilungsvorgang handelt es sich dabei nicht, sondern nur um örtliche Verstopfungen.

Gewebebildung durch Verflechtung.

Wie bei solchen Schlauchalgen durch bestimmte Zusammenfügung der Verzweigungssysteme etwas zustande kommt, das an ein Gewebe der höher organisierten Pflanzen erinnert, so kann in anderen Fällen Ähnliches auch durch eine Verflechtung von Zellfäden erreicht werden. Das zeigen uns im besonderen die Pilze. Fadenförmige Schläuche, sogenannte Hyphen, sind es, aus denen ihr vegetativer Körper besteht. Diese Hyphen sind ungegliedert oder gegliedert. Die ungegliederten Hyphen stellen einen einzigen, farblosen, vielkernigen Protoplasten dar, die gegliederten einen solchen, der durch Querwände in eine Reihe vielkerniger Protoplasten sich zerlegt hat. Der vegetative Pilzkörper, das sogenannte Myzel, besteht nun im einfachsten Falle aus getrennt verlaufenden Hyphen, in weniger einfachen Fällen aus Strängen, zu denen sich die Hyphen verflochten haben. Solch eine Verflechtung pflegt in den äußeren Teilen des Stranges dichter als in den inneren zu sein, und dann eine Art Rinde und Mark herzustellen. Auch die größten Fruchtkörper der Pilze, so die Gebilde, die wir für gewöhnlich als Schwämme bezeichnen, wie Fliegenschwamm, Feuerschwamm u. dgl. m., sind nur Hyphenverflechtungen. Unter Umständen werden solche Verflechtungen so fest, der seitliche Zusammenhang der Hyphen so innig, daß man wirklich an Querschnitten meinen könnte, das Gewebe einer höher organisierten Pflanze vor Augen zu haben.

Gewebebildung durch Zellteilung.

Doch die Leistungen, die auf solchen Wegen im Pflanzenreich erzielt wurden, blieben unvollkommen. Höhere Aufgaben vermochte erst die aus Zellteilung hervorgegangene Gewebebildung* zu erfüllen, an welche eine vollkommenere Arbeitsteilung und fortschreitende Sonderung im Bau anknüpfen konnte. Durch das Gerüstwerk der Wandungen solcher Gewebe wurde zudem die Festigung des ganzen Pflanzenkörpers sehr gefördert.

Zunehmender Gegensatz von Scheitel und Basis.

In dem Maße, als die Zellenzahl im Körper des Individuums wuchs, prägte sich auch die Polarität stärker an ihm aus: ein Gegensatz von Scheitel und Basis. Die für das Pflanzenreich bezeichnende Art der Ontogenie, mit nicht abgeschlossener Entwicklung, führte zur fortschreitenden Ausgestaltung der Vegetationspunkte und der Schutzeinrichtungen, die für sie dann nötig wurden.

Am Scheitel der *Cladophora* fanden wir bereits eine Scheitelzelle vor, doch ihr Inhalt war nicht embryonaler, ihre Zellhaut nicht dünner, als die der auf sie folgenden Gliederzellen. Bei *Cladophora* sahen wir auch die Gliederzellen noch bei ihrem einfachsten Teilungsmodus verharren, d. h. nur quere Wände bilden. Bei höher organisierten Algen stellen sich in ihnen auch Längswände ein, und sie werden in ein Gewebe mit steigender Zellenzahl zerlegt, gegen welches die Scheitelzelle immer auffälliger vortritt. Im weiteren Verlauf der pflanzlichen Entwicklung verändert die Scheitelzelle ihre Gestalt. Sie wird zweischneidig-keilförmig, oder dreiseitig-pyramidal (Fig. 27), grenzt dann „Segmente" ab, die abwechselnd nach rechts und links oder die nach drei verschiedenen Richtungen geneigt sind, und die im letzten Falle in einer Spirale aufeinander folgen. Solche Scheitelzellen sind zwischen ihre jüngsten Segmente versenkt (Fig. 27). Ihre Grundfläche wölbt sich konvex nach außen vor. Ihr Inhalt, so wie jener der sich noch lebhaft teilenden Segmente, hat embryonalen Charakter aufzuweisen; die Wände aller dieser Zellen sind noch sehr dünn und müssen geschützt werden, was zunächst vielfach durch Vertiefung des Vegetationspunktes in älteres Gewebe, weiterhin durch das Zusammenneigen seitlicher Anlagen über ihm erreicht wird. Bei den Landpflanzen tritt an der diploiden Generation jetzt auch eine Wurzel auf, die das Nährwasser aus dem Boden schöpfen und den oberirdischen Sprossen ihre Entwicklung in der freien Luft ermöglichen soll. Auch diese Wurzel wächst mit einem Vegetationspunkte (Fig. 28), der im Boden geschützt werden muß. Da sie nun nicht, wie die oberirdischen Sprosse, über Blattanlagen verfügt, welche die embryonalen Gewebe ihres Vegetationspunktes decken könnten, legt sie eine Wurzelhaube (Fig. 28 $k^n$), die „Kalyptra", an. Bei den farnartigen Gewächsen, die als die ersten zur Wurzelbildung schritten, weisen die Vegetationspunkte eine der zuvor schon geschilderten entsprechende, dreiseitig pyramidale Scheitelzelle auf (Fig. 28 *t*). An der Wurzelspitze bildet diese Scheitelzelle aber nicht allein durch geneigte Wände seitliche Segmente, sondern auch durch Querwände Segmente nach außen (Fig. 28 *k*), welche letzteren durch ihre weiteren Teilungen die Wurzelhaube aufbauen. In dem Maße, als diese Wurzelhaube an ihrer äußeren, den Boden berührenden Oberfläche leidet, wird sie von innen aus ergänzt. — Der weitere Gang der phylo-

Stärkere Ausprägung der Scheitelzelle.

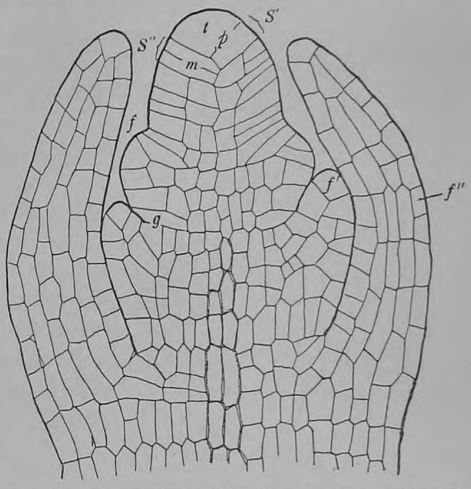



Fig. 27. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel von Equisetum arvense; *t* die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, *p* die letzte Teilungswand dieser Scheitelzelle, *S'* das letztgebildete Segment, *S''* das vorletzt gebildete, durch die Wand *m* geteilte Segment, *f* Anlage eines Blattwirtels, *f'* die nächstältere Blattwirtelanlage, *f''* die noch ältere, *g* eine für die Anlage eines Seitensprosses bestimmte Zelle. Vergr. 240.

Ursprung der Wurzelhaube.

Verlust der Scheitelzelle.

genetischen Fortentwicklung bringt an Sproß und Wurzel den Verlust der Scheitelzelle mit sich. Es greifen die Teilungen der Segmente gewissermaßen auf die Scheitelzelle über, so daß sie in mehrere Zelletagen zerlegt wird. Das Endergebnis dieser Veränderungen ist, daß ein medianer Längsschnitt den Sproßscheitel aus mehr oder weniger zahlreichen Schichten embryonaler Zellen aufgebaut zeigt, die sich mantelförmig decken (Fig. 29). Bei vollkommenster Ausgestaltung zeigen diese Zellschichten sehr regelmäßigen Bau und Verlauf. Sie stellen, wie Julius Sachs zuerst erkannte, eine Schar konfokaler Parabeln dar. Auch geben sie überall deutlich eine rechtwinklige Schneidung der Scheidewände zu erkennen. Ein solcher „Vegetationskegel" nimmt zugleich an Zellenzahl und an Ausdehnung zu. Er pflegt sich merklich vorzuwölben und wird deshalb als Vegetationskegel bezeichnet. —

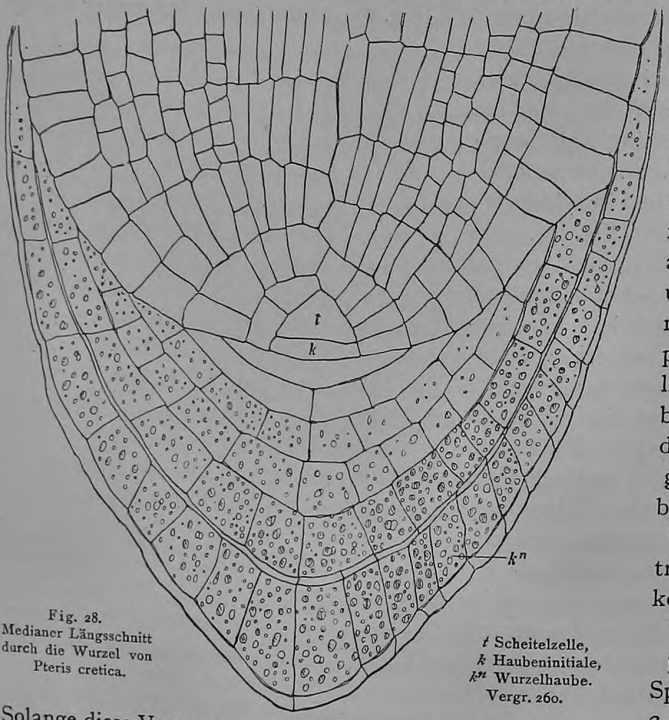



Fig. 28. Medianer Längsschnitt durch die Wurzel von Pteris cretica.

*t* Scheitelzelle, *k* Haubeninitiale, $k^n$ Wurzelhaube. Vergr. 260.

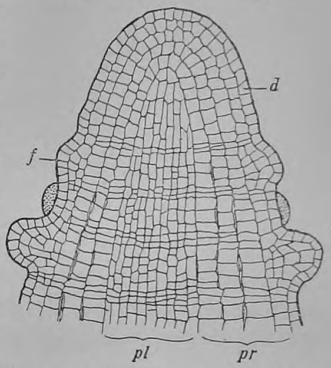
Blattanlagen.

Blattanlagen treten als Höcker unter den Vegetationspunkten der Sprosse vor (Fig. 2 *f*, 27 *f*, 29 *f*). Solange diese Vegetationspunkte noch mit Scheitelzelle wachsen, beginnt auch die Anlage des Blattes ihre Entwicklung mit einer Scheitelzelle und zwar einer zweischneidigen, die nach rechts und links Segmente bildet. Eine solche Scheitelzelle geht naturgemäß aus einer peripherischen Zelle des Vegetationskegels hervor. So fanden wir es bei den Farnkräutern. Früher als der Sproßscheitel haben während der weiteren Entwicklung des Pflanzenreichs die Blattanlagen ihre Scheitelzelle verloren, so bei den Schachtelhalmen (Equiseten) (Fig. 27), deren Sproßscheitel von einer großen dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle gekrönt wird, während etwas tiefer aus dem Vegetationskegel ein Blattwall sich vorwölbt, der an seiner oberen Kante mit zahlreichen Randzellen weiterwächst (Fig. 27 *f*). Bei den Phanerogamen ist keine Scheitelzelle am Sproß mehr vorhanden, und nicht die äußerste, sondern die nächst tiefere Zellschicht tritt unter seinem Gipfel in

Teilung ein, um den Blättern den Ursprung zu geben. — Die Verzweigung der Sprosse vollzieht sich bei einem Teil der farnartigen Gewächse durch Gabelung des Vegetationskegels, oder durch einen Vorgang, der sich von der ursprünglichen Gabelung ableiten läßt, bei der aber einer der beiden Gabeläste schon von Anfang an schwächer ist und sich seitlich verschoben zeigt. Bei den Phanerogamen tritt die Verzweigung der Sprosse in deutlicher Abhängigkeit von den Blattanlagen ein, die neuen Sprosse wölben sich als Höcker in den Blattachseln vor (Fig. 2 *g*). — Die Anlage neuer Blätter und Sprosse erfolgt im allgemeinen in Richtung des Scheitels, so daß die jüngsten dieser Gebilde ihm die nächsten sind. Die jungen Blätter schließen über dem Sproßscheitel zur Knospe zusammen (Fig. 2), um ihm und seinen jüngsten Anlagen Schutz zu gewähren. Für die kalte Jahreszeit richten sie sich auf gesteigerte Leistung ein und bilden besonders widerstandsfähige Winterknospen. — In gleicher Zeit, wie die Vegetationspunkte der Sprosse, verlieren auch die der Wurzeln ihre Scheitelzelle. Ihr embryonales Gewebe weist dann die nämlichen Zellanordnungen in Mantelschichten auf, wie sie den Sprossen eigen sind (Fig. 30). Die äußerste dieser Schichten, bzw. ein ihr nach außen folgendes Bildungsgewebe, das „Kalyptrogen", das für diese besondere Aufgabe ausgestaltet wurde, sind es nun, die in der Mehrzahl aller Fälle durch fortgesetzte Zellbildung die Wurzelhaube verstärken.

Verzweigung der Sprosse.

Schutz der Vegetationspunkte.




Wurzeln ohne Scheitelzelle und ihre Haube.

Fig. 29. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel von Hippuris vulgaris, ohne Scheitelzelle, mit mantelförmig sich deckenden Zellschichten. Die äußerste dieser Zellschichten *d* wird als Dermatogen bezeichnet, weil aus ihr tiefer die Oberhaut hervorgeht; die Zellschichten *pr* heißen Periblem, sie geben der Rinde den Ursprung, aus dem inneren Gewebezylinder *pl*, dem Plerom, wird der Zentralzylinder des Sprosses erzeugt. Bei *f* die jüngsten Blattanlagen. Die schwarzen Längsstreifen zwischen den Zellen: mit Luft erfüllte Zwischenzellräume. Vergr. 240.

Eine eigenartige Vorrichtung zum Schutz besonders schlanker Vegetationskegel, die bei Geradstreckung stark gefährdet sein würden, bieten verschiedene Wasserpflanzen dar, mit den Seealgen beginnend bis zu den Phanerogamen. Sie rollen ihren Vegetationskegel schneckenförmig ein, so daß seine jüngsten, zartesten Teile durch die Windungen der älteren gedeckt werden.

Seitenwurzeln sind bei ihrer Anlage in der Mutterwurzel von einer besonderen Gewebeschicht umhüllt, die als „Tasche" bezeichnet wird. Diese Tasche wird alsbald abgestoßen, und nur die Wurzelhaube deckt dann ihren Scheitel. Doch gibt es auch monokotyle Wasserpflanzen, die als Schutz ihrer Wurzelspitzen dauernd die Taschen behalten. So ist es z. B. beim Froschbiß (*Hydrocharis morsus ranae L.*), dessen schwimmende, runde Blätter und weiße Blüten wir oft auf unseren stehenden Gewässern zu sehen bekommen. Hebt man solche Pflänzchen aus dem Wasser heraus, so erkennt man die Scheiden, in denen die Enden der Wurzeln stecken, schon mit dem bloßen Auge. Wurzelhauben werden durch sie überflüssig gemacht und kommen auch gar nicht zur Ausbildung.

Seitenwurzeln.

Wurzeltasche.

Die Zelle im Gewebeverband.

Wir wissen bereits, daß bei jeder Zellteilung die neu entstehende Scheidewand an die Mutterzellwandung direkt anschließt (Fig. 10, 16). Das embryonale Gewebe eines Vegetationspunktes besteht dementsprechend aus lückenlos untereinander verbundenen Zellen. Sehr bald beginnen aber die älter werdenden Zellen, nachdem sie ihre Wände zuvor verdickt haben, an ihren Kanten auseinander zu weichen, und es bilden sich dort Zwischenzellräume, die sogenannten „Interzellularen" aus (Fig. 29, 30*i*, 31 *i*). Sie verdanken einer Spaltung der Mittellamellen der Wände ihre Entstehung und füllen sich mit Luft. So kommt das Durchlüftungssystem der vielzelligen Pflanzen zustande, welches eine Bewegung von Gasen zwischen den Zellen ermöglicht. Bis in die innersten Teile eines Pflanzenkörpers hineingelangt auf diesem Wege die atmosphärische Luft, die notwendig ist, um die Atmungsvorgänge aller lebenden Zellen zu unterhalten. Ungleich verteiltes Wachstum kann zu einer vollständigen Trennung benachbarter Zellen oder auch Zellkomplexe, infolge solcher Membranspaltungen führen, wodurch größere Kammern und Gänge in dem Gewebe entstehen. Besonders zeichnen sich die im Wasser und im sumpfigen, von zum Teil giftigen Gasen erfüllten Boden wachsenden Gewächse durch starke Ausbildung solcher luftführenden Interzellularen aus, die mit der atmosphärischen Luft kommunizieren. Derartige Gewebe haben den Namen „Aërenchym" erhalten. Es können aus Membranspaltung hervorgegangene Zwischenzellräume in einzelnen Fällen auch dazu bestimmt sein, Wasser zu führen oder auch Gummi, Schleim, Harz, ätherische Öle oder dergleichen. Die Harzgänge der Nadelhölzer haben, beispielsweise, einen solchen Ursprung. Meist sind aber Zwischenzellräume, die Wasser oder solche Produkte nicht aber Luft führen, von anderer Entstehung, nämlich aus der Zerreißung oder Auflösung bestimmter Zellkomplexe hervorgegangen. So, für

Zwischenzellräume.

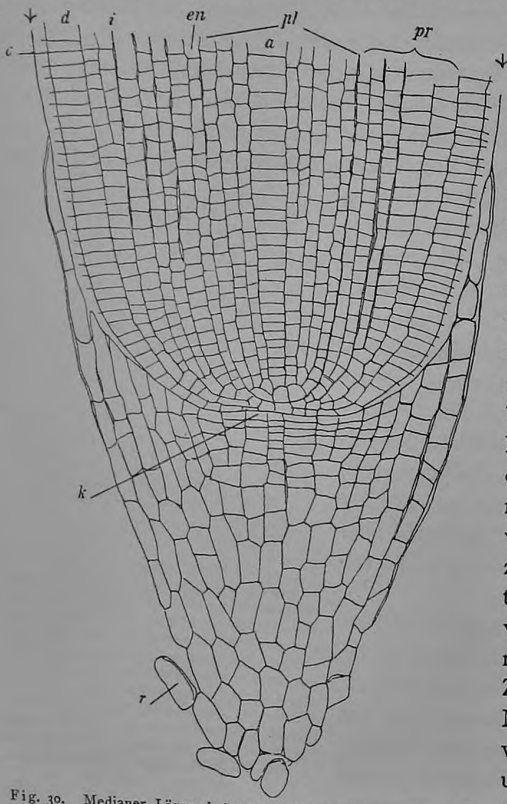



Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze der Gerste (Hordeum vulgare). *k* Kalyptrogen, *d* Dermatogen, *c* dessen verdickte Außenwand, *pr* Periblem, *pl* Plerom, *en* Endodermis, *i* mit Luft sich füllende Interzellularen, *a* Zellreihe, aus welcher das zentrale Gefäß hervorgehen wird, *r* abgestoßene Zellen der Wurzelhaube. Vergr. 180.

Aërenchym.

gewöhnlich, die Behälter von ätherischem Öl. Man unterscheidet die durch Membranspaltung entstandenen Interzellularen, als „schizogene", von den durch Zerreißung oder Auflösung von Zellen erzeugten, den „lysigenen". Schizogene und lysigene Interzellularen.

Sobald die Verdickung der Zellwände in den pflanzlichen Geweben ein bestimmtes Maß zu überschreiten beginnt, pflegt sie nicht mehr gleichmäßig im ganzen Umfang der Zellen zu erfolgen. Einzelne Stellen bleiben weiterhin von der Verdickung ausgeschlossen und bilden so die „Tüpfel" (Fig. 31 *t*). Da macht sich eine gegenseitige Beeinflussung benachbarter Zellen dadurch bemerkbar, daß ihre Tüpfel genau aufeinander treffen. So werden selbst bei starker Verdickung der Wände die benachbarten Protoplasten an solchen Stellen nur durch eine verhältnismäßig dünne Wandung, die sogenannte „Schließhaut" getrennt. Tüpfel.

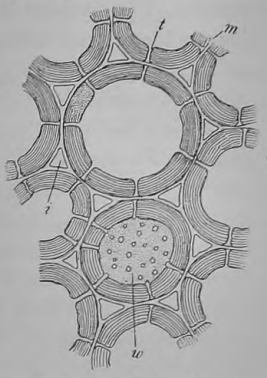



Fig. 31. Stark verdickte Zellen aus dem Marke eines älteren Stammstückes von Clematis vitalba. *m* Mittellamelle, *i* Interzellularraum, *t* Tüpfel. In der einen Zelle ist die untere, getüpfelte Wand *w* zu sehen. Vergr. 300.

Immerhin würden die ein lebendiges, pflanzliches Zellgewebe aufbauenden Protoplasten voneinander ganz abgesondert sein, wenn nicht lebende Protoplasmafäden, durch die Zellwände hindurch, sie verbänden (Fig. 32). Der Nachweis dieser Fäden bereitet große Schwierigkeiten, woraus sich erklärt, daß die ersten Angaben über sie nicht weiter als auf das Jahr 1879 zurückreichen. Man legt jetzt Schnitte, die man auf diese Plasmabrücken oder „Plasmodesmen" untersuchen will, unmittelbar nach ihrer Herstellung, in 1 prozentige Osmiumsäure, dann in Jodjodkaliumlösung und schließlich in 25 prozentige Schwefelsäure, in der man die Zellwände quellen läßt. Denn diese Quellung ist notwendig, damit man die äußerst dünnen Fädchen innerhalb der Wandung zu erkennen vermöge. Die Schwefelsäure hatte man mit Jod und einem Pyoktanin genannten Farbstoff versetzt, um die Plasmodesmen zu färben und so ihre Sichtbarkeit zu erhöhen. Ist das Verfahren gut eingeschlagen, so zeichnen sich die Plasmodesmen als intensiv blaue Striche in der Zellwand. Man wird sie bei stärkerer Verdickung der Wände auf die Schließhaut der Tüpfel beschränkt finden. Erst durch diese Plasmodesmen wird ein pflanzlicher Körper zu einer lebendigen Einheit erhoben und das Zusammenwirken seiner Teile begreiflich. Die Plasmodesmen verbinden die Hautschichten der Protoplasten untereinander, sind auch, allem Anschein nach, von derselben Natur wie sie. Da wir guten Grund hatten, die Hautschicht für die bevorzugte Reizempfängerin am Zelleib zu erklären, so dürften auch ihre Plasmo- Plasmodesmen.

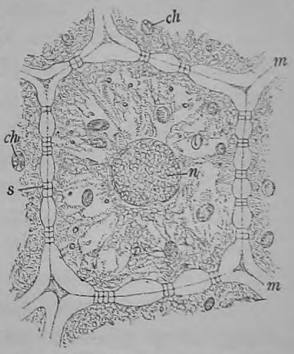



Fig. 32. Eine Zelle aus der Rinde der Mistel (Viscum album) nach entsprechender Härtung und Färbung der Protoplasten und Quellung der Wände *m*. Die Schließhäute *s* der Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt, *ch* Chloroplasten, *n* Zellkern. In den Kanten, zwischen den Zellen, Interzellularen. Vergr. 1000.

Reiz-Fortpflanzung.

desmen für die Aufgaben der Reizleitung besonders geeignet sein. Daß sie trotzdem in ihren Leistungen den tierischen Nerven bedeutend nachstehen, darf bei dem den Leitungszwecken speziell angepaßten Bau der letzteren nicht wundernehmen. Für tierische Nerven ist eine Schnelligkeit der Reizfortpflanzung von über 30 Meter in der Sekunde nachgewiesen. Sofern es sich hingegen noch sicher um Reizfortpflanzung durch Plasmodesmen bei Pflanzen handelt, hat man kaum Werte von mehr als 10 bis 20 Millimeter in der Sekunde gefunden, vielfach sogar nur 1 bis 2 Millimeter für den Zeitraum von je 5 Minuten. Im Blattstiel der bekannten Sinnespflanze (*Mimosa pudica*), die auf mechanische Reize durch Bewegung reagiert, kann die Geschwindigkeit der Reizleitung bis 100 Millimeter in der Sekunde betragen, doch soll es sich dabei nicht um eine Leitung durch die lebendigen Plasmodesmen, sondern um eine rein mechanische Reizfortpflanzung handeln, die auf einer Störung des hydrostatischen Gleichgewichts in langen, schlauchartigen Zellen beruht. Tierische Reizleitung hat auch dort, wo sie ohne Vermittlung des Nervensystems erfolgt, höhere Werte als die pflanzliche Plasmodesmenleitung aufzuweisen, so nach W. Engelmann in der Herzmuskulatur 6,4 bis 177 Millimeter in der Sekunde.

Maß der Selbständigkeit der einzelnen Gewebezellen.

Jede Zelle stellt einen Elementarorganismus dar. Durch die Plasmodesmen werden diese Zellen im Pflanzenkörper zu der höheren Lebenseinheit vereinigt, in deren Diensten sie stehen. Von der Selbständigkeit jeder einzelnen Zelle innerhalb ihres Gewebeverbandes, gelingt es in bestimmten Fällen, selbst bei den höchst organisierten Pflanzen, sich experimentell zu überzeugen. So vermochte G. Haberlandt durch vorsichtiges Zerzupfen kleiner Blattstückchen der roten Taubnessel (*Lamium purpureum L.*) in Nährstofflösungen, zahlreiche von den nur in lockerer Verbindung stehenden inneren Gewebezellen zu isolieren. Diese mit Chlorophyllkörnern ausgestatteten Zellen waren auch in diesem Zustand imstande, die Kohlenstoffassimilation zu vollziehen und blieben viele Tage, ja manche bis zu drei Wochen am Leben. Im allgemeinen läßt sich aber sagen, daß, auf einer je niedrigeren Stufe phylogenetischer Entwicklung ein vielzelliger Pflanzenkörper steht, um so mehr in ihm die Individualität seiner Zellen zur Geltung kommt. Die gegenseitige Abhängigkeit der Zellen wächst im Gesamtorganismus in dem Maße, als die Sonderung und Arbeitsteilung in ihm fortschreitet.

Ausbildung der Gewebe in Beziehung zu ihrer Aufgabe.

Pflanzliche Gewebe, die der Assimilationsarbeit oder Reservestoffspeicherung dienen sollen, pflegen mehr oder weniger isodiametrische Zellen auch im ausgewachsenen Zustande zu behalten, auch die Wände ihrer Zellen nur schwach zu verdicken. Eine stärkere Verdickung der Wände unterbleibt im allgemeinen auch in Zellen, die für Stoffbeförderung Verwendung finden, doch sind sie in der Richtung der Leitungsbahn gestreckt. Zellen, denen mechanische Funktionen zufallen sollen, werden nicht nur bedeutend gestreckt, sondern auch an den Enden zugespitzt, ihre Wände gleichzeitig stark verdickt. Die Tüpfel in solchen Wänden sind sehr eng, meist spaltenförmig. Ist solches der Fall, so pflegen die Spalten schräg zur Längsachse der Zelle gestellt zu sein, mit übereinstimmendem Neigungswinkel und sie kreuzen sich in den Wänden der angrenzenden Zellen.

Ihre Neigung ist stärker oder schwächer, so daß sie mehr oder weniger steile Schrägzeilen bilden, unter Umständen fast longitudinal, oder auch nahezu quer verlaufen. Wie die Streifung innerhalb der Zellwände, gewährt auch die Orientierung ihrer spaltenförmigen Tüpfel Einblick in innere Strukturen, deren Wirkungen sich bei der Quellung geltend machen. Bei steilem Tüpfelaufstieg ist die Quellungsintensität bedeutender in der Querrichtung der Zellen; sind die Tüpfel annähernd quer gestreckt, so ist die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer. Diese stark verdickten, für mechanische Aufgaben bestimmten Zellen verbrauchen ihren Protoplasten während ihrer Ausbildung, so daß sie im fertigen Zustande Luft, bisweilen auch abgestorbene Inhaltsreste führen. Sie werden als Sklerenchymfasern zusammengefaßt. Zu ihnen gehören die Holzfasern, die bei manchen Pflanzenarten über einen Millimeter Länge erreichen, und die Bastfasern, die, durchschnittlich noch länger, zwischen 1 und 2 Millimeter schwanken. Der feste Verband solcher Faserzellen im Gewebe wird dadurch erreicht, daß sie an ihren Enden weiterwachsen, sich dort zuspitzen und zwischeneinander einkeilen. — Auch solche Zellen, die der Wasserleitung in den Pflanzen dienen sollen, werden bedeutend in ihrer Längsentwicklung gefördert und büßen ihren lebendigen Zelleib ein, sobald ihre Ausgestaltung vollendet ist. Denn die Wasserleitung auf Entfernung wird im Pflanzenkörper nur durch protoplasmafreie Zellräume besorgt. An den Wänden solcher Zellen kommt eine besondere Art von Tüpfeln, die als „Hoftüpfel" bezeichnet werden, zur Ausbildung (Fig. 33). Sie heißen so, weil sie an ihrem Grunde stark erweitert sind und von benachbarten Zellen aus aufeinandertreffend, zwischen diesen innerhalb der Wand, einen bikonvex-linsenförmigen Raum herstellen, der von einer „Schließhaut" halbiert wird (Fig. 33 *B*, *C*). Die Schließhaut solcher Tüpfel hat eine mittlere, scheibenförmige Verdickung (*t*), den „Torus", aufzuweisen. Im Umkreis des Torus ist sie sehr dehnbar, so daß sie in Richtung des einen oder des anderen Zellraums sich vorwölben kann. Ihr Torus gelangt damit an die entsprechende Mündungsstelle des Tüpfels (*B*) und verschließt sie. Man darf annehmen, daß es sich in den Hoftüpfeln um eine Art Klappenventile handelt, die in der einen oder anderen Richtung, je nach den Druckverhältnissen, die in den angrenzenden Wasserbahnen herrschen, angesogen werden, um die eine Bahn gegen die andere abzuschließen. Wo ein wasserleitender Zellraum an eine lebendige Zelle grenzt, sind die Tüpfel nur an der Wasserbahnseite mit einem Hof versehen, hingegen nicht innerhalb der lebenden Zelle. Der Tüpfel ist dann „halbbehöft", auch seine Schließhaut ohne Torus. Ein solcher

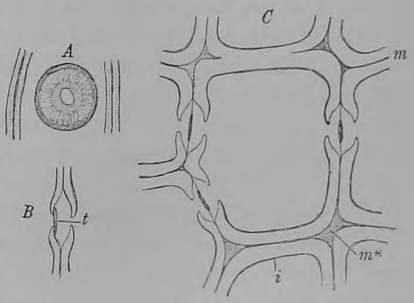



Fig. 33. Aus dem Holze der Kiefer (Pinus silvestris). *A* Radialer Längsschnitt mit Hoftüpfel in Flächenansicht. *B* Tangentialer Längsschnitt mit Hoftüpfel im Querschnitt, *t* der Torus. *C* Querschnitt durch eine Tracheide, *m* Mittellamelle, *m** ein Zwickel in dieser, *i* das Grenzhäutchen. Vergr. 540.

Hoftüpfel

Halbbehöfte Tüpfel.

halbbehöfter Tüpfel hat dann auch nicht als Klappenventil zu fungieren, er vermittelt vielmehr den Eintritt von Wasser aus der Wasserbahn in die lebendige Zelle und, nach Bedarf, den Übergang von gelösten Nährstoffen aus der lebendigen Zelle in die Wasserbahn, welche diese lebendige Zelle dort hineinpreßt, damit sie mit dem Wasserstrom rasch nach den Verbrauchsorten gelangen.

Verdickungsart der Wasserbahnen.

Um die Wasserbahnen für ihre Aufgabe entsprechend auszurüsten, verdickt der Protoplast die Wandung der Zellen, aus denen sie hervorgehen, ring-, schrauben- oder netzförmig. Die ring- und schraubenförmigen Verdickungen werden in Wasserbahnen angebracht, die eine weitere Streckung erfahren sollen, also in Pflanzenteilen sich befinden, die noch im Wachstum begriffen sind. Durch die Einfügung solcher Verdickungsleisten in Zellen, die alsbald ihren lebendigen Zelleib einbüßen sollen, wird für die Aussteifung der Wände auch nach Schwund des Turgors gesorgt und verhindert, daß die toten Zellräume von den angrenzenden lebenden Zellen, oder durch die Saugwirkung des Transpirationsstromes in ihrem Innern, zusammengedrückt werden.

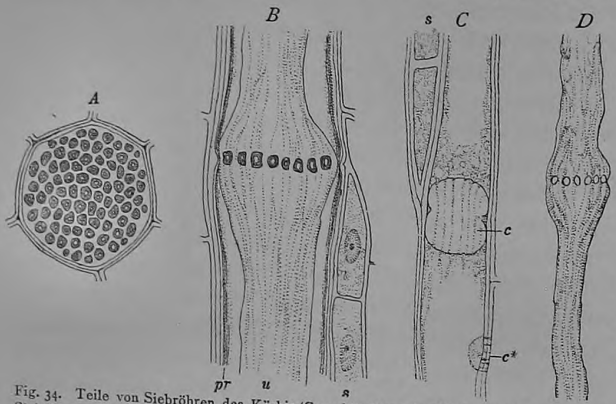



Fig. 34. Teile von Siebröhren des Kürbis (Cucurbita Pepo) in Alkohol gehärtet. *A* eine Siebplatte von oben gesehen. *B* und *C* je zwei aufeinanderfolgende Siebröhrenglieder im Längsschnitt. *D* die Inhaltmassen von zwei Siebröhrengliedern nach Schwefelsäurebehandlung. *s* Geleitzellen, *u* Schleimstrang, *pr* zytoplasmatischer Wandbelag, *c* Kallusplatte, *c** kleines, seitenständiges Siebfeld mit Kallusplatte. Vergr. 540.

In Pflanzenteilen, deren Längenwachstum im Erlöschen ist, gesellen sich netzförmige Verdickungen der Wasserbahnen zu den früheren. Ist das Längenwachstum ganz vollendet, so stellen sich Hoftüpfel ein. Sollen den Wasserbahnen noch besondere mechanische Aufgaben zufallen, so werden die Zellen, aus denen sie hervorgehen, entsprechend verdickt und an den Enden stärker zugeschärft. Sie erhalten damit die Gestalt von Holzfasern, ohne zunächst aber ihr für Wasserleitung erforderliches weites Lumen einzubüßen. Dieses nimmt aber in dem Maße ab, als die Anforderungen an die Wasserleitung sinken und die mechanische Inanspruchnahme wächst. — Der Wasserleitung dienende Zellräume, die nur einer Zelle ihren Ursprung verdanken, werden als „Tracheiden" bezeichnet.

Tracheiden und Tracheen.

Sie unterscheiden sich durch ihren einzelligen Ursprung von den „Tracheen" oder „Gefäßen", die aus Zellverschmelzungen hervorgehen. Wo solche Gefäße entstehen sollen, sieht man kurze, verhältnismäßig breite Zellen, geradlinig angeordnet, in Reihen aufeinanderfolgen. In allen Zellen der Reihe werden die Seitenwände entsprechend verdickt, während die Querwände frühzeitig zu quellen beginnen. Ist die Verdickung der Seitenwände vollendet, so werden

die Querwände aufgelöst bis auf einen schmalen Rand, der in Form einer Ringleiste erhalten bleibt. Geneigte Scheidewände in solchen Zellreihen pflegen nicht mit einer einzigen, runden Öffnung, sondern mit einer Anzahl ovaler Öffnungen versehen zu werden, zwischen denen die stehengebliebenen Membranstreifen wie die Sprossen einer Leiter aussehen. Die Protoplasten der einzelnen Gefäßglieder werden gleichzeitig immer substanzärmer und schwinden schließlich vollständig. Zu einer Verschmelzung der Protoplasten nach Auflösung der Querwände kommt es nur bei den wenigsten Pflanzen. — In bestimmten Abständen unterbleibt bei jeder Gefäßbildung die Durchbrechung einer Scheidewand. Dadurch ist bedingt, daß die Gefäßlänge nicht eine unbegrenzte wird. Sie beträgt bei unseren Holzgewächsen im Durchschnitt etwa 10 cm, kann aber unter Umständen auch mehrere Meter erreichen. Das ist im besondern bei gewissen Lianen der Fall, jenen Schlinggewächsen tropischer Urwälder, deren dünne Stämme von Baum zu Baum sich spannen. Schon bei unseren Eichen, deren Gefäße auch sehr lang werden können, erreicht ihr Querdurchmesser eine solche Weite, daß man sie mit dem bloßen Auge erkennen kann. Daher das poröse Aussehen des Eichenholzes, das wir verwenden. Auch eine unserer einheimischen Lianen, der Weinstock, zeigt uns seine Gefäße deutlich. Noch mehr ist dies aber bei den tropischen Lianen der Fall, wo der Gefäßdurchmesser bis zu 0,6 mm aufsteigen kann. Solche Gefässe können den Reisenden mit Wasser versorgen. Der Lianenstamm muß aber zu diesem Zweck zweimal durchschnitten werden. Das erste Durchschneiden liefert kein Wasser. Erst in dem Augenblick, wo der Stamm nochmals an höherer Stelle durchschnitten wird, entquillt dem unteren Querschnitt das Wasser. Das hängt mit der Wirkung des Luftdrucks zusammen, der zunächst den Ausfluß des Wassers verhindert. Er läßt ihn nur aus Gefäßen zu, die an beiden Enden geöffnet wurden, was erst nach dem zweiten Schnitt sich einstellt. — Zwischen Zellen, die ihren lebenden Inhalt bald einbüßen sollen, wie die oben genannten Sklerenchymfasern und Wasserbahnen, werden Zwischenzellräume meist gar nicht angelegt. Sie sind in solchen Geweben überflüssig und würden deren Festigkeit nur herabsetzen.

Gefäßlänge.

Zu Verschmelzungen lebender Zellen ist die Pflanzenwelt, der Hauptsache nach, nur bei der Bildung der sogenannten „Siebröhren" geschritten. Sie hat diese Siebröhren zugleich mit einer besonderen Art von Tüpfeln an ihren Querwänden, bzw. auch an ihren Seitenwänden, versehen, die einzeln als „Siebtüpfel", in größere Zahl vereinigt als „Siebplatten" bezeichnet werden. Die Siebröhren entstehen, wie die Gefäße, aus Reihen aufeinanderfolgender Zellen. Die Querwände zwischen diesen Zellen weisen dicht aneinandergedrängte Tüpfel auf, deren Schließhäute von Plasmodesmen durchsetzt sind. Dabei bleibt es aber nicht, es werden vielmehr im weiteren Verlauf der Entwicklung die Plasmodesmen von Schleimfäden durchbohrt. Farne und Nadelhölzer begnügen sich mit dieser ersten Durchbohrung. Bei den angiospermen Phanerogamen verschmelzen hingegen weiterhin alle Schleimfäden eines Tüpfels zu einem einzigen Schleimstrang (Fig. 34 *A* u. *B*). Nach vollzogener Durchbrechung ihrer Schließhäute durch Schleimfäden, und mehr noch durch Schleimstränge, erhalten die Siebtüpfel bzw.

Verschmelzung lebender Zellen.

Siebplatten das Aussehen von Sieben (Fig. 34 *A*), was auch ihren Namen veranlaßte. Fast einzig in seiner Art ist der Umstand, daß die aufeinanderfolgenden Glieder einer Siebröhre ihre Zellkerne einbüßen, ohne deshalb abzusterben. Ihr Zytoplast verbleibt vielmehr am Leben und erfüllt weiter seine Funktion, die für gewöhnlich freilich mit einer Vegetationsperiode abgeschlossen ist, sich in bestimmten Fällen aber doch über die nächste noch erstrecken kann. Die Hauptaufgabe der Siebröhren ist wohl sicher die, Eiweißlösungen auf weitere Entfernungen zu leiten, was durch die offenen Poren der Querwände geschieht. Die Wände der Siebröhren sind unverholzt und werden durch den Inhalt gespannt, auf den sie einen dementsprechenden Druck ausüben. Wird einer Siebröhre irgendwo durch angrenzende Zellen Inhalt entzogen, so sorgt der elastische Druck der Wände für Nachschub. So kommt es auch, daß aus geöffneten Siebröhren der Inhalt hervorquillt. Das fällt besonders auf, wenn man einen Kürbisstengel quer durchschneidet; er überzieht sich mit reichlichem Eiweißschleim. Denn die Kürbisgewächse (*Cucurbitaceen*) zeichnen sich durch besonders weite Siebröhren aus. Diese Eigenschaft teilen sie mit vielen andern Schling- und Kletterpflanzen, bei denen die Weite der Siebröhren im Extrem bis zu 0,02 mm steigen kann. Also nicht nur die weitesten Wasserbahnen, sondern auch die weitesten Eiweißbahnen kommen diesen Gewächsen zu. In Siebröhren, die außer Tätigkeit treten, werden die Siebtüpfel und Siebplatten durch stark lichtbrechende „Kallusplatten" abgeschlossen (Fig. 34 *C*, *c*). Die chemische Natur der „Kallose", die sich mit Korallinsoda und Anilinblau glänzend färbt, ist nicht klargelegt. In den Präparaten treten die Kallusplatten nach Behandlung mit den genannten Farbstoffen leuchtend rot oder blau hervor. In Siebröhren, die in einer nächstfolgenden Vegetationsperiode nochmals funktionieren sollen, schwinden die Kallusbelege wieder. Die Siebröhren, die nicht mehr dienen sollen, büßen allen Inhalt, mit Ausnahme der Kallusmassen, ein und werden von den benachbarten Geweben gleichzeitig zerquetscht.

Milchröhren.

Eine ganz auffällige Länge erreichen in gewissen Familien höher organisierter Gewächse die mit Milchsaft erfüllten Zellen. Bei den Wolfsmilchgewächsen (*Euphorbiaceen*), und ähnlich verhält es sich auch bei anderen „Milchröhren" führenden Pflanzenfamilien, werden diejenigen Zellen, aus welchen Milchröhren hervorgehen sollen, schon in der Keimpflanze hierzu bestimmt. Sie nehmen mit der Pflanze an Größe zu, ohne sich zu teilen; wohl aber vermehren sie ihre Kerne durch fortgesetzte Karyokinese. Sie bilden seitliche Auswüchse und verzweigen sich auf diese Weise. Ihre Zweige dringen in die seitlichen Glieder der Pflanze ein. Mit der Höhenzunahme des Pflanzenkörpers werden auch sie länger und lassen sich schließlich in den baumartigen Euphorbiaceen über meterlange Strecken verfolgen. An Stellen, wo die Pflanze einzelne Glieder abwirft, werden die Milchröhren durch Pfropfen aus geronnener Substanz verstopft. Die dünnen, elastischen Wände der Milchröhren sind gespannt und drücken auf den Milchsaft, der so nach den Orten, wo er verbraucht wird oder ausfließt, gepreßt werden kann. Wären die Milchröhren durch Querwände geteilt, so könnte das nicht geschehen. Andere milchende Pflanzen-

familien, so die Mohngewächse, zu denen auch das durch seinen rötlichgelben Milchsaft ausgezeichnete Schöllkraut (*Chelidonium majus*) gehört, sind zu ausgedehnten Milchsaftbahnen auf dem Wege von Zellverschmelzungen gelangt. Sie bieten ein weiteres Beispiel für die bei Pflanzen so seltene, weil durch das Vorhandensein von Zellwänden erschwerte Verschmelzung von lebenden Protoplasten zu einer höheren Einheit. Die „Milchgefäße", denn so muß man sie nennen, da sie Zellverschmelzungen darstellen, gehen wo vorhanden aus Zellreihen hervor, deren Querwände mehr oder weniger vollständig aufgelöst werden. Diesen Zellreihen entspringen auch seitliche Zweige, die dort, wo sie aufeinander treffen, durch entsprechenden Schwund der Wände verschmelzen. So kommt das maschige, einheitliche Milchgefäßsystem bei den betreffenden Pflanzen zustande. Sowohl in Milchröhren, als auch in Milchgefäßen stellt der Zellsaft eine Emulsion vor, in welcher nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels als Exkrete, sondern auch Assimilationsprodukte vertreten sind. Zu den Assimilaten gehören vor allem Eiweißkörper und Zucker, bei den Wolfsmilcharten auch geformte Stärke. Letztere zeigt dort vielfach schenkelknochenförmige Gestalten. In dem Milchsaft des Feigenbaumes ist auch ein eiweißlösendes Enzym vorhanden und in dem Milchsaft des Papiermaulbeerbaums (*Broussonetia papyrifera L.*) wurden neuerdings nicht weniger als drei Enzyme nachgewiesen, ein das Fett verseifendes, ein die Stärke lösendes und ein die Eiweißkörper peptonisierendes, also auffälligerweise ganz wie im Bauchspeichel, dem Pankreassaft der Tiere. Erwähnt wurden schon früher die verschiedenen in Milchsäften gelösten Alkaloide, die in ihnen suspendierten Kautschuk-, Guttapercha-, Harz- und Gummikörnchen, Fett- und Gerbstofftröpfchen. Der Gehalt der Milchsaftbahnen an Assimilaten und Enzymen regt die Vorstellung an, sie müßten auch als Leitungsbahnen für diese Stoffe dienen. Hierfür scheinen die Fälle zu sprechen, in welchen eine starke Förderung der Milchröhren die schwache Ausbildung anderer Leitungsbahnen auszugleichen scheint. Geeinigt hat man sich über diese Frage bisher aber nicht.

Milchgefäße.

Vegetativen Verschmelzungen unter lebenden Protoplasten begegnet man im Pflanzenreich wohl am häufigsten bei den Pilzen. Denn die Hyphen der letzteren neigen dazu, bei gegenseitiger Begegnung durch Auflösung der Wände in offene Verbindung zu treten.

Zellverschmelzungen bei Pilzen.

Das von uns bisher als embryonal bezeichnete Gewebe der Vegetationspunkte führt auch den Namen „Meristem". Da aber das Meristem nicht allein auf die Vegetationspunkte beschränkt ist, hat man es dort noch besonders als „Urmeristem" unterschieden. Fertige Gewebe stellt man den Meristemen als „Dauergewebe" gegenüber. Zwischen den Dauergeweben fortbestehende Meristeme, die sich somit direkt von dem Urmeristem ableiten lassen, sind, ihrem Ursprung gemäß, als „primäre Meristeme" zu bezeichnen. Außer ihnen gibt es aber auch „Folgemeristeme". Letztere verdanken ihre Entstehung der Fähigkeit, die lebende, pflanzliche Dauergewebe, die nicht durch spezielle Aufgaben zu stark verändert wurden, besitzen, je nach Bedarf in den embryonalen Zustand

Meristeme und Dauergewebe.

zurückzukehren. Auf diese Begriffsbestimmungen mußte hier eingegangen werden, da wir ihrer für später bedürfen. Die verschieden ausgestatteten Gewebe, die wir zuvor schon in ihrem fertigen Zustand kennen gelernt haben, werden in zwei Gruppen, die „Parenchyme" und die „Prosenchyme" geschieden. Die Parenchyme bestehen der Hauptsache nach aus nicht stark verdickten, nach allen Richtungen gleichmäßig ausgedehnten oder nur mäßig gestreckten Zellen, die ihren lebendigen Inhalt behalten, lufterfüllte Interzellularen zwischen sich führen, der Assimilationsarbeit, Stoffspeicherung oder Stoffbeförderung dienen, an ihren Enden nicht merklich zugespitzt und im allgemeinen unverholzt sind. Die Prosenchyme weisen gestreckte Zellen auf, mit zugeschärften Enden und stark verdickten, meist verholzten Wänden; sie pflegen ihren lebendigen Inhalt einzubüßen, der Interzellularen meist vollständig zu entbehren, und der Wasserleitung oder mechanischen Zwecken oder beiden Aufgaben zugleich zu dienen. Übrigens gibt es keine scharfe Grenze zwischen diesen Gewebegruppen. Denn auch ein Gewebe aus Zellen, die gleiche Ausdehnung in jeder Richtung zeigen, kann Aufgaben zugewiesen erhalten, die eine starke Verdickung und Verholzung der Zellwände verlangen, welche von einem Rückgang oder Schwund der Protoplasten begleitet wird. So zeigt sich beispielsweise die Steinschale in der Pflaume aus annähernd isodiametrischen Zellen aufgebaut, deren Wände fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt und verholzt sind. Enge, sich nach außen zu verzweigende Tüpfelkanäle durchsetzen diese Wände und treffen, von benachbarten Zellen kommend, aufeinander. Der Zellinhalt ist bis auf Reste geschwunden. Die Aneinanderfügung dieser Zellen in der Steinschale ist zudem so, daß sie dadurch Gewölbekonstruktion erhält und äußerst druckfest wird. — Die parenchymatische Natur ähnlich stark verdickter und auch entsprechend getüpfelter Zellen wird noch auffälliger in den „Steinen", die viele Birnen innerhalb ihres saftigen Fruchtfleisches führen. Auf entsprechend geführten Schnitten durch solche Birnen bemerkt man in ihrem dünnwandigen, weitlumigen, saftigen Gewebe Gruppen dieser stark verdickten, weit kleineren Zellen. Diese sind es, die man beim Essen solcher Birnen als Steinchen empfindet. Sie mögen zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit des die Samen umgebenden Gewebes beitragen. Ein Gewebe, das annähernd die Mitte zwischen Parenchymen und Prosenchymen hält, ist das Kollenchym. Je nachdem seine Zellen kürzer oder länger sind, nähert sich ihre Gestalt mehr jener des Parenchyms oder des Prosenchyms. Sie können im letzten Fall bis 2 mm lang werden. Sie behalten aber stets ihren lebendigen Inhalt und verdicken ihre Wände in ganz eigenartiger Weise. Sie verstärken sie nämlich nicht gleichmäßig im ganzen Umkreis, vielmehr nur ganz vorwiegend an den Zellkanten. So erhalten sie längsverlaufende Verdickungsleisten, die durch schwächer verdickte Wandstreifen getrennt sind. Dadurch wird der Verband der Verdickungsleisten weniger starr und die Zufuhr von Nährstoffen durch die dünneren Wandteile zum Protoplasten erleichtert. An Querschnitten fallen die Verdickungsleisten durch hellen Glanz auf, der von ihrem starken Lichtbrechungsvermögen herrührt. Die ganzen Wände sind unverholzt.

Parenchyme und Prosenchyme.

Steinzellen.

Kollenchym.

Wegen seiner Leistungen im Pflanzenkörper darf dieses Gewebe ein ganz besonderes Interesse für sich in Anspruch nehmen. Es stellt eine Art pflanzlichen Knorpels, d. h. eines Skelettgewebes dar, das auf Wachstum eingerichtet ist. Seine absolute Festigkeit erreicht hohe Werte, sie steht jener der Bastfaserstränge nur wenig nach. Seine Elastizitätsgrenze liegt aber viel tiefer, so daß jede stärkere Dehnung zu einer bleibenden Verlängerung führt. So ist es möglich, daß dieses Gewebe als mechanische Stütze einem Pflanzenteil dienen kann, ohne sein Längenwachstum zu hindern.

Unterscheidung von primärem und sekundärem Gewebe.

Alles Dauergewebe, dessen Ursprung sich direkt von dem Urmeristem des Vegetationspunktes ableiten läßt, wird „primäres Gewebe" genannt. Diese Bezeichnung dehnt man auch auf solche Gewebe aus, die vor beendigtem Längenwachstum eines Pflanzenteils aus den primären Meristemen, d. h. aus jenen ursprünglichen Geweben hervorgehen, die ihren meristematischen Charakter zwischen den Dauergeweben behielten. Alles Dauergewebe, das die primären Meristeme erst nach vollendetem Längenwachstum eines gegebenen Pflanzenteils erzeugen, sowie solches, das von nachträglich auftretenden Meristemen, die wir als Folgemeristeme unterschieden haben, gebildet wird, heißt „sekundäres Gewebe".

Fortschreitende Gewebesonderung im Pflanzenreiche.

Die Gewebesonderungen nehmen im Pflanzenreiche naturgemäß in dem Maße zu, als seine phylogenetische Entwicklung fortschreitet. Ihren Höhepunkt erreichte sie erst bei den Landpflanzen, und zwar innerhalb jener Entwicklungsreihe, die von den farnähnlichen Gewächsen aufwärts zu den Phanerogamen führte. Es war die diploide Generation bei diesen Pflanzen, der allmählich alle somatischen Funktionen zufielen. Das kommt zum Ausdruck in der Vollkommenheit der äußeren Gliederung und des inneren Baues, zu der diese Generation gelangte. Wir wollen den inneren Bau der Gewächse hier zunächst in dieser seiner höchsten Vollendung betrachten und daraufhin erst unsere Blicke auch den Wegen zuwenden, die das Pflanzenreich zurücklegte, um von den einfachen Gewebebildungen aus solche Höhen der Entwicklung zu erreichen.

Gewebesysteme.

Auf höheren Stufen der Sonderung lassen sich die Gewebe der Pflanzen zu drei Gewebesystemen gruppieren: dem Hautgewebe, den Gefäßbündeln und dem Grundgewebe.

Gewebesonderung unter dem Vegetationspunkt.

Dicht unter dem Vegetationspunkt einer höher organisierten Pflanze beginnt bereits die Sonderung in ungleichartige Gewebe, deren Zellen aber noch protoplasmareich sind, dünne Wände besitzen und sich lebhaft durch Teilung vermehren. Erst in größerer Entfernung vom Scheitel treten die besonderen Merkmale der verschiedenen Gewebe und Gewebesysteme hervor und kennzeichnen sich immer schärfer bis zum Augenblicke ihrer Fertigstellung. — Die erste Sonderung, die sich unter dem Vegetationspunkt geltend macht, ist die des Hautgewebes vom Binnengewebe. Dann wird ein Unterschied der Gefäßbündelanlagen und des Grundgewebes kenntlich. Zellenzüge, aus denen die Gefäßbündel hervorgehen sollen, strecken ihre Elemente und bilden „Prokambiumstränge". Diese behalten am längsten ihren meristematischen Zustand,

und sofern aus ihnen sogenannte „offene Gefäßbündel" hervorgehen sollen, verharrt ein Gewebestreifen in ihnen überhaupt in diesem Zustand.

Diese Fertigstellung der Gewebe schreitet an den Sprossen und auch Wurzeln der höher organisierten Gewächse im allgemeinen vom Scheitel gegen die Basis fort. Doch gibt es auch Sprosse, besonders bei Monokotylen, die Zonen „interkalaren" Wachstums behalten, bei welchen bestimmte, vornehmlich basale Abschnitte der Stengelglieder meristematisch bleiben, um Orte der Weiterentwicklung zu bilden. G. Haberlandt möchte den Vorteil solcher Einrichtungen darin erblicken, daß die Pflanze ohne die Fertigstellung aller ihrer Gewebe abzuwarten, das verfügbare Baumaterial verwenden kann, um frühzeitig ihre Blütenregion auszugestalten. Ein besonderer Nutzeffekt erwächst den Gräsern, so in auffälliger Weise unseren Getreidearten, aus den interkalaren Wachstumzonen an der Basis ihrer Stengelglieder. Auch der Laie wird gelegentlich die Erfahrung gemacht haben, daß diese Stengelglieder dort ganz weich bleiben, daß man sie infolgedessen bei Zug von oben leicht an diesen Stellen durchreißen und aus den Blattscheiden, in denen sie stecken, befreien kann. Gelagertes Getreide verwertet nun diese interkalaren Wachstumszonen, um sich gegebenenfalls emporzurichten. In einem Getreidehalm, der durch Wind oder Regen zu Boden gedrückt wurde, regt die Schwerkraft an der abwärts gerichteten Seite der interkalaren, meristematischen Zonen ein Wachstum an, das zu knieförmigen Krümmungen des Halmes führt und seine Emporrichtung veranlaßt.

Interkalares Wachstum.

Unter den Laubblättern zeichnen sich jene der Farne dadurch aus, daß sie an ihrer Spitze fortwachsen. Diese Spitzen sind schneckenförmig nach innen eingerollt und so durch ältere Blatteile geschützt. Manche tropische Farne weisen Blätter auf, die in solcher Weise fast unbegrenzt fortwachsen können, und ihre Spitze in dem Maße, als ihre Entwicklung fortschreitet, entrollen. Bei den Phanerogamen pflegt die Spitze der Blattanlagen rasch fertiggestellt zu werden, und die Weiterentwicklung an der Blattbasis, in manchen Fällen in mittlerer Blattlänge sich zu vollziehen, also durch interkalare Wachstumszonen. Karl Göbel erblickt in dieser raschen Fertigstellung der Blattspitzen eine vorteilhafte Einrichtung zum Schutze der jüngsten Knospenteile. Besonders auffällig ist das Voraneilen der Blattspitzen in ihrer Ausbildung bei vielen tropischen Gewächsen, besonders Kletterpflanzen, an denen sie, nach den Beobachtungen von M. Raciborski, sofort in die Arbeit der Kohlenstoffaneignung eintreten. Sehr deutlich ist eine interkalare Wachstumszone am Grunde der schwertförmigen Blätter unserer einheimischen, sowie auch der in unseren Gärten kultivierten *Iris*arten, deren Blätter im Frühjahr an ihrem Grunde sich verlängernd, gewissermaßen aus dem Boden hinausgeschoben werden. Auch hier überzeugt man sich leicht, indem man die Blätter an ihrem oberen Ende erfaßt und an diesem zieht, wie wenig Widerstand die Blattbasis der Durchreißung entgegensetzt.

Blattwachstum.

Die äußerste Mantelschicht der embryonalen Zellen des Vegetationskegels am Sproßscheitel hoch organisierter Pflanzen ist es, welche die „Oberhaut" oder

„Epidermis" liefert, die als primäres Hautgewebe die fertigen Pflanzenteile bedeckt. Diese Mantelschicht hat daher den Namen „Dermatogen" oder „Protoderm" erhalten (Fig. 29 *d*). Am Vegetationskegel der Wurzeln derselben Pflanzen, die diese Sonderung am Sproßscheitel aufweisen, wird eine äußerste Zellschicht als „Dermatogen", vielfach erst in einiger Entfernung vom Scheitel, von der nächstinneren Zellage abgegrenzt (Fig. 30 *d*). Hautgewebe.

Der Oberhaut fällt vor allem die Aufgabe zu, die inneren Teile der Pflanze zu schützen. Je nach der Umgebung, in der die Pflanze lebt, werden aber verschiedene Ansprüche an diese ihre äußerste Zellschicht gestellt. An den oberirdischen Teilen der Landpflanzen soll die Oberhaut die Gefahr beseitigen, welche zu starker Wasserverlust durch Verdunstung mit sich brächte; sie hat den physikalischen und chemischen Angriffen der Atmosphärilien zu trotzen, sowie den Angriffen der niederen und nach Möglichkeit auch der höheren Organismen zu widerstehen. Einförmiger wird ihre Aufgabe an den unterirdischen Teilen der Landpflanzen, leichter an Wasserpflanzen, wo der Schutz gegen Verdunstung wegfällt, andererseits freilich die Notwendigkeit sich einstellt, die inneren Luftbehälter des Pflanzenkörpers dicht gegen das umgebende Medium abzuschließen. Oberhaut.

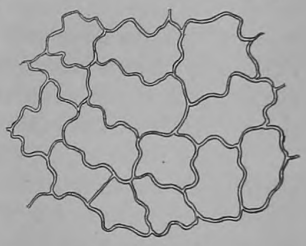


Fig. 35. Flächenansicht der Epidermis auf der Blattoberseite von Mercurialis perennis. Vergr. 300.

Die Epidermis ist in der Ausgestaltung, die sie an der diploiden Generation der Pflanzen von den filikoiden, d. h. farnartigen Gewächsen aufwärts gewann, fast immer einschichtig. Ihre Zellen sind meist senkrecht zur Oberfläche abgeflacht und lückenlos untereinander verbunden. Eine häufige Erscheinung an ihnen ist ihre seitliche „Verzahnung" (Fig. 35). Sie gibt sich in dem welligen oder zackigen Umriß der Zellen entsprechender Oberhäute zu erkennen, die man bei hinreichend starker Vergrößerung von ihrer Außenseite betrachtet. Das erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß diese Gewebeschicht oft genug auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen wird. Es geschieht das unter dem Einfluß von Turgorspannungen, die sich in den inneren Geweben einstellen und die Epidermis dehnen möchten, so auch bei jeder Biegung, die ein Pflanzenteil durch den Wind erfährt. An oberirdischen Pflanzenteilen, soweit sie auf längere Lebensdauer eingerichtet sind, also an Stengelteilen, Laubblättern, hingegen nicht an Blumenblättern, weisen die Außenwände der Oberhautzellen eine stärkere Verdickung auf. Die Verdickung wird besonders bei solchen Pflanzen gefördert, die ihre Transpiration möglichst einschränken müssen. Das sind nicht nur Pflanzen trockener Klimate, sondern auch die, welche im Hochgebirge wachsen, wo die Luft verdünnt und die Besonnung sehr stark ist, ja, unter Umständen selbst Pflanzen feuchter Standorte, so des Meeresstrandes, die der starke Salzgehalt des Bodens nötigt, ihre Verdunstung einzuschränken, damit nicht zu viel Salz mit dem Bodenwasser in ihren Körper gelange. Doch steht eine solche Verdickung der Oberhautaußenwände nicht immer nur in Beziehung zu der Verdunstung, sie wird vielmehr auch in Hinsicht auf mechanische Inan- Verdickung der Oberhaut.

spruchnahme erzeugt. Das gilt für die lederartigen Laubblätter vieler Tropengewächse, bei denen es auf Herabsetzung der Transpirationsgröße gar nicht ankommen kann. Wohl aber sollen sie dem heftigen Anprall der fast täglich sich einstellenden Regengüsse widerstehen. Naturgemäß werden stets an die mechanische Leistungsfähigkeit derjenigen Oberhautzellen, welche den Rand von Blättern einnehmen, die höchsten Ansprüche gestellt. Um die Gefahr des Einreißens der Blattspreite zu vermindern, müssen diese Oberhautzellen ganz besonders starke Wände erhalten. An manchen Blättern werden bestimmten Zellenzügen der Epidermis ausschließlich mechanische Funktionen zugewiesen, und dadurch die Biegungsfestigkeit des ganzen Organs erhöht. Solche Zellen sind langgestreckt, stark verdickt, von ausgeprägt prosenchymatischem Charakter. Lehrreich ist es, wenn, wie in den Blättern verschiedener Seggen (*Cyperaceen*) namentlich Zypergras- (*Cyperus*-)Arten, in der Längsachse des Blattes aufeinanderfolgende, junge Epidermiszellen in mehrere Stockwerke zerlegt werden, und aus ihren dem Blattinnern zugekehrten Teilen ein Bündel von Sklerenchymfasern hervorgeht, während die äußeren als Oberhautzellen sich ausbilden. So kommt gewissermaßen ein Ausgleich der Bedürfnisse zustande, die sich an diesen Stellen geltend machen.

Kutinisierung.

Einer Verdickung der Außenwände der Oberhautzellen schließt sich in den allermeisten Fällen eine mehr oder weniger starke Kutinisierung ihrer äußeren Verdickungsschichten an. Die dem Zellinnern zugekehrten bleiben von diesem Vorgang ausgeschlossen. Durch die Kutinisierung wird die Undurchlässigkeit der Epidermisaußenwände für Wasser noch gesteigert. Auch ihre mechanische Leistungsfähigkeit wird dadurch noch erhöht. Mag die Epidermis im übrigen nur schwach oder stark verdickt, zum Teil kutinisiert oder gar nicht kutinisiert sein, stets zeigt sie sich an ihrer Außenseite von einem dünnen, ununterbrochen verlaufenden Häutchen überzogen, das besonders kutinreich ist, selbst konzentrierten Mineralsäuren und auch der Fäulnis längere Zeit widersteht und „Kutikula" heißt. An sich vermag diese Kutikula, falls sie nicht besonders stark entwickelt ist, dem Wasser nur in beschränktem Maße den Durchgang zu verwehren. Das beweisen die Wasserpflanzen, denen eine Kutikula auch zukommt, welche trotzdem in kürzester Zeit welken und vertrocknen, wenn man sie aus dem Wasser herausnimmt. Die Kutikula ist im allgemeinen wenig imbibitionsfähig und bereitet daher der Transpiration und dem diosmotischen Gasdurchtritt erhebliche Schwierigkeiten. Doch richten sich die Bewohner besonders feuchter Standorte auf beträchtliche kutikulare Transpiration ein. In dem Maße, als sie imbibitionsfähig ist, läßt die Kutikula Kohlensäure und Sauerstoff passieren und zwar die Kohlensäure leichter als den Sauerstoff. — An den Laubblättern tropischer Gewächse pflegt die Kutikula sich durch hohen Glanz auszuzeichnen, was die starken Glanzlichter des Laubes bedingt, die jedem Reisenden auffallen. G. Haberlandt möchte darin ein Schutzmittel gegen zu intensive Insolation erblicken, weil sie die Spiegelung eines Teiles der Sonnenstrahlen an der Blattoberfläche bedingt. Diese wird weiter noch gesteigert durch die geneigten Stellungen, welche viele Tropenblätter zur Lichtquelle annehmen. Häufig

Kutikula.

tragen auch „Wachsüberzüge" der Oberhaut zu der Herabsetzung der Transpirationsgröße bei. Solche Wachsüberzüge sind uns als leicht zu entfernender „Reif" an Pflaumen und Weinbeeren wohl bekannt. Es handelt sich um eine Ausscheidung dieses Pflanzenwachses durch die Wände der Oberhautzellen nach außen, wo es sich in Gestalt von Körnchen, Stäbchen oder Krusten sammelt. Solche Wachsschichten können in manchen Fällen recht stark werden, so an den Blättern der Wachspalme (*Copernicia cerifera Mart.*), von denen man sie abstreift und als Carnaubawachs für Herstellung von Firnissen und Kerzen benutzt. Wachsüberzüge verhindern die Benetzung mancher Pflanzenteile vollständig. Ein anziehendes Schauspiel bietet es, Wasser den schildförmigen Blättern des indischen Lotos (*Nelumbium speciosum*) aufzuspritzen. Die Tropfen rollen wie Quecksilberkugeln an der schräggehaltenen Blattfläche hinab. Es wird angegeben, daß Wachsüberzüge an den Stengeln mancher Pflanzen in der Blütenregion ein Schutzmittel gegen Ameisen bilden. Die durch Wachs schlüpfrig gemachte Oberfläche soll sie am Aufstieg verhindern. So können sie nicht zum Blütennektar gelangen, der den bei der Bestäubung tätigen Insekten vorbehalten bleiben muß. — Die Widerstandsfähigkeit der Außenwände einer Oberhaut nimmt noch zu und wird dann auch zum ergiebigen Schutzmittel gegen Tierfraß, wenn größere Mengen von Kieselsäure oder von kohlensaurem Kalk in ihre Verdickungsschichten eingelagert sind. Die verkieselte Epidermis der Schachtelhalme (*Equiseten*) bringt es dadurch bis zur Härte des Flußspates, Härte 4 der in der Mineralogie üblichen Mohrschen Härteskala; mit den Fruchtkörnern des Grases (*Coïx lacryma Yobi L.*) kann man sogar noch Opal ritzen, sie erreichen die Härte 7 des Quarzes. Daher kommt es, daß diese Körner, die wie schwachviolette Perlen aussehen und Kirschkerngröße erreichen, zu Rosenkränzen benutzt werden. Die Pflanze heißt in Brasilien *Lagrimas da Nossa Senhora*, zu deutsch Marientränen oder Tränengras.

Wachsüberzug.

Mineralische Einlagerungen.

Der Protoplast der Epidermiszellen führt nur in bestimmten Fällen Chlorophyllkörner, so bei den Farnkräutern. Im allgemeinen hat die Arbeitsteilung unter den Geweben dahin geführt, daß die Epidermis von der Assimilationsarbeit entbunden wurde. Der Protoplast umschließt einen Saftraum, der für gewöhnlich farblose Flüssigkeit führt. Doch kann dieser Zellsaft unter Umständen rot sein, wie an jenen blutfarbigen Abarten verschiedener Pflanzen oder jenen roten Frühlingstrieben, mit denen wir uns schon einmal befaßt haben. Dem Saftraum der Oberhautzellen kommt eine wichtige Bedeutung zu, da es sich herausgestellt hat, daß zu den gewohnten Aufgaben der Epidermis von Landpflanzen auch die Wasserspeicherung gehört. Demgemäß sind die Seitenwände der Oberhautzellen dünn. Sie dürfen nicht starr sein, um das blasebalgähnliche Spiel zu ermöglichen, das der wechselnde Wassergehalt der Zellen verlangt. Bei Wasserzunahme werden sie glatt emporgerichtet, bei sinkendem Wassergehalt legen sie sich in Falten. Je höher die Epidermis ist, um so mehr Wasser vermag sie zu speichern. Querschnitte durch Begonienblätter oder etwa auch durch die Blätter der viel kultivierten Tradeskantien, führen dem Beobachter Epidermen vor, die höher als das übrige Blattgewebe sind. Unter den Wüsten-

Inhalt der Oberhautzellen.

Oberhaut als Wasserbehälter.

pflanzen und sonstigen Pflanzen trockener Standorte gibt es solche, die einzelne Oberhautzellen nach außen vorstülpen, um ihren Wasserraum zu vergrößern; manche erzeugen sogar umfangreiche Wasserblasen auf diese Weise und bekommen ein Aussehen, als wären sie mit Eisperlen besetzt; so das öfters bei uns kultivierte Eiskraut (*Mesembryanthemum crystallinum L.*). — Zwischen den Verdickungsschichten der Oberhautzellen und ihrer Kutikula tritt in bestimmten Fällen eine schleimige und klebrige Substanz auf, welche die Kutikula abhebt und schließlich sprengt. Das geschieht besonders oft an Knospenschuppen, doch in vereinzelten Fällen auch an Stengeln, so am Stengel der Pechnelke (*Viscaria vulgaris Roehl.*) und anderer Leimkräuter, (*Sileneen*), die damit einen Klebring erhalten. Einen solchen Ring vermögen kleine Tiere nicht zu überschreiten. Er schützt die höher gelegenen Blüten vor unbefugten Gästen, ähnlich wie ein Pechring, den wir am Stamm unserer Obstbäume anbringen, größere Tiere hindert, deren Früchte zu erreichen. — Andererseits können Oberhautzellen, bzw. Oberhautzellgruppen, als aktive „Hydathoden" für Wasserausscheidung eingerichtet werden. Solche Zellen fallen durch ihren besonderen Inhalt, vor allem durch große Kerne auf. Einzelzellen, die einer solchen Aufgabe obliegen, zeichnen sich auch wohl durch komplizierten Bau aus, so vornehmlich bei Pflanzen, die im feuchten Tropenklima leben. Auf Ausscheidung süßschmeckender Stoffe sind die Oberhautzellen der meist am Blütengrunde angebrachten „Nektarien" eingerichtet, und sie locken mit diesen Stoffen Bestäuber an.

Schleimbildung durch die Oberhaut.

Hydathoden.

Nektarien.

Vielfach fallen den Oberhautzellen trockner Früchte oder Samen, die den Einflüssen der Außenwelt längere Zeit widerstehen sollen, außer mechanischen Aufgaben auch noch besondere Leistungen zu, die in manchen Fällen in sehr eigenartigen Bauverhältnissen sich äußern. Ein Extrem in dieser Richtung dürften uns die Samenschalen von Weiderichgewächsen (*Lythraceen*) darbieten, die ich hier schildern will, um an ihrem Beispiel zu zeigen, bis zu welchen kunstvollen Einrichtungen es eine pflanzliche Epidermis unter Umständen bringen konnte. Bei der in botanischen Gärten meist kultivierten, nordamerikanischen *Cuphea viscosissima Jacq.** wird in jeder Oberhautzelle der Samenschale, durch Verdickung einer mittleren Partie der Außenwand an ihrer Innenseite, ein langer, zylindrischer Auswuchs erzeugt, der bei weiterer Längenzunahme sich in Windungen legt und den Zellraum schließlich fast ganz ausfüllt. Bei Wasserzutritt zu den Samen werden nach einiger Zeit die Stellen der Außenwände, denen die Auswüchse ansitzen, deckelartig geöffnet und die Auswüchse stülpen sich haarähnlich nach außen vor. Es handelt sich um ein wirkliches Umstülpen des Auswuchses, wobei sein zuvoriger Inhalt nunmehr an seine Oberfläche als Schleim gerät. Die spiraligen Einfaltungen, die der Auswuchs zeigt, so lange als er in der Oberhautzelle eingeschlossen ist, werden an der gedehnten Wand des vorgestülpten Schlauches unkenntlich. Die Vorstülpung vollzieht sich sehr rasch, und die vorgeschossenen Schläuche müssen daher allseitig zwischen die Bodenteilchen eindringen und den Samen befestigen. Der Schleim hält das aufgenommene Wasser energisch fest und sorgt so für anhaltende Feuchtigkeit um den

Schleimapparat.

Samen. Das mag ganz vorteilhaft sein; die Einrichtung, die zu diesem Ergebnis führt, ist bei alledem recht verwickelt. Es sind eben in Einzelfällen Apparate bei den Organismen zur Ausbildung gelangt, deren Komplikation nicht ganz im Verhältnis zu ihrem Nutzen zu stehen scheint.

Oberhaut als Lichtperzeptions-Apparat.

Seit einer Anzahl von Jahren sucht G. Haberlandt* zu begründen, daß an solchen Laubblättern, welche die Oberseite ihrer Spreite dem Lichte zuwenden, — und das tun fast allgemein die „dorsiventralen", d. h. mit einer auf äußere Einflüsse verschieden reagierenden Rücken- und Bauchfläche versehenen Blätter, — die Oberhaut der Oberseite auch ein Organ der Lichtperzeption sei. Mit dieser Funktion bringt G. Haberlandt papillöse Vorwölbungen der Außenwände der Oberhautzellen, die an den Blättern mancher Schattenpflanzen kegelförmig werden können, in Verbindung. Sie wirken wie Sammellinsen und sollen das Licht auf das tiefer gelegene, die Chlorophyllkörner führende Gewebe konzentrieren. Die Innenwand der Epidermiszelle wird bei diesem Strahlengang in ihrer Mitte am stärksten beleuchtet. Bei entsprechender Versuchsanstellung gelingt es, sich hiervon direkt unter dem Mikroskop zu überzeugen, auch auf photographischem Wege die erzielte Wirkung festzuhalten. An Oberhäuten, die an ihrer Außenfläche glatt sind, kann durch die Vorwölbung der Innenwand gegen das Blattinnere eine ähnliche Strahlenbrechung erzielt werden. Auch wirken in bestimmten Fällen vorgewölbte Außen- und Innenwände von Epidermiszellen zusammen, um bikonvexe Linsen herzustellen. Noch andere Pflanzen, wie *Colocasia antiquorum Schott, Campanula persicifolia L.*, sind in der Mitte der Außenwände ihrer Epidermiszellen mit linsenförmigen Verdickungen aus oft besonders stark lichtbrechender Substanz versehen. Das sind Tatsachen, welche sicherstehen, während über den Nutzeffekt der Einrichtung die Ansichten auseinandergehen. Nach G. Haberlandt handelt es sich um lichtperzipierende Organe der Pflanze, die er den Sinnesorganen der Tiere zur Seite stellt. Bei manchen Pflanzen, von denen hier nur die in Peru einheimische Acanthacee *Fittonia Verschaffeltii (Lam.) Coem.* genannt werde, wölben sich aus der Blattoberseite einzelne Epidermiszellen als große Kugeln vor und tragen eine sehr kleine, bikonvexe Zelle an ihrem Scheitel. Sie zeichnen sich durch besondere optische Leistungen aus. Auf den Blättern unseres Spitzahorns (*Acer platanoides L.*) kommt Gruppen abweichend gebauter Oberhautzellen ein solches Verhalten zu. Bei entsprechendem Lichteinfall zeichnen sie sich vor den benachbarten Oberhautzellen dadurch aus, daß die Mittelfelder ihrer Innenwände hell erleuchtet und von dunklen Randzonen umgeben erscheinen. G. Haberlandt bezeichnet solche Gebilde als „Ozellen", indem er sie mit den „Richtungsaugen" mancher niederer Tiere vergleicht. Der optische Apparat der Epidermen soll in allen Fällen dazu dienen, die Blattspreite über die für sie günstigste Lichtlage zu orientieren und ihre Einstellung in diese zu veranlassen. Das ist nun aber der Punkt, gegen den die Angriffe von anderer Seite gerichtet werden. Der Gegensatz ist nicht ausgeglichen. Tatsächlich gelang M. Nordhausen der Nachweis, daß Blätter, deren Oberhaut nach Haberlandt einen optischen Orientierungsapparat darstellen sollte, die richtige

Lichtlage annahmen, nachdem man diesen Apparat an ihnen zerstört hatte. Seine Leistungen für die Pflanze sind also noch unklar. Die optischen Erscheinungen, die G. Haberlandt an ihm konstatierte, stehen andererseits als solche fest. Sich vorzustellen, daß ein so wirkender Apparat völlig nutzlos zur Ausbildung gelangt sei, hält zunächst schwer. — Als besondere Reizempfänger werden in der Epidermis gewisser Pflanzen „Fühltüpfel" ausgebildet.* Die Ranken der Kürbisgewächse (*Cucurbitaceen*) haben sie aufzuweisen, und zwar gewöhnlich nur an jener Seite, deren Berührung Krümmungsbewegungen auslöst. Dort zeigt bei den meisten Arten jede Oberhautzelle in der Mitte ihrer Außenwand einen solchen Tüpfel. Dieser erweitert sich trichterförmig gegen die Oberfläche und ist von dieser nur durch eine dünne Membran abgeschlossen. Der Protoplast setzt sich in dem Tüpfelraum fort und füllt ihn in der Regel ganz aus. Es leuchtet ein, daß solche Tüpfel den Reiz jeder Berührung besonders stark empfinden würden.

Fühltüpfel der Oberhaut.

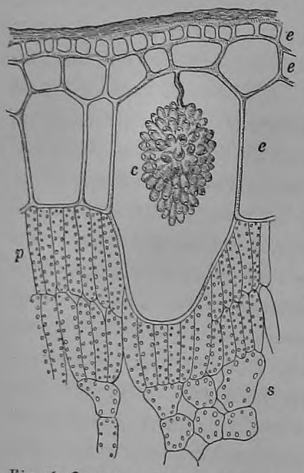



Fig. 36. Querschnitt durch das Blatt von Ficus elastica. *c* Zystolith, *eee* dreischichtige Epidermis, *p* Palisadenparenchym, *s* Schwammparenchym. Vergr. 240.

Mehrschichtige Oberhaut.

Nur verhältnismäßig selten kommen bei den hochentwickelten Pflanzen auch mehrschichtige Epidermen vor. Sie entstehen dadurch, daß die jüngeren Oberhautzellen sich entsprechend teilen. Das geschieht beispielsweise an den Blättern des Gummibaumes (*Ficus elastica L.*) (Fig. 36), der in Ostindien zu bedeutender Höhe heranwächst, bei uns in kleinen Exemplaren eine häufige Zierde der Blumentische bildet. Seine großen, an ihrer Oberseite stark glänzenden Blätter sind beiderseits mit einer dreischichtigen Oberhaut versehen. Die äußerste Schicht dieser Oberhaut ist kleinzellig und dient vornehmlich nur noch einer mechanischen Aufgabe; die zweite und besonders die dritte Schicht besitzt weit größere Zellen und fungiert als Wasserbehälter. Alle drei Schichten sind chlorophyllfrei. Im mikroskopischen Bilde der Querschnitte fallen innerhalb der innersten Epidermisschicht in einzelnen besonders stark angeschwollenen Zellen traubenförmige Körper auf (Fig. 36 *c*). Sie werden von einem Stiel getragen, der der Außenwand entspringt. Es handelt sich um einen aus aufeinanderfolgenden Membranschichten aufgebauten, mit Warzen besetzten Membranauswuchs, der mit kohlensaurem Kalk stark inkrustiert ist und einen Exkretbehälter für diesen Stoff darstellt. Solche „Zystolithen" sind in der Pflanzenreihe der *Urticales*, zu der auch *Ficus* gehört, verbreitet und auch noch in einigen anderen Familien anzutreffen. Den Blättern der die eßbaren Feigen liefernden *Ficus carica L.* kommen die Zystolithen ebenfalls zu. Sie füllen auch in ihnen vergrößerte Zellen der Epidermis aus, die aber bei dieser Ficusart nur einschichtig ist. Es sind außerdem mehrschichtige Epidermen den Blättern verschiedener Piperazeen und Begoniazeen eigen, und sie kommen auch an

Traubenförmige Körper der Urticales.

Wurzeln vor. An gewissen Luftwurzeln erlangen sie sogar, so in den Familien der Orchideen und zum Teil auch der Arazeen, eine ganz eigenartige, mit besonderen Aufgaben verbundene Ausgestaltung. Sie bilden dort das sog. „*Velamen radicum*" (Fig. 59 *vl*), eine oft recht starke, pergamentartige Hülle, die weiß erscheint, wenn sie Luft führt, hingegen grünlich, wenn sie mit Wasser gefüllt ist, weil dann die tiefer gelegenen, chlorophyllhaltigen Gewebe der Wurzel durchschimmern. Auch diese ganze Hülle geht durch fortgesetzte Teilungen aus einer zunächst einfachen Epidermisanlage hervor. Im fertigen Zustande weist sie Zellräume auf, die mit schrauben- oder netzförmigen Wandverdickungen versehen sind und nur Luft oder Wasser führen. Ihren lebendigen Inhalt haben alle Zellen dieser Hülle eingebüßt. Ihre Wände sind oft auch mit Löchern ausgestattet. Der Nutzen, den solche Wurzelhüllen den epiphytischen, d. h. auf anderen Pflanzen oft in bedeutender Höhe über dem Boden in tropischen Wäldern wachsenden Orchideen und Arazeen bringen, ist leicht einzusehen. Denn das *Velamen radicum* saugt wie Fließpapier das Wasser auf und vermag es infolgedessen gleich festzuhalten. Wurzelhülle.

Die Oberhautzellen schließen, wie wir schon erfahren haben, seitlich lückenlos untereinander zusammen. Dadurch werden solche Lücken in ihrem Verbande vermieden, die unkontrollierbare Wasserverluste für die Pflanze zur Folge hätten. Andererseits muß die Pflanze für Transpirationszwecke und Gasaustausch mit der umgebenden Atmosphäre Öffnungen besitzen, die nach außen münden, Öffnungen aber, deren Weite nach Bedarf geregelt werden kann. Über eine solche Einrichtung verfügt sie in ihren Spaltöffnungsapparaten (Fig. 37). Die „Spaltöffnungen" können nur den von Luft umgebenen Pflanzenteilen von Nutzen sein und fehlen demgemäß jenen, die unterirdisch oder untergetaucht leben. Auch an oberirdischen Gliedern des Pflanzenkörpers haben sie nur dort einen Zweck, wo ein mit Zwischenzellräumen versehenes Gewebe an die Oberhaut grenzt, also nicht an Stellen, wo ein interzellularraumfreies, mechanisches Gewebe dies tut. Entwicklungsgeschichtlich gehören die Spaltöffnungen stets der Oberhaut an, auch da, wo sie im fertigen Zustande nicht in gleicher Höhe mit ihr liegen. Sie verdanken ihre Entstehung der Teilung junger Oberhautzellen, im einfachsten Falle einem Teilungsschritt, durch welchen solche Zellen in zwei ungleich große Schwesterzellen zerlegt werden. Aus der größeren Zelle geht eine Oberhautzelle hervor, die andere bildet durch eine weitere Teilung die Spaltöffnung, als deren Mutterzelle sie gelten kann. Vielfach folgen aber noch mehrere Teilungen in der ursprünglichen Oberhautzelle aufeinander, bevor es zur Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle kommt. Jede Pflanzenart hält an ihrem Teilungsmodus fest und liefert charakteristische Bilder bei diesem Vorgang. So können die aufeinander folgenden Scheidewände bogenförmig gekrümmt sein und sich derart schneiden, daß sie einen elliptischen oder dreieckigen Raum zwischen sich abgrenzen. Selbst ganz eigenartige, kreisförmige Wandbildungen kommen bei Farnen vor, durch welche die junge Oberhautzelle in eine mittlere, ovale Spaltöffnungsmutterzelle und eine sie wie ein Rahmen umfassende, ringförmige Oberhautzelle zerlegt wird. Interessant ist es gewiß, daß Spaltöffnungen.

auch solche histologische Eigenheiten bei jeder einzelnen Spezies erblich fixiert sind, daß man zudem, bei hinreichender Ausdehnung der Untersuchungen alle Mittelformen zwischen den Extremen bei den jetzt existierenden Pflanzenarten noch vorhanden findet und durch ihre Aneinanderreihung sich ein lückenloses Bild von ihrem phylogenetischen Zustandekommen entwerfen kann.

Die Spaltöffnungsmutterzellen nehmen nach ihrer Anlage elliptische Gestalt an und werden durch eine Längswand in zwei Tochterzellen zerlegt. Diese verdicken hierauf den mittleren Teil dieser Längswand in ganz bestimmter Weise, für gewöhnlich so, daß sie dieser oben und unten je eine Leiste ansetzen. Hierauf spaltet sich diese Längswand an der so verdickten Stelle, und es entsteht ein Zwischenzellraum, der von außen in das Innere der Pflanze führt (Fig. 37). Unter einer solchen Spaltöffnung, deren beide Zellen als „Schließzellen" bezeichnet werden, treten die Zellen des inneren Gewebes auseinander, um einen durch seine Größe sich auszeichnenden Interzellularraum, den man „Atemhöhle" (Fig. 38*B*) nennt, zu bilden. Die Schließzellen der Spaltöffnung führen stets Chlorophyllkörner, während die übrigen Oberhautzellen, wie wir schon wissen, meist diese Gebilde nicht enthalten. Die Schließzellen benötigen der Chlorophyllkörner zur Ausübung ihrer Funktion, die an Turgoränderungen geknüpft ist. Sie assimilieren kräftig im Lichte und zeigen den Erfolg ihrer Tätigkeit deutlich durch die verhältnismäßig großen Stärkekörner an, die sie in ihren Chlorophyllkörnern bilden. Aus dieser Stärke gehen aber dann weiter die Stoffe hervor, die, kräftig das Wasser anziehend, einen osmotischen Druck in den Schließzellen herzustellen vermögen, der auf 5 bis 10 Atmosphären steigen kann.

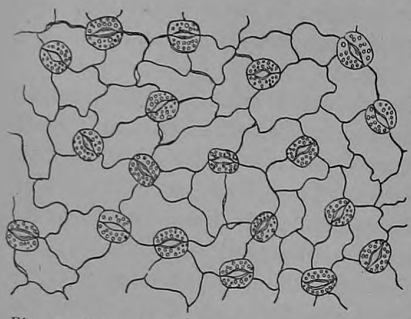


Fig. 37. Epidermis mit Spaltöffnungen auf der Blattunterseite von Helleborus niger. Vergr. 120.

Der Bau der Schließzellen (Fig. 38), der es mit sich bringt, daß bei steigendem Turgor die Zentralspalte sich erweitert, bei sinkendem Turgor sich schließt, ist nicht bei allen Pflanzen der gleiche. Wir wollen uns hier darauf beschränken, die häufigst vorkommende Einrichtung zu erörtern. Das wird genügen, um uns den Einblick in diese Art von Mechanismen zu gewähren. Wir halten uns somit an jenen Typus, wo die Verdickung der die beiden Schließzellen trennenden Wand zu beiden Seiten der Zentralspalte so angebracht ist, wie zuvor geschildert wurde (Fig. 38*B*, 39). Steigt der Turgor in derartig gebauten Schließzellen, so wirkt er dahin, sie zu vergrößern und ihre Wände zu strecken. Dieser Streckung leisten aber die Verdickungsleisten an der Spalte größeren Widerstand als die unverdickten Wandstellen. Die der Spalte gegenüberliegenden Seiten der Schließzellen werden stärker gedehnt, und das hat ihre Krümmung und eine entsprechende Erweiterung der zwischen den beiden Schließzellen befindlichen Spalte zur Folge. Sinkt der Turgor, so nehmen die Schließzellen an Größe

ab, ihre Krümmung wird schwächer, die Spalte demgemäß verengt oder selbst geschlossen. Der Umstand, daß in beiden Schließzellen ein Streifen Wand, in halber Höhe an der Spalte zwischen den Verdickungsleisten, dünn blieb, hat zur Folge, daß er vorgewölbt wird, wenn bei sinkendem Turgor die Schließzellen an Größe abnehmen, und daß er damit zur Verengung der Spalte wirksam beiträgt. Zarte Schnitte, die einen Spaltöffnungsapparat genau quer halbiert haben (Fig. 38*B*, 39*A*), zeigen, daß die verdickten Membranteile an der Spaltseite der Schließzellen oberhalb und unterhalb der Spalte mehr oder weniger stark vorspringen, wobei sie über ihr oft schnabelartig geformt erscheinen. Entsprechende Reagenzien lehren, daß sie stark kutinisiert sind. An den nämlichen Querschnitten stellt man auch fest, daß die Schließzellen nicht starr zwischen den verdickten Außenwänden der angrenzenden Oberhautzellen eingefügt sind, sondern sich mit ihnen meist wie durch Scharniere verbunden zeigen (Fig. 39*A*, *sch*). Diese kommen durch eine ganz plötzliche Verdünnung der Außenwände an diesen Anschlußstellen zustande. S. Schwendener hat sie als „Hautgelenke" bezeichnet. So werden die Schließzellen in ihrer Beweglichkeit weniger gehindert. Den nämlichen Nutzeffekt hat in anderen Fällen die Ausbildung von „Nebenzellen" am Spaltöffnungsapparat. Diese Nebenzellen sind angrenzende Oberhautzellen von abweichendem Bau, die sich durch schwächere Verdickung ihrer Außenwände, auch wohl durch geringere Höhe auszeichnen. Jene zuvor geschilderten Teilungen der jungen Oberhautzellen, die der Bildung des Spaltöffnungsapparates vorausgehen, sorgen für diese seine Umgebung. In den meisten Fällen ersetzen übrigens, wie W. Benecke zeigte, die Nebenzellen der Spaltöffnungen nicht die Hautgelenke, sondern sie verhindern es, daß bei Schrumpfungen der Blätter die Leistungen der Schließzellen durch Zug- und Druckwirkungen zu sehr beeinträchtigt werden. Daher diese Einrichtung besonders häufig bei den durch fleischige Ausbildung ihrer Blätter und Stengelteile ausgezeichneten „Fettpflanzen" (*Sukkulenten*) und anderen Bewohnern trockener Landstriche (*Xerophyten*) gegeben ist.

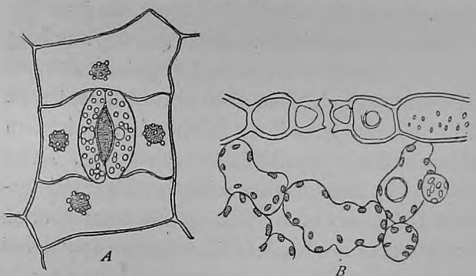



Fig. 38. Epidermis der Blattunterseite von Tradescantia virginica. *A* von außen, *B* im Querschnitt. Die Spaltöffnung zwischen Nebenzellen, in *B* unter ihr die Atemhöhle zu sehen. Vergr. 240.

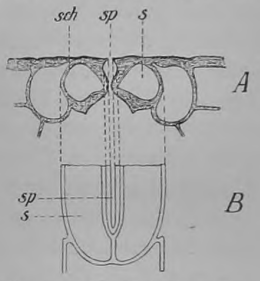



Fig. 39. Schematische Darstellung des Querschnittes einer mit Scharnieren *sch* versehenen Spaltöffnung in *A*; *B* eine Hälfte der entsprechenden Flächenansicht. *s* Schließzellen. *sp* Spalt. Vergr. 375.

Es trifft im allgemeinen zu, wenn man angibt, daß die Spaltweite zwischen den Schließzellen sich nach dem jeweiligen Bedarf der Pflanze richtet. Doch

fand Ernst Stahl, daß einer Reihe von Bäumen, die auf feuchtem Boden leben, so besonders den Weidenarten, die Fähigkeit, die Transpirationsgröße zu regulieren, abgeht. Sie vermögen nicht ihre Spaltöffnungen zu schließen. Daher abgeschnittene Weidenzweige so rasch eintrocknen. Pflanzen, deren Spaltöffnungen regulierbar sind, werden sie für gewöhnlich im Lichte öffnen, wodurch die Abgabe von Wasserdampf aus dem Innern der Pflanze an die Atmosphäre, die Zufuhr neuen Wassers und der darin gelösten Nährsalze an die assimilierenden Gewebe gefördert wird. Im Dunkeln, wo die Assimilationsarbeit aufhört, pflegen sich die Spalten hingegen zu schließen. Sie tun es aber auch im Lichte, falls die gegebenen Bedingungen es verlangen. So stellt sich ihr teilweiser oder gänzlicher Verschluß bei den meisten Pflanzen während des Welkens ein. Wo das der Fall ist, hören solche Blätter auch auf, Stärke zu bilden. Doch gibt es auch solche Pflanzen, wie *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Hydrangea hortensis*, die beim Welken ihre Spaltöffnungen nicht verschließen, und diese fahren dann fort, Stärke zu erzeugen. Die größten Spaltöffnungen, die man bisher beobachtet hat, besitzen die Gräser. So sind sie beim Weizen 0,079 mm lang und 0,039 mm breit, ihre Zentralspalte weist dabei 0,038 mm Länge bei 0,007 mm größter Breite auf. Die meisten Spaltöffnungen bleiben aber hinter dieser Größe bedeutend zurück. Daß die Spaltöffnungen trotz ihrer Kleinheit so wirksam den Gasaustausch vermitteln, erklärt sich aus physikalischen Ursachen. Denn es ist in neuerer Zeit H. J. Brown und F. Escombe der wichtige Nachweis gelungen, daß die Geschwindigkeit der Diffusion durch Öffnungen in einer dünnen Scheidewand nicht der Fläche, sondern dem Radius der Öffnungen proportional ist. Die Diffusion durch eine Summe feiner Öffnungen ist aus diesem Grunde weitaus größer, als durch eine einzige Öffnung von entsprechender Gesamtweite. Beträgt zudem die Entfernung der kleinen Öffnungen etwa das Zehnfache ihres Durchmessers, so fällt die Diffusion fast ebenso stark aus, als wenn überhaupt keine trennende Membran vorhanden wäre. So aber liegen annähernd die Verhältnisse für die Verteilung der Spaltöffnungen in den Epidermen, sofern es auf eine möglichst vollständige Ausnutzung dieser Apparate ankommt. Die Pflanze hat in diesem Falle, wie in so vielen anderen ihrer Leistungen, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ein physikalisches Prinzip mit Vorteil ausgenutzt, das wissenschaftlich aufzuklären erst der Neuzeit vorbehalten blieb. — Die größte Zahl von Spaltöffnungen, die bis jetzt auf einem Quadratmillimeter Blattfläche festgestellt worden ist, beträgt 716. Sie wurde vor langer Zeit schon durch Franz Unger für Rübsen (*Brassica rapa L.*) angegeben. Im allgemeinen bewegt sich diese Zahl zwischen 100 und 300, womit sie jedenfalls die für den Gasaustausch der Pflanze erwünschte Leistungsfähigkeit erreicht, auch in betreff der Kohlensäure, die, weil in geringer Menge in der Luft vertreten, eine schwache Partiärpressung besitzt und daher nur schwer auf anderem Wege dem Pflanzeninnern zugeführt werden kann. Ein Blatt des in unseren Gärten häufigen Katalpenbaumes absorbiert in der Zeiteinheit etwa zwei Drittel der Kohlensäure, die von einer gleich großen, freien Kalilaugenfläche aufgenommen wird. Fritz Noll hat berechnet, daß einem einzigen, mittel-

großen Kohlblatt etwa 11 Millionen, einem solchen Sonnenblumenblatt (*Helianthus annuus L.*) 13 Millionen Spaltöffnungen zur Verfügung stehen. Bei den dorsiventralen Laubblättern der Landpflanzen hat die Arbeitsteilung meist dahin geführt, daß nur noch die Unterseite der Spreite Spaltöffnungen führt. Schwimmende Laubblätter von Wassergewächsen können naturgemäß nur an ihrer der Luft zugekehrten Oberseite Spaltöffnungen gebrauchen. Manche submerse Wasserpflanzen haben ihre Spaltöffnungen noch nicht ganz eingebüßt, sie aber entsprechend der Umgebung verändert, man könnte sagen, unschädlich gemacht. Da gibt es Fälle, wo die Spaltöffnung zunächst noch normal ausgebildet wird, aber ihre Spalte dauernd geschlossen bleibt, andre, wo diese Spalte besondere Verschlußeinrichtungen erhalten hat, schließlich solche, wo die beiden Schließzellen sich überhaupt nicht mehr voneinander vollständig an der Spaltseite trennen. So wird dieses Organ nach und nach reduziert.

Es liegt, so scheint es mir, nah, diejenigen Fälle, in welchen wir die Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen angebracht, zudem in der vorteilhaftesten Entfernung voneinander verteilt finden, für die ursprünglichsten zu halten. Der oberste Grad der Leistungsfähigkeit der Spaltöffnungen konnte aber in der Folge vielen Pflanzen gefährlich werden, wenn ihnen unter veränderten Bedingungen das Wasser für so ergiebige Transpiration nicht mehr zur Verfügung stand, oder die Bodensalze in zu konzentrierter Lösung ihre transpirierenden Organe erreichten. Da erst bildeten sich verschiedene sekundäre Einrichtungen aus, um die ursprüngliche Höhe der Leistung herabzusetzen. Am häufigsten wurde das durch Versenken der Spaltöffnungen in die Epidermis erreicht. Die beiden Schließzellen kamen dann tiefer als die umgebenden Epidermiszellen zu liegen, so daß nur ein Kanal zwischen diesen zu ihrer Spalte hinabführte. So war ein „windstiller Hohlraum", eine „äußere Atemhöhle" über dem Spaltöffnungsapparat geschaffen. Unter Umständen wurde ein ähnliches Ergebnis durch starke Förderung der oberen Verdickungsleisten über der Spalte, die zusammenneigend einen windstillen Hohlraum dort herstellten, erreicht. Eine baumartige Wolfsmilchart der afrikanischen Dornbuschsteppe, die *Euphorbia tirucalli L.*, mit fingerdicken, besenartig angeordneten Zweigen, sezernierte einen Wachsring um jede Spaltöffnung und umgab sie auf solche Weise mit einer äußeren Atemhöhle. Die Aufgabe, die Transpirationsgröße herabzusetzen, kann auch den unter der Spaltöffnung befindlichen, die Atemhöhle umgebenden Gewebezellen zufallen, und von diesen sogar, bei längerer Trockenheit, eine völlige Verstopfung der inneren Mündungsstelle der Spalte vollzogen werden. — Der in der mediterranen Region so verbreitete Oleanderstrauch, welcher dort alljährlich eine längere Dürrezeit zu überwinden hat, versenkt seine Spaltöffnungsapparate in mit Haaren verhüllte Höhlungen, die sich an der Unterseite der Lamina befinden. Von den Seitenwänden dieser Höhlungen ragen in ihr Inneres kegelförmige Erhebungen hinein, die mit je einer Spaltöffnung abschließen. Unter Umständen gilt es auch an feuchten, schattigen Standorten die Transpirationsgröße durch besondere Einrichtungen zu steigern. Zu diesen rechne ich die Erhebung der

Spaltöffnungen über die Epidermis, die beispielsweise bei Farnen öfters vorkommt.

Einen ganz auffälligen Funktionswechsel haben die Spaltöffnungen in solchen Fällen erfahren, in welchen sie zum Zweck der Ausscheidung von tropfbarflüssigem Wasser Verwendung fanden. Sie führen dann den Namen von „Wasserspalten" (Fig. 40). Sie unterscheiden sich von den dem Gasaustausch dienenden Spaltöffnungen dadurch, daß ihre Schließzellen von Anfang an unbeweglich sind oder ihre Beweglichkeit bald einbüßen. Demgemäß sind auch die charakteristischen Verdickungsleisten an der Spalte bei ihnen entweder gar nicht vorhanden oder doch nur schwach ausgebildet. Sie sterben auch bei verschiedenen Pflanzen frühzeitig ab oder verschwinden gänzlich. Sie zeichnen sich oft durch eine für solche Gebilde sehr auffällige Größe aus. Unsere Kapuzinerkresse, (*Tropaeolum majus L.*), würde ein Beispiel für Wasserspalten mit toten Schließzellen abgeben. Man findet bei ihr die Wasserspalten, meist zu mehreren vereint, am Rande der schildförmigen Spreite, an den Stellen, wo dieser Rand schwache Einsenkungen zeigt. Ihre Spalten stehen weit offen. Früh am Morgen haften dem Blattrande an den Stellen, wo sie sich befinden, klare Wassertropfen an, die dann bald verdunsten. Aus den enormen Wasserspalten, die sich an den Blattspitzen verschiedener, auch in unseren Gewächshäusern kultivierter Colocasien und Caladien befinden, kann man unter günstigen Bedingungen Wasser abtropfen sehen. So zählte Hans Molisch bei *Colocasia antiquorum Schott* bis zu 163 abfallende Tröpfchen in der Minute, und er sammelte von einem noch jungen Blatt von *Colocasia nymphaeifolia Kth.* 48 bis 97 Kubikzentimeter ausgeschiedener Flüssigkeit in einer Nacht. — An submersen Pflanzenteilen sind Wasserspalten eine verbreitete Erscheinung. Sie sterben meist frühzeitig ab, werden auch oft mitsamt dem angrenzenden Gewebe desorganisiert, so daß offene Grübchen entstehen, durch welche Wasser und in ihm gelöste Stoffe hervorgepreßt werden. Vorwiegend nehmen solche Grübchen als „Apikalöffnungen" die Blattspitzen ein.

Wasserspalten.

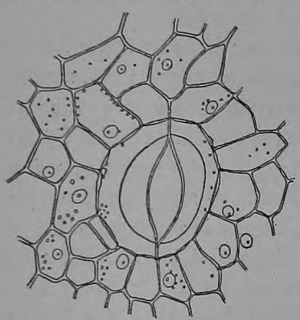


Fig. 40. Wasserspalte vom Blattrande des Tropaeolum majus, nebst angrenzenden Epidermiszellen. Vergr. 200.

Haare der Oberhaut.

Eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Gestaltung und der Funktion kommt jenen Anhangsgebilden der Epidermis zu, die als „Haarbildungen" zusammengefaßt werden. Ihre Bedeutung für die Pflanzen ergibt sich in einleuchtender Weise aus dem Umstande, daß nur wenige Pflanzenfamilien existieren, denen solche Gebilde ganz abgehen. Bei manchen Pflanzen sind sie aber nur an jugendlichen Teilen auffällig, um später mehr oder weniger vollständig zu schwinden. Sie decken beispielsweise junge Blätter, um sie gegen zu starke Belichtung und Verdunstung zu schützen, vornehmlich an jener Seite, die bei ihrer Entfaltung aus der Knospe zuerst zum Vorschein kommt. Die einfachste Art der Haarbildung beruht auf einer kegelförmigen Vorwölbung der Oberhaut-

zellen, wodurch Papillen (Fig. 41) entstehen. Ernst Stahl hat auf den durch Papillenform der einzelnen Oberhautzellen veranlaßten, eigentümlichen Sammetglanz der Blattoberseite vieler Tropenpflanzen hingewiesen. Diese Papillen fördern die Benetzbarkeit der betreffenden Blattseite bei Regengüssen. Das Wasser wird infolgedessen sofort über die Blattfläche verteilt und kann nur eine sehr dünne Schicht auf ihr bilden, da der Überfluß fortdauernd abträufelt. Solche Blätter werden demgemäß, wenn der Regen aufhört, sehr rasch trocken, was die Transpiration aus ihrem Innern in erwünschter Weise begünstigt. Zugleich sollen die Papillen dieser Blätter als Strahlenfänger fungieren, indem sie ähnlich wie Sammellinsen wirken und das spärliche Licht, welches diese an schattigen Stellen wachsenden Pflanzen erreicht, konzentrieren. Auch an Blumenblättern sind solche Papillen verbreitet und verleihen ihnen ein sammetartiges Aussehen. — In einer bestimmten Region der Wurzel, nicht fern von ihrer Spitze, wachsen die Oberhautzellen zu schlauchförmigen Haaren, den „Wurzelhaaren" aus, die je nach der Pflanzenart 0,15 bis 0,8 mm lang werden, zwischen die Erdteilchen eindringen, sich ihnen fest anschmiegen, durch Verschleimung ihrer äußersten Wandschicht mit ihnen verkleben und so dem Boden sogar die von ihm besonders stark festgehaltenen Nährstoffe, wie Kali- und Ammoniaksalze, Phosphate und Eisen zu entreißen vermögen. Aus dem nämlichen Grunde gelingt es den Wurzeln, einem Erdboden, der für unser Gefühl fast trocken erscheint, noch namhafte Mengen Wasser abzugewinnen. Infolge ihrer großen Zartheit sind die Wurzelhaare nur kurzlebig, so daß sie fortdauernd durch neue, die an den jüngeren Teilen der wachsenden Wurzeln entstehen, ersetzt werden. Die Wurzeln solcher Pflanzen, die saprophytisch leben, d. h. in humusreichem Boden von abgestorbenen, organischen Substanzen sich ernähren, bilden hingegen keine Wurzelhaare. Sie haben sich aber mit Pilzen vereinigt, deren Fäden als „Mykorrhiza" ihre Wurzeln umspinnen und die Aufgabe der Wurzelhaare verrichten. Auch der Pilz findet in diesem Verbande, der einen Fall sog. Symbiose darstellt, seinen Vorteil: er erhält als Gegenleistung bestimmte Stoffe von der Wurzel zuerteilt. — Die Protoplasten der Haare, die an oberirdischen Sprossen als Lichtschirm wirken oder die Transpirationsgröße herabsetzen sollen, pflegen frühzeitig abzusterben. Solche Haare sind im allgemeinen mehrzellig, dabei unverzweigt oder verzweigt. Die erste Scheidewand, die in einem solchen Haar angelegt wird, pflegt das in der Epidermis steckende Fußstück des Haares von seinem eigentlichen Körper zu trennen. Indem die Haare durcheinander wachsen und sich mannigfach verflechten, stellen sie jene wolligen oder filzigen Haarkleider her, die den Pflanzen ein weißes, oft mattes, doch unter Umständen auch seiden- oder silberglänzendes Aussehen verleihen. An dorsiventralen Laubblättern wird eine solche Behaarung der Oberseite einen Schutz gegen zu viel Licht bedeuten, an der Unterseite die Verdunstung mäßigen. Je nach den Standortsverhältnissen kann dieselbe Pflanzenart

Papillen.

Sammetglanz vieler Tropenpflanzen.

Wurzelhaare.

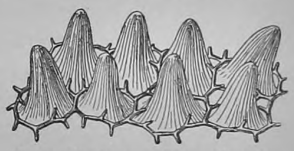


Fig. 41. Oberhaut vom Blumenblatte des Stiefmütterchens, Viola tricolor. Die Zellen mit faltenartigen Leisten an den Seitenwänden und mit vorspringenden Papillen. Vergr. 250.

Mykorrhiza.

Behaarung oberirdischer Pflanzenteile.

ein verschieden starkes Haarkleid besitzen. — Besonders schön geformte Schuppenhaare weisen verschiedene Vertreter der Familie der Ölweidengewächse (*Elaeagnaceen*) auf, so der in unseren Gärten kultivierte Oleaster (*Elaeagnus angustifolia L.*), oder jener Sanddorn (*Hippophaës rhamnoides L.*), der durch seine orangeroten Beeren im Herbst an den Ufern der Ostsee so sehr auffällt. Die Schuppenhaare. Schuppenhaare dieser Pflanzen haben die Gestalt großer, flacher, der Unterlage angeschmiegter, aus schmalen, radial zusammengefügten Zellen aufgebauter Sterne. — Haare, die als Waffen Verwendung finden, treten in einfachster Borsten. Ausbildung als steife, kurze, einzellige Borsten, die an ihrem Ende scharf zugespitzt sind und stark verdickte, oft verkalkte oder verkieselte Wände besitzen, in die Erscheinung. Die vorspringenden Höcker und Knötchen, mit denen diese Haare an ihrer Oberfläche besetzt sind, bewirken es, daß sie in den Weichteilen eines Tieres, sofern sie in diese eingedrungen sind, festhaften. Ganz besonders ist das der Fall, wenn sie mit Widerhaken versehen sind, was jeder erfahren hat, falls er eine *Opuntia* berührte, deren Angelborsten ihm dann unvermeidlich in die Brennhaare. Haut drangen. — Auch die Wirkung der Brennesselhaare hat jeder schon an sich erprobt. Es sind das steife, einzellige Haare, die so wie andere Haare, welche die Pflanzen zu ihrer Verteidigung tragen, annähernd senkrecht von ihrem Körper abstehen. Das Haar (Fig. 42) ist scharf zugespitzt, an seinem Grunde blasig angeschwollen. Diese Anschwellung, der „Bulbus" steckt in einem Becher, der sich als kleines, von Epidermiszellen überzogenes Säulchen aus der Unterlage erhebt und so dazu beiträgt, das Brennhaar vorzustrecken. Die Haarwände sind in den unteren Teilen verkalkt, im oberen verkieselt. Die Spitze läuft in ein kleines, schief angefügtes Köpfchen aus. Dieses bricht bei der leisesten Berührung ab, entsprechend seiner schrägen Ansatzstelle, an welcher die Haarwandung verdünnt ist. So endet das Haar nunmehr in einer scharfen Spitze, ganz ähnlich wie eine Einstichkanüle. Diese dringt in die Wunde ein, in welche der giftige Inhalt des Haares entleert wird. Nach G. Haberlandt besteht dieses Gift in einer gelösten, eiweißartigen Substanz, die sich den Enzymen anschließt. Die Giftwirkung unserer Brennesselarten hat der Mensch bald überwunden, doch gibt es tropische Vertreter derselben Gattung *Urtica*, die dem, der sie berührt hat, langandauernde Schmerzen verursachen können, unter Umständen starrkrampfähnliche Zustände und selbst den Tod herbeiführen. Auffallend ist gewiß, daß ganz verschiedene, im System weit auseinanderstehende Pflanzenfamilien, welche Brennhaare besitzen, in der Ausgestaltung dieser Organe dem nämlichen Weg gefolgt sind. Denn derselbe auffällige, zweckentsprechende Bau der Brennhaarspitze kehrt bei Urtikazeen, Loasazeen und Hydrophyllazeen wieder. Die Anhänger der Vorstellung, daß die Entwicklung der Organismen durch zweckentsprechende Reaktionen auf äußere Einwirkungen beeinflußt worden sei, erblicken in solchen Erscheinungen eine Stütze ihrer Auffassung. — An der Ausbildung des

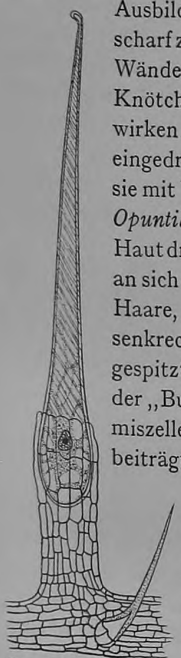


Fig. 42. Brennhaar von Urtica dioica, nebst einem Stück Epidermis, auf diesem rechts eine kleine Borste. Vergr. 60.

Säulchens, das als Träger des Brennesselhaares fungiert, sahen wir bereits außer der Epidermis auch das unter ihr befindliche Gewebe sich beteiligen. Derartige nicht rein epidermale Auswüchse werden als „Emergenzen" bezeichnet und den eigentlichen Haaren oder „Trichomen", denen die Epidermis allein den Ursprung gibt, gegenübergestellt. Die „Stacheln" der Rose geben ein typisches Beispiel für Emergenzen ab. Sie sind von gestreckten, verdickten Oberhautzellen bedeckt und von subepidermalem Gewebe im Innern erfüllt. Die dem Stengel einer Rose aufsitzenden Stacheln lassen sich durch entsprechend starken, seitlichen Druck, den man gegen sie ausübt, glatt von dessen Oberfläche ablösen, weil eine Trennungsschicht unter ihnen vorhanden ist, mit deren Hilfe sie von älteren Stengelteilen abgeworfen werden. Unter den Stacheln an den Blattstielen der Rose fehlt diese Trennungsschicht; da fallen eben die Stacheln zusammen mit dem ganzen Blatt von der Pflanze ab. Wir haben diese Waffen der Rose als Stacheln bezeichnet und nicht als „Dornen", weil in der botanischen Terminologie unter letzterem Namen nicht Hautgebilde, sondern ganze Glieder des Pflanzenkörpers, die zu Verteidigungszwecken umgestaltet sind, zusammengefaßt werden, also metamorphosierte Sprosse, Blätter oder Nebenblätter. Der botanischen Terminologie nach müßte somit das Sprichwort „Keine Rose ohne Stacheln" lauten. Dornen lassen sich nicht so leicht wie Stacheln von der Oberfläche eines Pflanzenteils entfernen, weil sie weiter in seinem Innern ihren Ursprung nehmen und somit dort auch tiefer inseriert sind. Zudem erscheinen die Stacheln, als Emergenzen, regellos über die Pflanzenoberfläche zerstreut, während Dornen eine den Gliedern des Pflanzenkörpers, aus denen sie hervorgingen, entsprechend regelmäßige Verteilung zeigen.

Auswüchse, Emergenzen.

Wie die Haare und Emergenzen, die der Verteidigung dienen, müssen auch solche Haare und Emergenzen, die den Pflanzen beim Klettern helfen, oder Haftorgane, Flug- und Fühlapparate an ihnen darstellen, mehr oder weniger stark von deren Körper abstehen. In bestimmten Fällen läßt sich beobachten, daß Haare, die jugendlichen Pflanzenteilen angeschmiegt waren, um sie gegen zu starke Belichtung oder Ausdunstung zu schützen, an älteren Pflanzenteilen durch bestimmte Wachstumsvorgänge oder aus mechanischen Ursachen sich aufrichten. Kletterhaare pflegen meistens so eingerichtet zu sein, daß sie das Aufwärtswachsen der Pflanze, an der sie sich befinden, zwischen anderen Pflanzen, die ihr als Stütze dienen, nicht hindern, wohl aber das Hinabgleiten. So kommt es, daß man das als „Kleber", auch wohl als „Teufelsdraht" bekannte, lästige Unkraut, das kletternde Labkraut (*Galium aparine L.*) viel leichter aus seiner Umgebung befreien kann, wenn man es aufwärts, als wenn man es abwärts zieht. Seine stark verdickten, spitzen Haare sind eben alle sichelförmig nach unten gekrümmt. Die schlingende Hopfenpflanze ist mit zweischenkligen „Ankerhaaren" ausgestattet, deren Schenkel in der Weise schräg gestellt sind, daß sie das Abwärtsgleiten erschweren. Den einzelligen Kletterhaaren der Loasazeen sitzen als Membranverdickungen wirksam ausgestattete, quirlig angeordnete Widerhaken auf. Auch die Stacheln unserer Rosen- und Brombeerarten dienen nicht allein als Waffen, sondern zudem als Kletterorgane und

Kletter-, Haft-, Flug-, Fühlhaare und Auswüchse.

zeigen demgemäß eine Abwärtskrümmung. Bei den „Hakenkletterern" der Tropen sind es im allgemeinen nicht Stacheln, sondern Dornen, welche die entsprechende Aufgabe in mannigfaltiger Ausbildung erfüllen. Die Mannigfaltigkeit der Formen, die sich in der Ausbildung von widerhakenförmigen und krallenartigen Haftorganen äußert, wächst noch, wenn Früchte und Samen mit in Betracht gezogen werden. So ausgerüstete Früchte und Samen haften an Tieren fest, mit denen sie zufällig in Berührung kommen, und das fördert naturgemäß ihre Verbreitung auf Entfernung. Aus eigner Erfahrung wissen wir, wie schwer es oft ist, von solchen Gebilden unsere Kleider zu befreien, wenn sie an diesen sich festsetzten. An Früchten können diese Haftorgane ansehnliche Größe erreichen und dann nicht rein epidermalen Ursprungs sein, sondern Emergenzen darstellen. Das gilt von den ankerförmigen Emergenzen, die den Früchten der Cynoglossen, „Hundszungen", aufsitzen und über einen halben Millimeter lang werden. — Von den Haaren, die an Samen sich finden, haben für den Menschen die größte Bedeutung die Baumwollenhaare (Fig. 43) erlangt. Sie entspringen den Oberhautzellen der Samenschale von Gossypiumarten, Pflanzen, die den Malvengewächsen angehören. Diese Haare sind einzellig, erreichen dessenungeachtet eine Länge bis 6 cm. An reifen Samen führen sie Luft, sind etwas abgeflacht und um ihre Achse gedreht. Ihre Wand ist ziemlich dick, sehr fest, dabei unverholzt und sehr biegsam, von einer zarten Kutikula umgeben. Die walnußgroße Fruchtkapsel springt bei der Reife klappig auf, und dann drängt sich die Wolle in Ballen aus ihr hervor. — Der Baumwollsamen ist von solchen Haaren allseitig umhüllt. An anderen Samen bilden solche Haare Schöpfe oder Fallschirme. Bei den Kompositen sind es die sich nicht öffnenden, nur je einen Samen bergenden „Schließfrüchte", die an ihrem Scheitel einen fallschirmartigen Apparat tragen, der es bewirkt, daß eine solche Frucht durch den Wind weithin verbreitet wird. Der Fallschirm der Kompositenfrüchte geht fast stets aus dem zum „Pappus" umgestalteten Blütenkelch hervor und baut sich aus vielzelligen Borsten auf, die mit wenigzelligen bis einzelligen Haaren besetzt sind. Wie ein solcher Flugapparat wirkt, weiß man von seinen Kindesjahren her sich zu erinnern, als man sich bemühte, die sämtlichen Früchte aus einem Fruchtstand des Löwenzahns, der auch Kuhblume heißt (*Taraxacum officinale Weber*), auf einmal fortzublasen.

Baumwollenhaare.

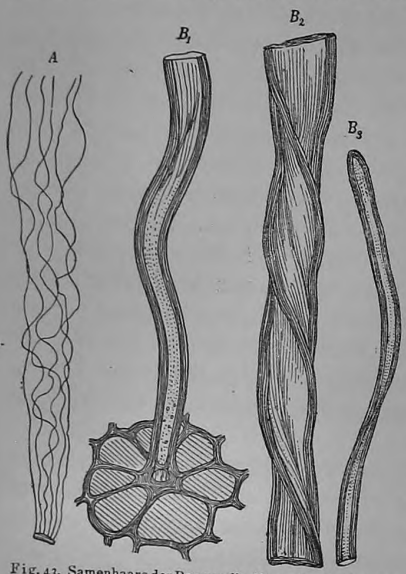



Fig. 43. Samenhaare der Baumwolle, Gossypium herbaceum. *A* ein Stück der Samenhaut mit Haaren, 3 mal vergrößert. $B_1$ Ansatzstelle und unterer Teil, $B_2$ mittlerer Teil, $B_3$ oberer Teil eines Haares, 300 mal vergrößert.

Fallschirme der Kompositenfrüchte.

Sezernierende Haare und Auswüchse.

Der große Formenreichtum an Trichomen und Emergenzen, der uns bereits aufgefallen ist, wächst noch weiter, wenn wir uns zu den sezernierenden Gebilden dieser Art wenden. In den verschiedensten Pflanzenfamilien treten uns wasserausscheidende Trichome als aktive Hydathoden, in Gestalt mehrzelliger Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare entgegen. Ihre Zellen pflegen mit Inhalt dicht angefüllt zu sein. Nach der Fußzelle hin, mit der sie in der Epidermis stecken, konvergieren tiefer gelegene Gewebezellen oft in auffälliger Weise. Die Kutikula ist an solchen Haaren sehr dünn, um dem Wasser den Durchgang nicht zu erschweren, in manchen Fällen sogar siebartig durchlöchert. — An Knospenschuppen und jugendlichen Blattanlagen wird von ähnlichen Trichomen Schleim ausgesondert, der ein Schutzmittel gegen Austrocknung darstellt. Entsprechende Schleime bilden an den Vegetationspunkten von Wasserpflanzen ein Abwehrmittel gegen Tiere. — An solchen Landpflanzen, deren jugendliche Teile von besonderen, fest anschließenden Blattscheiden umhüllt sind, erleichtert der Schleim das Herausgleiten der sich entfaltenden Anlagen aus diesen. Die Menge des erzeugten Schleimes ist unter diesen Umständen oft recht bedeutend, wie man sich davon im besondern an sprossenden Knöterich- (*Polygonum*) oder Rhabarber- (*Rheum*) Arten überzeugen kann. — In Winterknospen pflegt der ausgeschiedene Schleim besonders reich an Harzen und ätherischen Ölen zu sein. Unter diesen an den freien Oberflächen der Pflanzen von Haaren ausgeschiedenen Stoffen sind oft Endprodukte des Stoffwechsels vertreten, die ein wirksames Schutzmittel gegen Tierfraß darstellen. Wir haben schon bei Besprechung der ätherischen Öle der giftigen Ausscheidung Erwähnung getan, die von den Drüsenhaaren mancher Primeln geliefert wird. Diese Haare (Fig. 44) bestehen aus einem in der Epidermis steckenden, einzelligen Fußstück, das sich in eine Reihe an Länge abnehmender Stielzellen fortsetzt, die in einem einzelligen, runden Köpfchen endigen. Dieses scheidet unter seiner Kutikula den gelben, stark lichtbrechenden, öligen Stoff aus. Durch ihn wird die Kutikula zunächst stark gedehnt und schließlich gesprengt. Ganz ebenso sind die Drüsenhaare gebaut, denen die Pelargonien ihren charakteristischen Duft verdanken. In anderen Fällen sehen wir die Köpfchen an den Drüsenhaaren mehrzellig oder vielzellig werden und entsprechend auch die Zellenzahl in ihren Stielen zunehmen. Wo „Drüsenschuppen" vorliegen, hat sich das Köpfchen abgeflacht, dann auch nicht selten schüsselförmige Gestalt angenommen. Ein Beispiel für Drüsenschuppen, das besonders häufig genannt wird, bilden die Hopfendrüsen (Fig. 45), welche das Lupulin liefern, jenen harzigen Stoff, der dem Bier seinen bitteren Geschmack verleiht. Sie sitzen an den Deckblättern und Blütenhüllen der zapfenartigen,

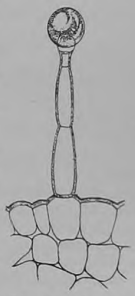


Fig. 44. Drüsenhaar vom Blattstiel der Primula sinensis, oben das Sekret. (Nach DE BARY.) Vergr. 142.

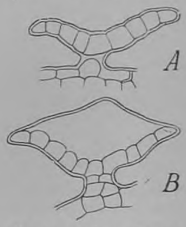



Fig. 45. Drüsenschuppen von den weiblichen Blütenständen des Hopfens (Humulus Lupulus) im senkrechten Durchschnitt. *A* Vor Beginn der Sekretbildung. *B* Die Kutikula durch das Sekret emporgehoben, das Sekret durch Alkohol entfernt. (Nach DE BARY.) Vergr. 142.

Primelhaare.

Hopfendrüsen.

weiblichen Kätzchen, weshalb der Hopfen, da er getrenntgeschlechtlich ist, nur in weiblichen Individuen angebaut wird. Jede einzelne Hopfendrüse gleicht einer kleinen, kurzgestielten Schüssel. Sie ist nur eine Zellschicht stark. Die Sekretion des Lupulins erfolgt an der konkaven Oberseite der Schüssel unter der Kutikula und treibt diese stark blasig auf. Dem bloßen Auge erscheinen diese Drüsen alsdann wie gelbliche, den sie tragenden Blattgebilden anhaftende Körner. Kunstvoller noch sind die kreisförmigen Drüsenschuppen gebaut, die einzeln in Grübchen der Blattunterseite bei den Alpenrosen (*Rhododendron ferrugineum L.*, *R. hirsutum L.*, *R. intermedium Tausch*) stehen (Fig. 46). Sie werden von je 60 bis 80 radial angeordneten Zellen gebildet und stellen eine

Drüsenschuppen der Alpenrosen.

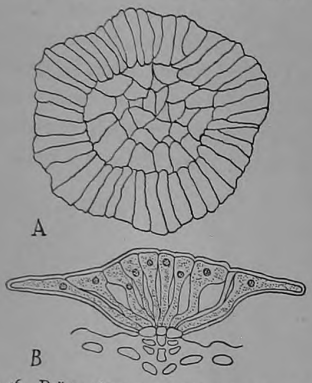



Fig. 46. Drüsenschuppen von Rhododendron ferrugineum L. *A* eine solche Schuppe von ihrer Außenseite. Vergr. 125. *B* im senkrechten Durchschnitt. Die Zellen der Schuppe sind mit protoplasmatischem Inhalt erfüllt. Die hell gelassenen Räume zwischen ihnen stellen die Interzellularen vor, die das Sekret führen. Vergr. 185.

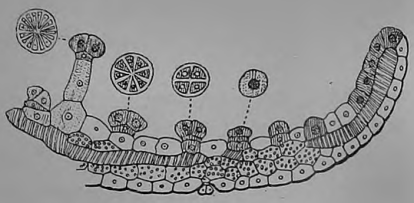


Fig. 47. Rand eines jungen, in Funktion getretenen Blattes von Pinguicula vulgaris L. im Querschnitt. Die drüsenartigen Randzellen sind dunkel gehalten. Weiter blatteinwärts folgen papillenartige Drüsenzellen, dann aus zwei Zellen bestehende Drüsengebilde. Diesen schließen sich Drüsen aus vier Köpfchenzellen an, dann ausgebildete Drüsen mit acht Köpfchenzellen und schließlich die gestielten Drüsen mit sechzehn Köpfchenzellen. Darüber die Köpfchen in Flächenansicht. Vergr. etwa 100. Nach C. A. FENNER.

außen plane, innen konvexe Linse dar, die ein kurzer Stiel trägt. Die Zellen dieser Drüse sondern zwischen sich in spaltenförmige Interzellularräume ein Gemenge von Harz und ätherischem Öl aus. An jungen Blättern erscheinen die Drüsen hellgelb, an älteren rostbraun. Ihr duftendes Sekret hatte den Alpenrosen einst den Namen Alpenbalsam verschafft. Bei Konrad Geßner heißen sie *Balsamum alpinum*. Der Balsam schützt sie vor Weidevieh; freilich nicht vor Ziegen, von denen es in C. Schroeters „Pflanzenleben der Alpen" heißt, daß sie auch den giftigen Germer (*Veratrum*) und den bitteren Enzian nicht verschonen.

Verdauungsdrüsen.

— Es gibt auch Verdauungsdrüsen. Sie kommen jenen Pflanzen zu, die als Insektivoren bekannt sind und sich einer gewissen Berühmtheit erfreuen, seitdem Charles Darwins Untersuchungen* die Aufmerksamkeit weiter Kreise auf sie lenkten. Zu den nicht eben zahlreichen Insektivoren unserer Flora gehört

Pinguicula.

das Fettkraut (*Pinguicula vulgaris L.*), das auf der Oberseite seiner eine grundständige Rosette bildenden, länglich-elliptischen, fleischigen Blätter zweierlei Drüsen trägt (Fig. 47). Die einen sind gestielt, die andern sitzend. Der Stiel der ersteren stellt eine Zellreihe dar, die mit einem Köpfchen abschließt, das aus sechzehn, radial angeordneten Zellen besteht. Diese Köpfchen scheiden ein

klebriges Sekret aus, an welchem kleine Insekten sich fangen. Den sitzenden Drüsen kommt ein nur achtzelliges Köpfchen zu, auf dem man für gewöhnlich kein Sekret antrifft. Den Rand der Blattoberseite nehmen Reihen von Oberhautzellen ein, die sich durch ebensolchen Zytoplasmareichtum und nicht minder große Kerne wie die Köpfchenzellen der Drüsen auszeichnen und auch Sekret liefern. Die sitzenden Drüsen sind es, denen die Aufgabe der Verdauung zufällt. Sie beginnen erst zu sezernieren, wenn sie durch Berührung mit einem Insektenkörper dazu gereizt werden. In ihrem Sekret befindet sich ein Verdauungsenzym. Die schwache Einwärtskrümmung, die ein Pinguikulablatt an sich schon zeigt, wird infolge von Reizung bedeutend gesteigert. Auf solche Weise kommen die gefangenen Insekten mit einer großen Zahl von Drüsen in Berührung, außerdem wird verhindert, daß der Regen sie abspült. Haben die gestielten Drüsen ein Insekt gefangen, so nimmt die Ausscheidung des Sekrets aus ihnen ganz bedeutend zu. In diesem Sekret ersticken sie. Durch das Einrollen des Blattrandes kommen ihre Körper nun auch mit den sitzenden Drüsen in Berührung, und damit beginnt der chemische Prozeß. Das Sekret der sitzenden Drüsen enthält nicht nur ein verdauendes Enzym, das seiner Wirkung nach mit dem Pepsin unseres Magensaftes übereinstimmt, sondern auch einen antiseptisch wirkenden Stoff; es reagiert zudem, so wie es der Verdauungsvorgang verlangt, sauer. Die Absorption der verdauten Stoffe wird durch alle Drüsen besorgt. Schließlich bleiben von den gefangenen Insekten nur die leeren Chitinpanzer zurück. Das Blatt entrollt sich nach getaner Arbeit, es kann dies aber nur zwei bis drei Mal wiederholen, so daß für dauernden Ersatz älterer Blätter durch jüngere an den Pflanzen gesorgt werden muß. Auf den Blättern, die am Fang beteiligt waren, bilden die unverdauten Chitinpanzer kleine schwarze Flecke. — Zierlicher als das Fettkraut ist, wie es sein Name schon andeutet, der rundblättrige Sonnentau (*Drosera rotundifolia L.*), ein Pflänzchen, dessen Anblick uns stets von neuem erfreut, wenn wir ihm auf unseren Mooren oder torfigen Wiesen begegnen. Bei sonnigem Wetter glänzen an ihm stark lichtbrechende, an Stielen über seine Blattflächen emporgehobene Tröpfchen (Fig. 48) wie Edelsteine. Auch sie sind bestimmt, dem Tierfang zu dienen, denn *Drosera* gehört wie *Pinguicula* zu unseren Insektivoren. Darauf wurde schon 1782 der Bremenser Arzt A. W. Roth aufmerksam. Er stellte fest, daß, wenn ein kleines Tier auf die Blattfläche dieses Pflänzchens gelangt, seine Bemühungen davonzulaufen durch das in Fäden ausgezogene, klebrige Drüsensekret vereitelt werden; daß ferner durch die Bewegung der Tiere die Haare gereizt werden und sich einkrümmen, und daß schließlich eine Einkrümmung der ganzen Blattfläche, bei ganz kleinem Fang auch nur eines Teiles erfolgt. Es heißt dann bei A. W. Roth weiter:

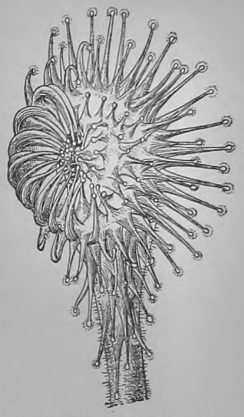


Fig. 48. Ein Blatt von Drosera rotundifolia, links mit teils eingekrümmten Tentakeln, rechts mit ausgebreiteten Tentakeln, von oben gesehen. Vergr. 4. (Nach Ch. Darwin)

Drosera.

„Es ist gewiß, daß wir nicht mit Gewißheit entscheiden können, was der weise Schöpfer für Absichten gehabt habe, daß er diesen Pflanzen einen bestimmten Bau und reizbare Eigenschaften gab; indessen glaube ich doch, daß man nicht mit Unrecht annehmen könnte, daß der Bau und die Eigenschaften dieser Pflanzen dahin abzielen, um dadurch ihre Nahrung zur Erhaltung und Fortpflanzung ihrer Arten zu erhalten. Wir können ja nicht entscheiden, ob diese Pflanzen nicht vielleicht vor andern es besonders nach ihrem Bau bedürfen, tierische Stoffe zu ihrer Nahrung und Erhaltung zu haben." Die „Verdauungsdrüsen" der *Drosera* sind nicht einfache Haare, vielmehr Emergenzen. Man bezeichnet sie vielfach als „Fühler" oder „Tentakeln". Sie stellen ansehnliche Gebilde dar, die den Eindruck von Borsten mit einem Flüssigkeitstropfen an der Spitze machen (Fig. 49). Sie erheben sich von der Oberseite der runden Spreiten, die langgestielt zu einer grundständigen Blattrosette vereinigt sind. Von der Mitte der Spreite nach ihrem Rande hin nimmt die Höhe der Verdauungsdrüsen zu. Auch schwellen sie alle an ihrem oberen Ende zu einem keulenförmigen Köpfchen an. Die Anschwellung wird vornehmlich durch Teilungsvorgänge in der Oberhaut, die dort drei Zellschichten aufweist, veranlaßt. Der Stil der Drüsen zeigt sich von einer Reihe wasserleitender, schraubenförmig verdickter Tracheiden durchzogen. Innerhalb des Köpfchens schwellen diese Tracheiden zu einer Tracheidengruppe an. Die beiden äußeren Zellschichten der das Köpfchen deckenden Epidermis führen intensiv roten Zellsaft, der dazu beiträgt, die Schönheit der Blätter noch weiter zu steigern. Von der äußersten Epidermisschicht des Köpfchens wird die schleimig-klebrige, sauer reagierende Flüssigkeit durch eine sehr durchlässige Kutikula nach außen sezerniert. Sie wächst zu einem ziemlich großen Tropfen an, der selbst bei der größten Sonnenhitze nicht verschwindet. Der Lichtglanz der Tropfen lockt kleine Insekten an, die an diesem Tropfen kleben bleiben. Durch seine Versuche, sich zu befreien, vermehrt jedes gefangene Insekt den auf die Drüsen ausgeübten Reiz, wodurch die Sekretion noch zunimmt. Der Reiz pflanzt sich vom Köpfchen zur Basis der Drüsen fort. Die Drüsenstiele krümmen sich (Fig. 48) und lagern das Tierchen der Spreite auf, die ihrerseits konkav wird. In dem Sekret erstickt das Tierchen und wird dann durch das eiweißlösende Enzym, das sich in dem Sekret einfindet, verdaut. Die Drüsen resorbieren die entstandenen Produkte. Wird auf die Verdauungsdrüsen ein Reiz nur mechanischer Art, etwa durch Glassplitter oder Sandkörner, ausgeübt, so löst er zwar auch vorübergehend erhöhte Schleimsekretion und Krümmungsvorgänge aus, vermag aber nicht die Ausscheidung des Enzyms zu veranlassen. Für letzteren Vorgang ist ein chemischer Reiz nötig, wie er von solchen Körpern ausgeht, die verdaut werden können. Da das Wurzelsystem bei unseren einheimischen Droseraarten sehr schwach entwickelt ist, und man sie in Mooren oft nur locker, mächtigen Torf-

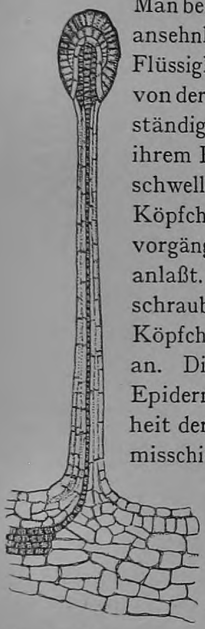


Fig. 49. Digestionsdrüsen von Drosera rotundifolia. Vergr. 60.

moospolstern aufsitzen sieht, so begreift man wohl, daß ein Zuwachs an stickstoffhaltiger Nahrung, den sie durch Tierfang sich verschaffen, ihnen von Nutzen sein kann. Unter andern Verhältnissen gelingt es aber, Insektivoren auch ohne tierische Nahrung zu gedeihlicher Entwicklung zu bringen. Da wundert man sich wohl, daß bei so begrenztem Vorteil derartig komplizierte Einrichtungen zustande kommen konnten. Man darf doch nicht annehmen, daß man es auch in der Pflanzenwelt mit Feinschmeckern zu tun habe, die keine Anstrengungen scheuten, um Leckerbissen zu erlangen. — Zu drüsenartigen Emergenzen, denen eine ganz eigenartige Aufgabe zugefallen ist, gehören auch die sogenannten „Beltschen Körperchen", die bestimmten, zentralamerikanischen Arten der Gattung *Acacia*, die zu den sogenannten Ameisenpflanzen zählen, eigen sind. *Acacia sphaerocephala Willd.*, ein kleiner Strauch mit großen, doppeltgefiederten Blättern und köpfchenförmigen Blütenständen, weist solche Körperchen an den Enden ihrer Blättchen als birnförmige, orange-gelbe Gebilde auf. Sie bestehen aus zartwandigen Zellen, die mit Eiweißstoffen und fettem Öl erfüllt sind, und werden, ähnlich wie die Verdauungsdrüsen von Drosera, von einem zarten Gefäßbündel durchzogen. Eine bissige Ameisenart weidet diese nahrhaften Gebilde ab, zudem stellt ihr die Pflanze auch noch besondere Wohnräume zur Verfügung. Als solche dienen ihnen die großen, hohlen Dornen, die am Grunde der Blätter stehen und metamorphosierte Nebenblätter darstellen. Die Ameisen bohren sich eine Eingangsöffnung in der Nähe der Spitze dieser Dornen, um deren Höhlungen zu beziehen. Sie zahlen aber der Pflanze die ihnen erwiesene Wohltat dadurch ab, daß sie schädliche Tiere von ihr fernhalten.

Beltsche Körperchen.

Es gibt des weiteren auch epidermale Bildungen an den Pflanzen, die nicht einer mit irgend welcher Ausscheidung verbundenen Aufgabe, vielmehr umgekehrt der Absorption dienen. Daß die Wurzelhaare eine solche Leistung in vollendeter Weise vollziehen, wissen wir bereits, und sie erschien uns an Wurzeln fast als selbstverständlich. Es überrascht uns vielleicht aber, ähnlichen Funktionen auch an Haaren zu begegnen, die sich auf oberirdischen Pflanzenteilen befinden. In Wirklichkeit stellen sie aber an der Oberhaut eine durchaus nicht isolierte Leistung dar. So nehmen die Moose alles Wasser, dessen sie bedürfen, nur mit ihrer der Luft ausgesetzten Oberfläche auf. Sie trocknen bei Wassermangel ganz aus und führen ein latentes Leben bis zu dem Augenblick, wenn ein neuer Regen sie belebt. Und dasselbe leisten, freilich nur in begrenzter Zahl, selbst noch manche Pflanzenarten, die zu der obersten Abteilung der farnähnlichen Gewächse, zu den Bärlappflanzen (*Lycopodineen*) gehören, so die mexikanische *Selaginella lepidophylla Spring.*, die deshalb Auferstehungspflanze heißt, und verschiedene terrestrische Arten von Brachsenkraut (*Isoëtes*), die das Mittelmeergebiet bewohnen. Doch auch sonst sind welkende Pflanzen, soweit ihre Epidermis nicht zu stark verdickt und kutinisiert ist, imstande, Wasser mit ihrer Oberfläche aufzunehmen, vorausgesetzt freilich, daß ihre Kutikula durch Wasser benetzbar ist. Eine geregelte Wasseraufnahme durch die oberirdischen Teile höher organisierter Gewächse verlangt aber besondere Einrichtungen. Spaltöffnungsapparate, die dem Gasaustausch dienen, werden hierzu niemals

Wasseraufnahme durch Oberhaut. Haare und Auswüchse.

Wasseraufnahme durch Wurzelhaare.

Wasseraufnahme mit der Oberhaut.

Wasseraufnahme durch Hydathoden und Fußzellen der Haare.

verwendet, hingegen wohl Hydathoden, die unter solchen Umständen, statt Wasser auszuscheiden, dieses aufnehmen. Außerdem sind die lebendigen Fußzellen der in ihren sonstigen Teilen abgestorbenen und als Lichtschirm fungierenden oder die Verdunstung herabsetzenden Haare oft befähigt, Wasser bei Bedarf aufzusaugen. Auf Wasseraufnahme eingerichtete Haare von sehr verschiedenem Bau kommen den Wüstenpflanzen zu, mit der Aufgabe, jeden Tautropfen sofort aufzusaugen und ihn in das Innere der Pflanze zu leiten. Die vollkommenste Einrichtung dieser Art weisen aber die „Saugschuppen" der epiphytisch auf anderen Pflanzen lebenden Vertreter der Ananasgewächse (*Bromeliaceen*) auf. Die Mehrzahl dieser Pflanzen besitzt rosettenartige Laubsprosse, deren steife Blätter unterwärts löffelartig erweitert sind und dort derartig zusammenschließen, daß eine wasserdichte Zisterne entsteht, in der sich Regenwasser sammelt. In den Urwäldern des tropischen Amerika fand A. F.W. Schimper oft ein ganzes Liter Flüssigkeit in solchen Behältern vor. Sie enthielten zudem allerhand Detritus mineralischen, vegetabilischen und tierischen Ursprungs, der, wie das üppige Aussehen der Pflanzen zeigte, eine kräftige Nahrungsquelle für sie darstellte. Die Aufnahme des Wassers und der darin gelösten Stoffe erfolgt durch die zuvor genannten, schildförmigen Schuppen, die namentlich an dem verbreiterten, gewöhnlich unter Wasser befindlichen Grunde der Blätter sitzen. Ist kein Wasser vorhanden, so führen die Schuppen Luft. Jeder Wassertropfen wird von ihnen aber sofort eingesogen und durch die Tätigkeit plasmareicher Basalzellen dem Blattinnern zugeführt. Diese plasmareichen Zellen bilden den Stiel des Schildes, der selbst aus abgestorbenen Zellen besteht. Die Zellwände seiner Randzellen laufen in einen membranösen, radialgerippten Saum aus. Eine Kutinisierung der Außenwände des Schildes unterbleibt, und selbst die Kutikula, von der sie bedeckt sind, ist äußerst zart oder ganz aufgelöst. Der Schild ändert bei der Benetzung seine Farbe von weißlich grau zu grün, indem sich seine Zellen mit Wasser füllen. Im trockenen Zustande schmiegt er sich der Blattfläche dicht an und deckt und schützt so die lebenden Zellen seines Stieles vor Verdunstung. Man begreift es, daß bei dieser Art der Ausstattung solche tropische Bromeliaceen ohne wasseraufnehmende Wurzeln auskommen können. Sie sind nur durch Haftwurzeln, d. h. der Befestigung dienende Wurzeln an ihre Unterlage fixiert. Das extremste Verhalten unter diesen eigenartigen Gewächsen zeigt *Tillandsia usneoides L.* Dieser merkwürdigste aller Epiphyten, wie ihn A. F. W. Schimper nennt, überzieht im tropischen und subtropischen Amerika die Bäume mit silbergrauen, über meterlangen, fadendünnen Sprossen, in ganz ähnlicher Weise, wie es bei uns die Bartflechte (*Usnea barbata Fr.*) tut. Nur in der Jugend ist diese Tillandsia durch schwache Wurzeln an der Baumrinde befestigt. Dann vertrocknen ihre Wurzeln, und sie hängt frei in die Luft von den Zweigen hinab, die sie umwunden hat. Die Saugschuppen, mit denen sie bedeckt ist, ermöglichen ihr eine solche Lebensweise. Sie wird besonders durch Vögel verbreitet, die sich ihrer gern zum Nestbau bedienen.

Saugschuppen.

Zu den mannigfaltigen Leistungen, die für Trichome und epidermale Emergenzen im Pflanzenreich schon bekannt waren, gesellt sich der Nachweis, den

besonders G. Haberlandt* neuerdings zu erbringen sucht, daß diese Gebilde in bestimmten Fällen auch Organe des Empfangs für mechanische Reize sind. Fühltüpfel waren uns bereits in der Oberhaut reizbarer Ranken entgegengetreten. Nunmehr handelt es sich um besondere, nach außen vorgestreckte Reizempfänger, deren Bau mannigfache Verschiedenheiten zeigt. Im einfachsten Falle sind es nur kleine, warzenförmige Vorstülpungen aus der Mitte der Ober- Fühlpapillen
hautzellen, ausgezeichnet dadurch, daß die Zellwand über ihnen sehr dünn ist. So findet man sie an den Staubfäden des in Gärten oft kultivierten großblütigen Portulaks (*Portulaca grandiflora Hook*), Staubfäden, die sich nach der gereizten Seite hin krümmen, wenn man sie berührt. — Bei den ebenfalls reizbaren Staubblättern des Sauerdorns (*Berberis vulgaris L.*) wölben sich die Oberhautzellen an ihren ganzen, freien Außenflächen kegelförmig als Papillen vor. Die Wand der Papillen ist ziemlich dick; dafür sind diese Papillen im Umkreis an ihrer Basis wie auf einem Scharnier befestigt. Es ist das eine verdünnte Stelle der Wand, die an die Scharniere der Spaltöffnungsapparate erinnert. Da Zytoplasma diese verdünnte Stelle der Wand ausfüllt, so wird es jeden auf die Papille ausgeübten Druck sehr stark empfinden. Nur die Oberseite der flach in der Blüte ausgebreiteten Staubblätter ist reizbar, und sie trägt auch allein die Papillen. Von der Wirkung der Berührung kann sich jeder im Frühjahr überzeugen, wenn eine Berberisart in seinem Garten oder sonstwo an einer Hecke blüht. Tupft er die Oberseite eines Staubblattes in halber Länge etwas an, so verkürzt dieses sich dort plötzlich und schlägt nach innen, so daß seine Staubbeutel neben die Narbe des Fruchtknotens zu liegen kommen. Der Blütenstaub wird dann aber nicht auf die Narbe des Fruchtknotens befördert. Wohl aber gelangt er auf den Kopf oder den Rüssel eines die Blüte besuchenden Insektes, das nach Nektar spähend die Bewegung eines Staubblattes auslöste. Fliegt das Insekt nun zu einer andern Blüte der Berberitze, so berührt es dort mit derselben Stelle seines Körpers, welche zuvor den Blütenstaub aufnahm, die Narbe und vermittelt so die Fremdbestäubung. — Den ebenfalls reizbaren Staubblättern der Cynareen, etwa der Wiesenflockenblume (*Centaurea jacea L.*) oder der Kornblume (*Centaurea cyanus L.*), entspringen im mittleren Drittel ihrer Höhe ansehnliche Haare, die aus zwei der Länge nach verbundenen Zellen bestehen. Jedes Haar entstammt zwei in der Längsrichtung aufeinanderfolgenden Oberhautzellen des Staubblattes, und die Längswand des Haares bildet auch die Trennungswand der es tragenden Zellen. Die Protoplasten der Tragzellen setzen sich somit direkt in die Haarzellen fort. Berührt man letztere, so pflanzt sich der Reiz direkt auf die Unterlage fort, was eine Krümmungsbewegung des Staubblattes veranlaßt. Auch diese Bewegung steht im Dienste der Bestäubung und wird durch Insekten bewirkt, die ihren Rüssel in die Blüten versenken, um Nektar zu saugen. — Als vielzellige Gebilde, an deren Aufbau nicht die Epidermis allein, sondern auch das tieferliegende Gewebe beteiligt ist, somit als Emergenzen, treten uns die Fühlborsten entgegen, die auf den muschelförmigen Blättern der Venus-Fliegenfalle (*Dionaea muscipula L.*) schon dem bloßen Auge durch ihre Fühlborsten.
Größe Eindruck machen. Werden diese Borsten berührt, so klappt das Blatt

in seiner Mittellinie plötzlich zusammen. Diese Bewegung dient dem Insektenfang; denn in *Dionaea muscipula* lernen wir ein weiteres Beispiel einer fleischfressenden Pflanze kennen, die mit besonderen Einrichtungen zur Erlangung ihrer Beute ausgestattet ist. Das hat uns diesen Bewohner moosiger Gründe Nord- und Südkarolinas interessant gemacht und veranlaßt, daß er zu einer verbreiteten Erscheinung in unseren Gewächshäusern wurde. Die Gattung Dionaea zählt wie Drosera zu den Sonnentaugewächsen, wie denn Vertreter dieser Familie sich auch sonst noch verschiedentlich auf Tierfang eingerichtet haben. Das Zusammenklappen der wie die beiden Schalen einer Muschel gestalteten Spreitenhälften eines Dionaeablattes, das man berührt hat, stellt eine zu auffällige Erscheinung dar, als daß es lange unbemerkt hätte bleiben können. So kommt es, daß die älteste Angabe über Insektivoren auf dieses Pflänzchen sich bezieht. Sie findet sich in einem Briefe, den John Ellis am 23. September 1769 aus London an Linné schrieb. Er fügte eine Abbildung nebst einigen getrockneten Blättern und Blumen bei und bemerkte dazu: „Die Pflanze... gibt zu erkennen, daß die Natur vielleicht einiges Absehen auf ihre Ernährung bei der Bildung ihrer Blätter gehabt haben möge. Der obere Teil derselben stellt ein Werkzeug zum Fange einer Art Nahrungsmittel vor, auf deren Mitte die Lockspeise für das unglückliche, zum Raube ausersehene Insekt lieget. Viele kleine, rote Drüsen, die die oberen Flächen des Blattes bedecken und einen vielleicht süßen Saft ausschwitzen, locken das Tierchen, an demselben zu kosten; in dem Augenblicke, da dessen Füße diese zarten Teile berühren, werden die zween Lappen des Blattes durch den Reiz in Bewegung gesetzt, schlagen einwärts zusammen, fassen das Tierchen, legen die Stacheln am Rande ineinander und drücken das Tierchen tot." — Auf der Oberseite jeder der beiden Spreitenhälften des Dionaeablattes (Fig. 50) stehen drei der zuvor genannten Fühlborsten. Sie stellen die reizbarsten Organe des Blattes dar, und ihre Berührung ist es für gewöhnlich, die das Zusammenklappen der beiden Spreitenhälften bewirkt, wobei die spitzen Zähne, welche diese Spreitenhälften an ihren Rändern tragen, zwischeneinander greifen. Die Pflanze ist auf den Fang größerer Tiere eingerichtet. In unseren Gewächshäusern fallen ihr meist Spinnen und Kellerasseln zum Opfer. Diese werden von den zusammenschließenden Spreithälften sofort festgehalten, während es kleineren Tieren öfters gelingt, dann noch zu entweichen. Der Bau der Fühlborsten ist ein solcher, daß sich vier Abschnitte an ihnen unterscheiden lassen. Der obere Abschnitt hat spitzkegelförmige Gestalt, er wird von langgestreckten, mäßig verdickten Zellen gebildet. Auf ihn folgt abwärts eine Gewebeschicht aus quertafelförmigen Zellen mit mehr oder weniger verkorkten Wänden. An diese Gewebeschicht schließt das eigentlich reizbare Gelenk an, dessen Zellen sich

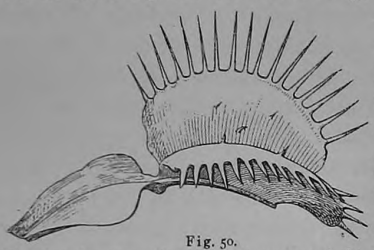


Fig. 50.
Ein Blatt der Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula). Auf der inneren Blattfläche die empfindlichen Borsten, deren Berührung ein plötzliches Zusammenklappen der beiden Blatthälften bewirkt. Der schraffierte Teil der Innenfläche dicht mit Verdauungsdrüsen besetzt. (Nach DARWIN.) 4fach. Vergr.

durch reicheren zytoplasmatischen Inhalt und zentrale Kerne auszeichnen. Der unterste Abschnitt der Fühlborste wird durch ein Postament aus isodiametrischen, inhaltsärmeren Zellen gebildet. Der obere Abschnitt der Fühlborste wirkt als Hebelarm, er stellt den „Stimulator" dar, der die Wirkung der Berührung auf das reizbare Gelenk der Fühlborste entsprechend verstärkt überträgt. Durch jede Berührung der Fühlborsten wird die Verschlußbewegung der Spreite ausgelöst. Der Verschluß hält aber nur an, wenn ein verdaulicher Körper zwischen den Spreitenhälften sich befindet. Einem solchen schmiegt sich die Spreite genau an und vollzieht seine Verdauung mit Hilfe eines Sekrets, das von Drüsen ausgeschieden wird, welche die Oberhaut trägt. Diese Drüsen bilden für das bloße Auge rote Punkte auf der Blattfläche; in ihrem Bau nähern sie sich den sitzenden Drüsen, die wir beim Fettkraut kennen lernten. Die Chemie des Verdauungsvorgangs ist die nämliche wie bei andern Insektivoren. Nach dem Fang eines größeren Tieres kann die Ausscheidung so stark werden, daß das Sekret in Tropfen aus der Spreite herausfließt. Ein Blatt, das den Fang vollführte, bleibt wochenlang geschlossen. Öffnet es sich endlich, so ist es zunächst nicht reizbar. Es muß sich erst von der geleisteten Arbeit erholen, vermag sie übrigens im besten Falle nur noch ein- oder zweimal auszuführen.

Mannigfaltigkeit der epidermalen Leistungen.

Wir sahen uns im Vorausgehenden veranlaßt, auf den mannigfaltigen Bau und die vielseitigen Funktionen pflanzlicher Oberhautgebilde näher einzugehen. Das sollte uns zeigen, zu wie hohen physiologischen Leistungen auch das pflanzliche Protoplasma emporzusteigen vermochte. Wären die lebenden, pflanzlichen Protoplasten nicht durch leblose Wände voneinander getrennt und ihr Zusammenwirken sowie auch die Fortleitung von Reizen auf Entfernung dadurch erschwert, so hätte die Pflanze in ihren Gesamtfunktionen nicht hinter dem Tierreich zurückzubleiben gebraucht.

Gefäßbündel.

Eine aus dem südlichen Sibirien stammende Pflanze, die sich bei uns eingebürgert hat und nicht selten auf Gartenland zum lästigen Unkraut wird, das kleinblättrige Springkraut (*Impatiens parviflora DC.*), ist so durchscheinend in allen ihren Teilen, daß ich sie gern als Demonstrationsobjekt für Gefäßbündelverlauf und Gefäßbündelverteilung benutze. Schon wenige Wochen nach der Keimung ist dieses schlanke Gewächs annähernd ausgewachsen, und nach einigen weiteren Wochen beginnt es zu blühen und zu fruchten, und dann werden uns auch seine Früchte lehrreich, da sie bei der Berührung aufspringen und ihre Samen fortschleudern. Für unsere Gefäßbündelvorführung reißen wir noch junge Pflanzen aus dem Boden, durchschneiden sie quer, dicht über ihrer Pfahlwurzel, und setzen sie in Wasser ein, das wir durch Zusatz von Eosin rot färbten. Die Gefäßbündel, welche zuvor schon als longitudinal verlaufende Streifen innerhalb des Stengelgewebes zu erkennen waren, treten alsbald als rote Fäden noch deutlicher vor. Ihre Färbung steigt rasch zu den oberen Teilen des Stengels empor, zugleich geht sie seitlich auf die Blätter über, so daß nach einiger Zeit auch deren gesamtes Gefäßbündelnetz rot erscheint. So haben wir ein Bild vor Augen, das uns über den Zusammenhang der Gefäßbündel im

Farbstoffaufstieg.

Pflanzenkörper belehrt und weiter beweist, daß die Wasserleitung zu den Aufgaben dieser Gefäßbündel gehört. Unter natürlichen Verhältnissen würde das durch die Wurzel aus dem Boden aufgenommene Wasser durch deren Gefäßbündel den Gefäßbündeln des Stengels und von diesen den Gefäßbündeln der Blätter übermittelt werden, um aus letzteren in die umgebenden Blattzellen zu gelangen, und schließlich in Dampfform durch die Spaltöffnungen in die Atmosphäre zu entweichen. Nur das Wasser als solches würde dort aber verdunsten, die Salze des Bodens, die es in Lösung führte, hingegen in den Blättern verbleiben, um in ihnen verarbeitet zu werden.

Geschlossenes, kollaterales Gefäßbündel.

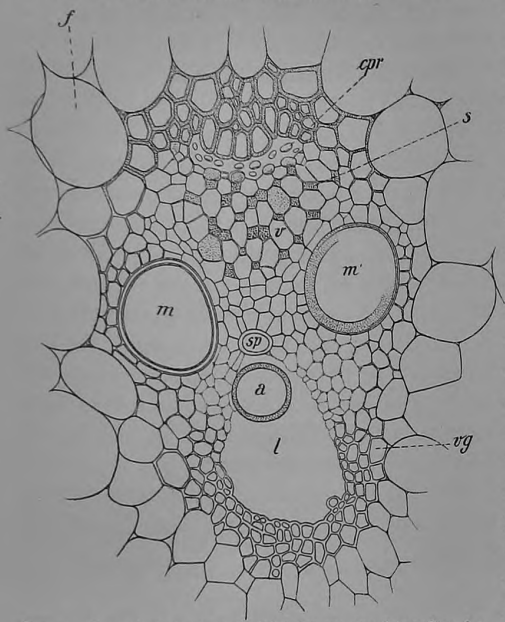



Fig. 51. Querschnitt durch ein Gefäßbündel aus dem Internodium des Stengels von Zea mays. *a* Ring einer Ringtracheïde, *sp* Schraubentracheïde, *m* und *m'* behöft getüpfelte Gefäße, *v* Siebröhre, *s* Geleitzelle, *cpr* zerdrückte Kribralprimanen, *l* Interzellulargang, *vg* Scheide. Vergr. 580.

Die Leitung des Wassers ist nicht die einzige Aufgabe, welcher die Gefäßbündel in der Pflanze obliegen. Das erfährt man bald beim Studium ihres Baues. Dieser ist ziemlich kompliziert, so daß es gilt, sich nach geeigneten Objekten für die erste Orientierung umzusehen. Man wählt als günstiges Beispiel meist den Stengel einer Maispflanze (*Zea mays L.*) aus und untersucht ihn, bei entsprechend starker Vergrößerung an Querschnitten. Da erscheinen die querdurchschnittenen Gefäßbündel (Fig. 51) als elliptische Gewebeverbände von besonderem Bau in das weit größerzellige Grundgewebe eingebettet. Es handelt sich beim Mais um eine monokotyle Pflanze, und diese Gewächse sind fast allgemein durch eine „zerstreute" Gefäßbündelverteilung ausgezeichnet. Daher trifft man die Querschnitte der Gefäßbündel überall im Bilde an. In jedem Gefäßbündelquerschnitt ist die dem Stengelinnern zugewandte Hälfte in ihrem Bau von der nach außen gekehrten deutlich verschieden. Die innere Hälfte ist es, welche der Wasserleitung dient, doch nicht mit allen ihren Formelementen, vielmehr nur jenen, welche für diese Aufgabe eingerichtet sind, mit den uns schon bekannten Tracheïden und Tracheen. Am meisten fallen die zwei großen Tracheen, d. h. die Gefäße (*m* und *m'*) auf, die wie zwei weite, runde Öffnungen die Seiten des Gefäßbündels einnehmen. Engere Gefäße und Tracheïden (*sp*) sind nach dem Innenrande zu in der Mediane des Gefäßbündels zu unterscheiden, meist auch eine Lücke (*l*), die den Querschnitt eines Kanals darstellt,

der durch Zerstörung von Gewebe entstanden ist. In diesen Kanal ragen Schraubenbänder und Ringe (*a*) als Reste zerrissener Gefäßtracheïden hinein. Das waren die ersten, engen Wasserbahnen, die das junge, noch in Streckung befindliche Gefäßbündel fertigstellte, und welche die wachsenden Pflanzenteile versorgten, um späterhin neuen, weiteren Bahnen diese Aufgabe zu überlassen. Die im Dienst der Wasserleitung stehende, dem Stengelinnern zugekehrte Hälfte eines solchen Gefäßbündels wird als sein „Gefäßteil" oder „Vasalteil" unterschieden. Außer den toten, nur noch Wasser führenden Leitungsbahnen, enthält der Gefäßteil stets noch lebende Zellen, in denen oft Reservestoffe, im besondern Stärke anzutreffen sind, und die man als Vasalparenchym bezeichnet, zudem noch häufig prosenchymatisch gestreckte Zellen, mit dickeren Wänden, die zur Festigung des Vasalteils beitragen. — Weiter nach außen in jedem Gefäßbündel, in jener Hälfte, die es der Stengeloberfläche zukehrt, tritt eine hellere Gewebepartie deutlich umschrieben hervor, in der weitere Zellräume mit engeren regelmäßig abwechseln. Die weiteren Zellräume (*v*) entsprechen „Siebröhren", und nicht selten wird der Querschnitt eine terminale „Siebplatte" gestreift haben, die dann ihre feine Punktierung erkennen läßt. Die engeren Zellen zwischen den Siebröhren sind ihre „Geleitzellen" (*s*). Sie stellen Schwesterzellen der Siebröhrenglieder dar, die durch Längsteilung gemeinsamer Mutterzellen zugleich mit ihnen erzeugt wurden. Solche Geleitzellen sind nur den angiospermen Pflanzen, also den Monokotylen und Dikotylen eigen. Sie fehlen den Gymnospermen und den farnähnlichen Gewächsen. In einem solchen Querschnitt, wie wir ihn vor Augen haben, fallen die Geleitzellen durch die Menge ihres Inhalts auf. Sie sind mit Zytoplasma angefüllt, zudem führen sie große Kerne, letztere im Gegensatz zu den Siebröhren, die, wie wir früher schon erfahren haben, ihre Kerne rasch einbüßen. Wir stellten damals bereits fest, daß die Siebröhren vornehmlich Eiweiß leiten. Das dürfte die Hauptaufgabe des Gefäßbündelabschnitts sein, der uns hier beschäftigt. Der Siebröhren entbehrt er nie, daher er auch als „Siebteil" oder „Kribralteil" bezeichnet wird. Auf Siebröhren und Geleitzellen braucht er aber nicht beschränkt zu sein; in solcher Einschränkung zeigt er sich nur bei den meisten Monokotyledonen sowie bei Vertretern der Reihe der *Ranales*, zu denen die Seerosen (*Nymphaeaceen*) und Hahnenfußgewächse (*Ranunculaceen*) gehören unter den Dikotyledonen; in sonstigen Fällen sind auch parenchymatische Zellen, also „Siebteil-" oder „Kribralparenchym" in ihm vertreten und in bestimmten Fällen auch mechanische Formelemente. Solche Gefäßbündel, wie sie der von uns untersuchte Mais und andere Monokotylen führen, heißen „kollaterale", weil Gefäßteil und Siebteil sich nur einseitig berühren. Mit solchen Gefäßbündeln sind auch die Dikotylen und der größte Teil der Gymnospermen ausgestattet. Bei alledem besteht ein sehr wichtiger Unterschied in dem Verhalten der Gefäßbündel dieser letzteren und jener der Monokotylen, ein Unterschied, den wir bereits einmal berührt haben. Wir stellten damals fest, daß jene meristematischen Gefäßbündelanlagen in der Nähe der Vegetationspunkte, die man als „Prokambiumstränge" bezeichnet, entweder vollständig in der Bildung des Gefäßbündels aufgebraucht werden oder einen meristematischen Gewebe-

Offene, kollaterale Gefäßbündel.

streifen behalten und damit auch die Möglichkeit weiterer Fortentwicklung. Die Gefäßbündel der Monokotylen, so wie wir sie beim Mais kennen gelernt haben, sind ohne solche Bildungsgewebe und heißen daher „geschlossen". In den Gefäßbündeln der Dikotylen und Gymnospermen ist hingegen zwischen dem Gefäßteil und dem Siebteil eine solche Gewebeschicht vorhanden (Fig. 52*c*), diese Gefäßbündel heißen daher „offen". Bei der Untersuchung von Stengelquerschnitten durch krautartige Dikotylen (Fig. 52) oder durch jüngste Sprosse von Nadelhölzern, die den Gymnospermen angehören, würden wir in jedem Gefäßbündel seine beiden Hälften als Gefäßteil und Siebteil wiedererkennen, so verschieden uns auch ihre Zusammensetzung nach den ihnen zukommenden Geweben im einzelnen erscheinen könnte. Den Gefäßteil fänden wir stets nach innen, den Siebteil nach außen orientiert. Im Gegensatz zu den Monokotylen hätten wir aber nicht über das Gesamtbild zerstreute, sondern zu einem Kreise angeordnete Gefäßbündel vor Augen.

Konzentrische Gefäßbündel.

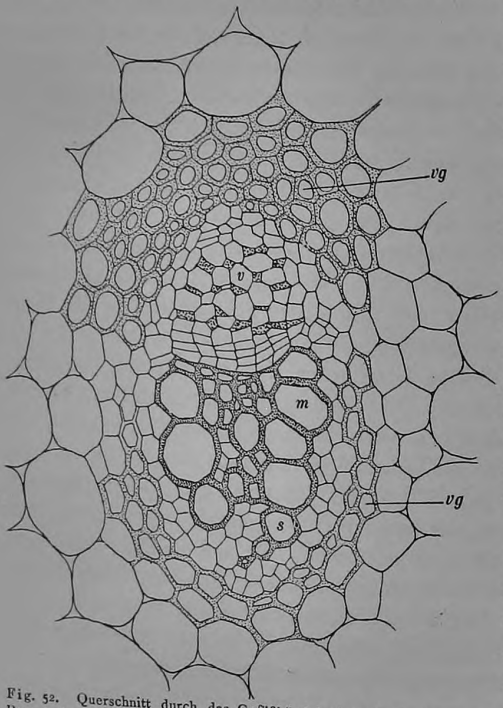



Fig. 52. Querschnitt durch das Gefäßbündel eines Ausläufers von Ranunculus repens. *s* Schraubentracheïden, *m* behöft getüpfelte Gefäße, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *vg* Scheide. Vergr. 180.

Wesentlich anders wie die Querschnitte kollateraler Gefäßbündel sehen jene aus, die uns die meisten Farnkräuter zeigen würden. Da hätten wir es mit „konzentrisch" gebauten Gefäßbündeln zu tun. Der Gefäßteil, der sich durch die weiten Lumina seiner gefäßartigen Tracheïden auszeichnet, ist vom Siebteil umgeben, in welchem die Siebröhren mit ihren weißen, stärker das Licht brechenden Wänden deutlich hervortreten.

Getrennte Gefäß- und Siebstränge.

Die Vereinigung des Gefäß- und Siebteils zu Gefäßbündelsträngen ist eine ganz allgemeine Einrichtung, die sich ersichtlich bewährt hat. Tatsächlich handelt es sich aber um verschiedene Leitungsbahnen, die aneinander gefügt sind, wie das der Umstand lehrt, daß sie auch getrennt verlaufen können. In Stengeln, die nach Orten führen, deren Eiweißbedarf besonders groß ist, vor allem zu Blüten- und Fruchtständen, trifft man vielfach außer den kollateralen Gefäßbündeln auch Stränge an, die nur aus Siebröhren und Geleitzellen bestehen. In allen Wurzeln sind Gefäß- und Siebteile voneinander getrennt und laufen als selbständige Stränge nebeneinander fort.

In den Blättern kehren die Gefäßbündel ihren Gefäßteil der Oberseite, ihren Siebteil der Unterseite zu. In dem Maße, als sie sich in der Blattspreite verzweigen, werden sie dünner, und es vereinfacht sich ihr Bau. Die Zahl der Formelemente nimmt im Gefäßteil und im Siebteil ab, und zugleich sinkt ihr Durchmesser. Schließlich setzen nur noch kurze, schraubenförmig verdickte Tracheïden das Gefäßbündel fort, welches daraufhin blind endigt (Fig. 53). Durch die reiche Gefäßbündelverzweigung ist für eine möglichst gleichmäßige Verteilung des zugeführten Nährwassers in der Blattspreite gesorgt. Wo die Gefäßbündel der Blätter unverzweigt bleiben, wie das in den Nadeln der Koniferen der Fall ist, begleiten eigenartige Säume aus Tracheïden flügelartig den Gefäßteil und fördern die Wasserabgabe an das angrenzende Gewebe. Wie eine reiche Ausgestaltung des Gefäßbündelnetzes im Laubblatt die Wasserverteilung in ihm fördert, so begünstigt sie auch die Aufnahme der Assimilationsprodukte, die in ihm erzeugt wurden, und die es abwärts leiten soll. Der Siebteil der letzten Gefäßbündelauszweigungen in den Laubblättern der Angiospermen läuft in protoplasmareiche Zellen aus, die sog. „Übergangszellen", welche an Stelle der Siebröhren und Geleitzellen treten und, wie man annimmt, die Eiweißstoffe sammeln, die den Siebröhren zur Weiterbeförderung übermittelt werden sollen. Die mangelnde Verzweigung der Gefäßbündel in ihren Nadeln korrigieren die Koniferen hier wieder in der Weise, daß sie den Rand des Siebteils mit einem Saum solcher Übergangszellen versehen.

Blatt-Gefäßbündel.

Gefäßbündelendigung.

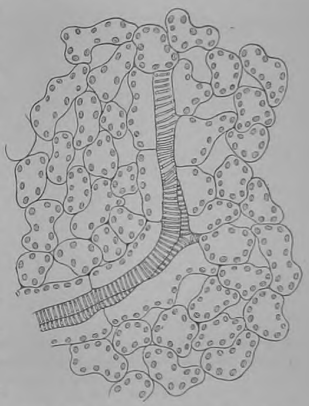


Fig. 53. Gefäßbündelendigung im Blatt von Impatiens parviflora. Vergr. 200.

Jenes Gewebe, das von der Oberhaut umschlossen und von den Gefäßbündeln durchsetzt ist, faßt man als „Grundgewebe" zusammen. Es ist klar, daß es sich bei dieser Bezeichnung um einen negativen Begriff handelt, gewissermaßen um das, was nach Abzug des Hautgewebesystems und Gefäßbündelsystems noch übrig bleibt. In die Zusammensetzung dieses Grundgewebesystems gehen bei hoch organisierten Pflanzen die mannigfaltigsten Gewebe- und Zellarten ein, in einem Verhältnis, das meist deutliche Beziehungen zu den Leistungen zeigt, welchen sie in diesen Pflanzen obliegen. Die Hauptaufgabe der peripherisch gelegenen Grundgewebe oberirdischer Pflanzenteile wird vor allem die Kohlenstoffassimilation und in den meisten Fällen auch die Festigung sein. Demgemäß sieht man chlorophyllhaltige Parenchyme, Kollenchyme und Prosenchyme um die äußere Lage miteinander wetteifern. Inneres Grundgewebe, das nicht mehr stark genug belichtet ist, um zu assimilieren, weist vornehmlich chlorophyllfreie Parenchyme auf, die auf Speicherung und Weiterbeförderung von Reservestoffen eingerichtet sind. An allen Orten im Grundgewebe wird man zudem mit den mannigfaltigsten Nebenprodukten des Stoffwechsels angefüllte Einzelzellen, Zellgruppen oder Zwischenzellräume antreffen. In den

Grundgewebe.

unterirdischen Teilen von Landpflanzen und den untergetaucht lebenden Wasserpflanzen, die weniger auf Biegungsfestigkeit denn auf Zug beansprucht werden, wird man eine Verschiebung der mechanischen Gewebe gegen das Innere des Körpers konstatieren können.

Verteilung der primären Gewebe.

Die Verteilung der „primären Gewebe" im Körper der höher organisierten Pflanzen bietet noch zu anderen Feststellungen Gelegenheit. Ein Querschnitt, den wir uns durch den Stengel einer dikotylen Pflanze herstellen (Fig. 54), zeigt uns zu äußerst die Oberhaut (*e*), unter ihr das Gewebe der „primären Rinde" (*pr*) und innerhalb dieser mehr oder weniger deutlich von ihr abgesetzt den sog. „Zentralzylinder" (*c*). In diesem bilden die Gefäßbündel (*cv*) einen Kreis (Fig. 61). Das nach innen von diesem Kreis gelegene mittlere Gewebe des Zentralzylinders heißt das „Mark" (Fig. 54*m*), das diesen Kreis umgebende Gewebe, soweit als es noch zum Zentralzylinder gehört, der „Perizykel" (*pc*). Die zwischen den Gefäßbündeln verlaufenden Gewebestreifen, welche das Mark mit dem Perizykel und der primären Rinde verbinden, werden als „primäre Markstrahlen" (*ms*), bezeichnet.

Stengel.

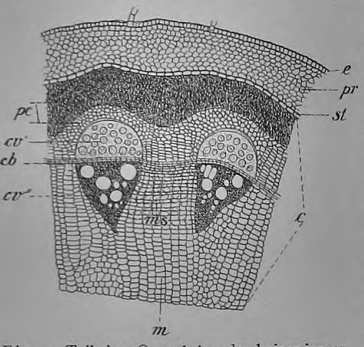



Fig. 54. Teil eines Querschnittes durch einen jungen Stamm von Aristolochia Sipho. *e* Epidermis, *pr* primäre Rinde, *st* Stärkescheide, *c* Zentralzylinder, *pc* Perizykel, in diesem Falle mit einem Ring von Sklerenchymfasern, *cv* Gefäßbündel, und zwar *cv''* Vasalteil, *cv'* Kribralteil, *cb* Kambiumring, *m* Mark, *ms* primärer Markstrahl. Vergr. 48.

Dieselbe Gewebeverteilung finden wir in den jungen Sprossen eines Nadelholzes wieder, vorausgesetzt daß das sekundäre Wachstum sie nicht bereits unkenntlich gemacht hat.

Auch der Querschnitt eines monokotylen Stengels läßt unter der Oberhaut eine primäre Rinde erkennen, die den Zentralzylinder umgibt. In letzterem sehen wir hingegen, so wie der Mais es zeigte, sehr zahlreiche Gefäßbündel allerorts zerstreut (Fig. 55). Ein Mark läßt sich da nicht abgrenzen, das Gewebe, das die Gefäßbündel trennt, schwerlich mit Markstrahlen vergleichen. Der Außenrand des Zentralzylinders kann, da eine Grenze fehlt, nur theoretisch als Perizykel (*pc*) gelten.

Gefäßbündelverlauf.

Die auffällige Verschiedenheit in der Anordnung der Gefäßbündel, wie sie typische Dikotylen und Gymnospermen einerseits, typische Monokotylen andererseits in ihren Stengeln zeigen, wird durch die Art des Verlaufs dieser Gefäßbündel und ihre Zahl bedingt. Verfolgt man die Gefäßbündel in der Richtung vom Blatte zum Stengel, so sieht man, daß sie bei Gymnospermen und Dikotylen zu einem einzigen Gefäßbündel oder doch nur verhältnismäßig wenigen Gefäßbündeln vereinigt aus dem Blatt in den Stengel treten. Sie durcheilen dessen primäre Rinde, gelangen in seinen Zentralzylinder und ordnen sich in den Kreis ein, den die schon vorhandenen, tieferstehenden Blättern entstammenden Gefäßbündel dort bilden. Zwischen diesen laufen sie abwärts, um sich früher oder später mit bestimmten unter ihnen zu vereinigen. Die Art, wie dies geschieht, sowie der Weg, den jedes einzelne Gefäßbündel zurücklegt, und

die seitlichen Krümmungen, die es ausführt, um neu eintretenden Gefäßbündeln Platz zu machen, sind erblich festgelegt.

Die zerstreute Gefäßbündelverteilung, wie wir sie beim Mais fanden, kommt dadurch zustande, daß sehr zahlreiche Gefäßbündel aus jedem Blatte in den Stengel eintreten und verschieden tief in dessen Zentralzylinder vordringen. Der Medianstrang jedes Blattes gelangt fast bis zur Mitte des Stengels, die Seitenstränge weniger tief. Verfolgt man einen Strang in seinem weiteren Verlauf, so sieht man ihn sich im Bogen abwärts biegen, allmählich der Oberfläche des Zentralzylinders nähern und dort schließlich mit einem andern Strang verschmelzen.

Blattspur.

Der im Stengel befindliche Teil solcher je einem Blatte und dem Stengel gemeinsam zukommenden Gefäßbündel wird als „Blattspur" bezeichnet.

Blatt- und stammeigene Gefäßbündel.

Die konzentrisch gebauten Gefäßbündel, wie wir sie bei den Farnkräutern kennen gelernt haben, sind vielfach in deren Stämmen zu einem hohlzylindrischen Gerüstwerk vereinigt, dessen regelmäßig angeordnete Maschen den Insertionsstellen der Blätter entsprechen. Diese Gefäßbündel sind „stammeigen", sie gehen nicht in die Blätter über. Die aus den Blättern in den Stengel eintretenden „blatteigenen" Gefäßbündel setzen vielmehr an diese stammeigenen längs der Maschenränder an.

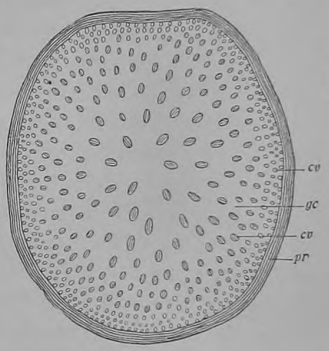



Fig. 55. Querschnitt durch ein Stengelglied von Zea mais. *pr* Primäre Rinde, *cv* Gefäßbündel, *gc* Grundgewebe des Zentralzylinders. Vergr. 2.

Phylogenie des Gefäßbündelsystems.

Dem hohlzylindrischen Gerüstwerk, zu welchem wir bei den jetzigen Farnkräutern die Gefäßbündel meist vereinigt sehen, ging phylogenetisch ein axiler Gefäßbündelstrang voraus, der einen mittleren Gefäßteil besaß, den der Siebteil umhüllte. So finden wir ihn öfters bei versteinerten Farnen aus früheren Erdperioden vor. Doch haben ihn auch noch Vertreter mancher rezenter Farnfamilien aufzuweisen, so wie nicht selten Keimpflanzen solcher Farne, die im ausgewachsenen Zustande kompliziertere Gefäßbündelverhältnisse aufweisen. Die fortschreitende Phylogenie schuf bei den Farnen zunächst aus dem axilen Gefäßbündelstrang mit zentralem Gefäßteil einen solchen mit parenchymatischem Gewebe im Innern und spaltete hierauf den so entstandenen Ring in eine Mehrzahl von Gefäßbündeln, und zwar meist erst nachdem er auch an seiner Innenseite eine Siebteilbekleidung erhalten hatte. Solche Farnarten, die ihre Ontogenie mit einem axilen Gefäßbündelstrang im Stengel beginnen, später aber eine große Zahl von Gefäßbündeln dort aufweisen, zerklüften während ihrer Erstarkung den axilen Strang in ähnlicher Weise, wie es in ihrer Phylogenie geschah.

Von Landpflanzen abstammende Wasserpflanzen.

Während bei den an das Landleben sich anpassenden Gewächsen der Wasserleitungsapparat eine steigende Gliederung und zunehmende innere Sonderung erfuhr, stellte sich stets wieder der umgekehrte Vorgang ein, wenn Landpflanzen

in das Wasser zurückwanderten. Dort war die gesteigerte Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen nicht mehr nötig, und die verminderte Beanspruchung hatte deren entsprechende Rückbildung zur Folge. Die voneinander getrennt gewesenen Gefäßbündel verschmolzen dort schließlich wieder zu einem einzigen Strang. Bei den Vertretern der Gattung *Potamogeton*, den Laichkräutern, die in so vielen Arten unsere Gewässer bewohnen, lassen sich lehrreiche Zwischenglieder dieser fortschreitenden Verschmelzung zusammenstellen. Die Gattung *Potamogeton* umfaßt einerseits schwimmende Arten mit breiten, eiförmigen, lederartigen Schwimmblättern und reichen Blütenähren, anderseits typisch submerse Gewächse mit schmalem, grasartigem Laub, dünnen Stengeln und armblütigen Infloreszenzen, außerdem alle Zwischenformen. Je mehr eine Art sich den schmalblättrigen Formen nähert, um so weiter ist die Verschmelzung der Gefäßbündel gediehen. Der Zentralzylinder aller Arten zeigt sich im Verhältnis zu den Landpflanzen stark verengt, während die primäre Rinde bedeutend verbreitert ist. Das sind Erscheinungen, die wir schon früher in Beziehung zu den mechanischen Anforderungen gebracht haben, die an Wasserpflanzen gestellt werden: sie müssen zugfest und zugleich biegsam sein. Während aber bei den schwimmenden Laichkrautarten die einzelnen Gefäßbündel noch als solche im Zentralzylinder sich unterscheiden lassen, sind sie im Zentralzylinder extremsubmerser Formen nicht mehr zu erkennen. Dieser stellt dann einen axilen Gefäßbündelstrang dar, mit einem inneren Gefäßteil, den ein gemeinsamer Siebteil von außen umgibt. So führte ein rückläufiger, phylogenetischer Entwicklungsgang hier die fortgeschrittene Gewebesonderung wieder auf einfachere Typen zurück, ganz ähnlich jenen, von welchen wir bei den Farnen ausgingen, um zu höheren Typen zu gelangen.

Endodermis.

Bei Wasserpflanzen, die den oberen Abteilungen des Pflanzenreichs angehören, so bei den eben behandelten Laichkräutern und andern, pflegt die primäre Rinde scharf gegen den Zentralzylinder abgesetzt zu sein. Ihre innerste Zellschicht zeichnet sich dann durch einen besonderen Bau aus und weist vielfach die charakteristischen Merkmale einer „Endodermis" auf. Diese bestehen darin, daß die Zellen übereinstimmend gestaltet sind, seitlich ohne Interzellularen zusammenhängen, vor allem aber an ihren radialen Wänden einen durch Einlagerung eines bestimmten Stoffes chemisch veränderten Membranstreifen aufweisen. In Querschnitten fallen die so veränderten Streifen als dunkle Stellen von flach linsenförmiger Gestalt innerhalb der Wände auf. Sie bewirken einen sicheren Abschluß des Zentralzylinders gegen die Luft der Interzellularen, die bis an die Endodermis heranreichen. Zudem bedingen sie eine entsprechende Festigung dieser Zellschicht, deren mechanische Aufgabe sich vielfach auch in stärkeren Wandverdickungen kundgibt.

Stärkescheide.

Es kommt vor, daß auch an oberirdischen Stengeln die innerste Rindenschicht den Bau einer Endodermis aufweist. So findet man es beispielsweise bei einer ganzen Anzahl Arten der Gattung *Ranunculus*. In anderen, häufigeren Fällen stellt die innerste Rindenschicht eine „Stärkescheide" dar, d. h. sie fällt durch ihren Stärkereichtum auf. Ihre Stärkekörner zeichnen sich durch große

Beweglichkeit aus, so daß sie ihren Platz in der Zelle je nach der Neigung des Stengels wechseln. Sie sinken zur tiefsten Stelle der Zelle hinab, so daß man sie im aufrechten Stengel an der normalerweise unteren, in dem wagerecht gelegten an der nunmehr dem Erdboden zugekehrten Wand angesammelt findet. G. Haberlandt und B. Němec lassen solche leicht beweglichen Stärkekörner die Rolle von „Statolithen" spielen, d. h. sie sprechen ihnen dieselbe Bedeutung zu wie den Statolithen in den Gleichgewichtsorganen der Tiere, die durch ihre Lagenänderung das Tier über die Schwerkraftrichtung orientieren. Es soll der Druck dieser leicht beweglichen Stärkekörner gegen die Hautschicht der Protoplasten von dieser als Reiz empfunden werden, dieser Reiz dann Wachstumsvorgänge auslösen, durch welche der gegebene Pflanzenteil in die richtige Lage zur Schwerkraftrichtung gelangt. Diese Statolithentheorie wird noch viel umstritten. Ihr Gebiet hat man übrigens nicht auf Stärkescheiden eingeschränkt, vielmehr auf verschiedene andere Gewebe mit leicht beweglichen Stärkekörnern, die zudem in ihren Zellen verharren, auch wenn die ganze Stärke der Nachbarschaft aufgelöst wird, ausgedehnt und das Ergebnis der gesamten Untersuchungen dahin zusammengefaßt, daß Statolithenapparate bei Pflanzen an Orten, die Schwerkraftreize perzipieren, nirgends fehlen.

„Statolithen"-Stärke.

In den meisten oberirdischen Stengeln ist die Grenze zwischen der primären Rinde und dem Zentralzylinder gar nicht markiert. Die Parenchyme der primären Rinde gehen in jene des Zentralzylinders ohne Grenze über. Um den assimilierenden Parenchymen den bestbeleuchteten Platz in der Peripherie des Stengels zu überlassen, ziehen sich die mechanischen Gewebe zum Teil oder auch wohl vollständig hinter sie zurück, so vorteilhaft es im übrigen für ein Organ, das möglichste Biegungsfestigkeit anstreben muß, sein würde, auch seine mechanischen Gewebe ganz nach außen zu verlegen. Unter Umständen weichen diese Gewebe bis in den Perizykel zurück, wo sie dann ganz für sich den Raum beanspruchen dürfen und sich daher gern zum geschlossenen Zylinder vereinigen. Ihre Ausbildung, auch weiter einwärts noch im Zentralzylinder, wird zum Schutz der Gefäßbündel, vornehmlich ihrer weicheren Siebteile, vollzogen. So entstehen dort die Sklerenchymscheiden, welche die Gefäßbündel umhüllen. Zu besonders starken Belagen schwellen sie an der Siebseite an. Wo das ganze Gefäßbündel rings umscheidet ist, bleiben zu seinen beiden Seiten der Stelle entsprechend an der Gefäßteil und Siebteil zusammenstoßen, „Durchlaßstreifen" ausgespart. Dort sind die Sklerenchymfasern durch schwächer verdickte, unverholzte Parenchymzellen ersetzt, welche den Stoffverkehr zwischen den Gefäßbündeln und dem Grundgewebe erleichtern. In monokotylen Stengeln mit zerstreuten Gefäßbündeln, so bei dem uns schon bekannten Mais, kommen den peripherischen Gefäßbündeln ganz auffallend starke Scheiden zu. Diese äußeren Gefäßbündel müssen besonders geschützt werden; zugleich gelangen auf diese Weise die mechanischen Gewebe möglichst nach der Oberfläche. — Die Gefäßbündelscheiden sind Erzeugnisse des Grundgewebes im Zentralzylinder. Dieses kann auch die einzelnen Gefäßbündel mit Endodermen oder Stärkescheiden umgeben. So bei solchen Arten der Gattung *Ranunculus*, die keine ge-

Verteilung der mechanischen Gewebe im Stengel.

meinsame Endodermis besitzen. Endodermen und Stärkescheiden brauchen somit nicht immer die innerste Rindengrenze zu markieren, sie sind nach Bedarf auch aus anderen Geweben hervorgegangen.

Blattbau.

Ein jeder wird bemerkt haben, daß zahlreiche Pflanzen eines Blumentisches ihre Laubblätter zu dem durch das Fenster einfallenden Lichte in bestimmter Weise einstellen. Da Ober- und Unterseite der Laubblätter meist deutlich unterscheidbar sind, so dürfte es dem Beobachter auch nicht entgangen sein, daß es die Oberseite der so orientierten Laubblätter ist, die sich dem Lichte zuwendet. Befinden sich großblättrige Begonien, deren Laubblätter auf Ober- und Unterseite verschieden gefärbt sind, auf dem Blumentisch, so zeigt sich an ihnen dieses Verhalten besonders deutlich. Doch auch im Freien wird man entsprechende Erscheinungen konstatieren können. Sie pflegen um so stärker hervorzutreten, je ausgeprägter die „Dorsiventralität", d. h. der Unterschied im Bau der Ober- und Unterseite eines Blattes ist.*

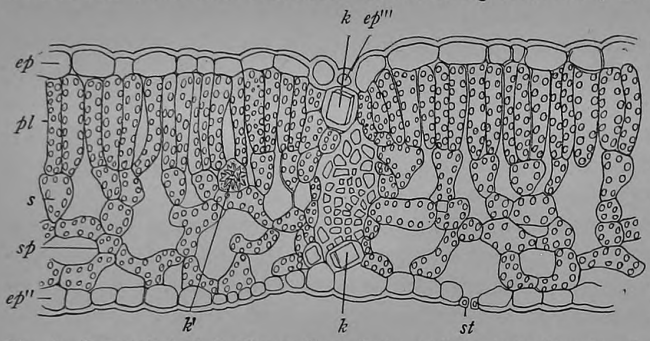



Fig. 56. Querschnitt durch das Blatt von Fagus silvatica. *ep* Epidermis der Oberseite, *ep''* Epidermis der Unterseite, *ep'''* längsgestreckte Epidermiszellen über einem Gefäßbündel, die der Querschnitt durch das Blatt der Quere nach trifft, *pl* Palisadenparenchym, *s* Sammelzellen, *sp* Schwammparenchym, *k* kristallführende Zelle, in *k'* eine Kristalldruse, *st* Spaltöffnung. Vergr. 360.

Dorsiventrales Laubblatt.

Wir wollen zunächst den Bau eines solchen ausgeprägt dorsiventralen Laubblattes betrachten und wählen dazu die Rotbuche (*Fagus silvatica L.*) aus (Fig. 56). Wir entnehmen ihrer Laubkrone ein Blatt, das sich in nicht zu vollem Sonnenlichte entwickelt hat, weil dieses unserem nächsten Zwecke am besten entspricht. Sehr zahlreiche Querschnitte durch dieses Blatt zeigen uns an der Oberseite zunächst eine flache, einschichtige, chlorophyllfreie, spaltöffnungslose Oberhaut (*ep*). Unter ihr befindet sich eine Schicht chlorophyllreicher, zylindrischer Zellen, die senkrecht zur Blattoberfläche gestreckt sind und seitlich durch lufterfüllte Interzellularen mehr oder weniger vollständig getrennt werden. Wegen der Gestalt und Anordnung ihrer Zellen hat man diese Schicht als „Palisadengewebe" bezeichnet (*pl*). Auf sie folgt weiter abwärts das „Schwammgewebe" (*sp*), aus verschiedengestaltigen, weniger chlorophyllreichen, weite Lufträume zwischen sich bildenden Zellen aufgebaut. An diese schließt die untere Oberhaut (*ep*) an, die im Bau der oberen gleicht, aber von Spaltöffnungen (*st*) durchsetzt ist. Das ganze Grundgewebe des Blattes zwischen den beiden Epidermen wird als „Mesophyll" zusammengefaßt. Dieses Mesophyll wird von den Gefäßbündeln durchzogen, die in keinem Querschnitt fehlen, und die wir an ihrem

Bau und der Englumigkeit ihrer Zellen erkennen. Jedes Gefäßbündel ist von einer Grundgewebsscheide umgeben, die um starke Gefäßbündel mehrschichtig ist und aus Sklerenchymfasern besteht, um die feinen Gefäßbündeläste aber nur noch eine einfache Lage gestreckter, lückenlos verbundener Parenchymzellen aufweist. — Das chlorophyllreiche Palisadenparenchym stellt das „Assimilationsgewebe" unseres Blattes dar, das Schwammparenchym sein „Durchlüftungsgewebe". Die Palisadenzellen sehen wir in Bündeln zusammenneigen, um gemeinsam an eine Schwammparenchymzelle anzusetzen. Diese Zelle (*s*) nimmt die Assimilate aus den Palisadenzellen auf. Die Stoffabgabe kann nur an sie erfolgen, da Luftlücken den seitlichen Verkehr der Palisadenzellen untereinander mehr oder weniger vollständig verhindern. Die aufnehmende Schwammparenchymzelle ist in ihrem oberen Teil trichterförmig erweitert, um mehreren Palisadenzellen eine Ansatzstelle zu bieten. G. Haberlandt hat solche Zellen „Sammelzellen" genannt. Sie übermitteln die Assimilate weiter an andere Schwammparenchymzellen, welche sie ihrerseits zu den Scheiden der feinen Gefäßbündelzweige befördern und an diese abliefern. Mit entsprechenden Reagentien läßt sich unschwer nachweisen, daß dort Traubenzucker abwärts geleitet wird. In dem Maße, als die Gefäßbündel des Blattes erstarken, übernehmen ihre inneren Gewebe die Weiterleitung und führen die Assimilate schließlich dem Stengel zu. — Während dem chlorophyllreichen, der Lichtquelle zugewandten Palisadenparenchym der allergrößte Teil der assimilatorischen Arbeit im Laubblatt zufällt, hat das chlorophyllärmere, vom Licht abgewandte Schwammparenchym den nötigen Gasaustausch mit der Atmosphäre zu fördern und die Transpiration nach Bedarf zu unterhalten, ist dementsprechend mit weiten Interzellularen ausgestattet und der spaltöffnungführenden, unteren Oberhaut genähert.

Einfluß der Belichtung auf den Blattbau.

Wir wählten ein nicht zu stark belichtetes Buchenblatt für die Untersuchung aus, um den Gegensatz seiner beiden Seiten in der uns erwünschten Weise ausgeprägt zu sehen. Ein dem vollen Sonnenlichte ausgesetztes Buchenblatt würde uns an seiner Oberseite zwei bis drei Schichten von Palisadenzellen vorführen, ja vielleicht auch noch eine solche Schicht an seiner Unterseite zeigen. Bei Schattenblättern der Buche ist die Palisadenschicht nicht nur einfach und auf die Oberseite beschränkt, wie in dem von uns zuvor studierten Falle, sondern auch noch wesentlich niedriger, als wir sie dort fanden. Damit hängt zusammen, daß ein Sonnenblatt der Buche bis dreimal so dick wie ein Schattenblatt sein kann. Rotbuchen, die in Strauchform das Unterholz eines schattigen Waldes bilden, fallen jedem durch die Dünne ihrer Blätter auf. Dafür sind diese Blätter besonders groß, um eine möglichst ausgedehnte Fläche dem stärksten diffusen Lichte, das sie erreicht, darzubieten, zudem genau senkrecht auf dessen Einfall orientiert. Es ist von nicht geringem wissenschaftlichen Interesse, solchermaßen zu konstatieren, daß die Entwicklungsbedingungen einen direkten Einfluß auf die histologische Ausbildung des Assimilationsgewebes auszuüben vermögen. Zu den ererbten Eigenschaften der lebenden Wesen gehört eben, daß ihnen ein solcher Spielraum in der ontogenetischen Ausgestaltung ihrer spezifischen Merkmale gewährt bleibt.

Nach dem, was wir von der Rotbuche gelernt haben, wird es uns nicht mehr in Erstaunen versetzen, wenn wir erfahren, daß bei Alpenpflanzen, je nach der Höhe des Standorts, das Palisadengewebe verschieden mächtig entwickelt ist. Denn mit steigender Höhe nimmt im Gebirge die Lichtintensität zu, und das hat eine Verstärkung des assimilatorischen Gewebes zur Folge.

Bau aufrechtstehender Laubblätter.

Auch werden wir es jetzt verständlich finden, daß bei Pflanzen, deren Laubblätter so gestellt sind, daß sie annähernd gleichviel Licht von allen Seiten empfangen, diese Blätter im ganzen Umkreis sich gleich oder annähernd gleich gebaut zeigen. Sie führen Palisadengewebe dann vielfach an ihren beiden Seiten. Wie Julius Wiesner gezeigt hat, kommt solchen Laubblättern eine „fixe Lichtlage" vielfach überhaupt nicht zu. Das kann jedem die Betrachtung einer unserer Kiefern lehren.

Bau umgekehrtstehender Laubblätter.

Andererseits erklärt es sich ungezwungen, daß gewisse Pflanzenarten, die durch Drehung der Blattstiele oder des Blattgrundes die eigentliche Blattunterseite beständig nach oben kehren, meist nur an letzterer eine Palisadenschicht ausbilden. Diese auffällige Erscheinung kommt verschiedenen Gräsern, z.B. dem in unseren Gärten kultivierten Pampasgras (*Gynerium argenteum Nees*), auch Laucharten, so dem Bärenlauch (*Allium ursinum L.*) zu.

Die vollkommensten Leistungen bei der Einstellung ihrer Laubblätter zum Lichte haben im besonderen die Leguminosen, für welche die Robinie (*Robinia pseudacacia*) als Beispiel dienen kann, erlangt. Die Fiederblättchen ändern, wie Julius Wiesner vor allem zeigte, ihre Lage je nach der Lichtstärke. Sie richten sich parallel zu den Sonnenstrahlen auf, wenn diese eine hohe Intensität erreicht haben, stellen sich andererseits auf diffuses Tageslicht senkrecht ein.

Oberseite dorsiventraler Laubblätter chlorophyllreicher.

An den meisten dorsiventralen Laubblättern fällt ohne weiteres auf, daß die Oberseite dunkler grün gefärbt ist, als die Unterseite. Eine anschauliche Erklärung für die Ursache dieser Erscheinung gewinnt man aus den durch G. Haberlandt ausgeführten Zählungen von Chlorophyllkörnern in den verschiedenen Partien der Blätter. In einem Quadratmillimeter Blattfläche der Rizinuspflanze (*Ricinus communis L.*) fanden sich durchschnittlich im Palisadengewebe der Oberseite 403 200, im Schwammgewebe der Unterseite 92 000 Chlorophyllkörner vor, es gehörten somit 82 Prozent der Chlorophyllkörner der Oberseite, nur 18 Prozent der Unterseite an.

Blumenblätter.

Bunte Blumenblätter, die an der Assimilationsarbeit der Pflanze nicht beteiligt sind, entbehren dementsprechend auch des Palisadengewebes. Ihr Mesophyll besteht aus lockerem Schwammparenchym, das in zarten Blüten nur wenige Schichten bildet, ja im Extrem auf nur eine Zellage beschränkt ist und so den Raum zwischen den beiden Oberhäuten ausfüllt.

Mesophyll und Gefäßbündel.

Man überzeugt sich unschwer an entsprechenden Flächenschnitten, die das Mesophyll eines Laubblattes in sich fassen, daß die Gefäßbündel bis an ihre äußersten Enden hin von Grundgewebsscheiden umgeben bleiben. Über dem Ende jedes Bündelzweiges schließen die Scheidenzellen kappenförmig zusammen. Fälle, welche die Tracheïden eines Gefäßbündelendes frei endigend zwi-

schen gewöhnlichen Mesophyllzellen zeigen, gehören zu den Ausnahmen und dienen ganz bestimmten Zwecken. Im allgemeinen ist also das Gefäßbündelsystem gegen die Interzellularen des Blattgewebes durch eine besondere Schicht dieses Gewebes, deren Zellen lückenlos verbunden sind, abgeschlossen. Man kann sich die Blätter der höher organisierten Pflanzen als Ausstülpungen ihrer primären Rinde denken, durch welche die grünen, des Lichtes für ihre assimilatorische Arbeit bedürfenden Gewebe eine entsprechende Flächenausbreitung erlangen. In diese Ausstülpungen dringen aus dem Zentralzylinder des Stengels die Gefäßbündel ein, um das Leitungsgeschäft von und nach dem Stengel zu besorgen.

Mechanisches Gewebe des Laubblattes.

Das mediane Gefäßbündel der Rotbuchenblätter, um zu diesen Blättern zurückzukehren, und so auch die seitlichen Gefäßbündel erster Ordnung, die vom medianen Gefäßbündel direkt abzweigen, verlaufen in Gewebesträngen, die als Rippen an der Blattunterseite vorspringen. Diese Blattrippen sind von gestreckten Epidermiszellen überdeckt, auf welche das uns bekannte, in den Zellecken verdickte Kollenchym aufwärts folgt. Diesem schließen sich weiter nach oben kurze, mit je einem Kristall von Kalziumoxalat versehene Zellen und dann eine mehrschichtige Lage von Sklerenchymfasern, die allseitig das Gefäßbündel umscheiden, an. Über dieser Scheide ist die Palisadenschicht durch einen Kollenchymstreifen ersetzt, der den Anschluß an die gestreckten Zellen der oberen Epidermis bildet. Das mag uns eine Vorstellung davon geben, in welcher Weise die Festigkeit eines Buchenblattes durch Ausbildung mechanischer Gewebe gefördert wird.

Flächenartig ausgebreitete Laubblätter, die sich senkrecht zum einfallenden Lichte einstellen, müssen biegungsfest gebaut sein, um in dieser Lage zu verharren. Die Turgorspannung der Parenchyme und die Festigkeit der mechanischen Gewebe wirken in dieser Aufgabe zusammen. Die Oberseite solcher Blätter wird hauptsächlich auf Zug, die Unterseite auf Druck beansprucht. Zwischen beiden liegt eine neutrale Zone. Daher in dickeren Blättern Stränge aus mechanischen Elementen der Ober- und Unterseite möglichst genähert erscheinen, und ihre Wirksamkeit an der Unterseite noch im besondern dadurch gesteigert wird, daß sie in die vorspringenden Rippen, also möglichst tief, zu liegen kommen.

Die zuvor als Ausnahme berührten Fälle, wo die Enden der Gefäßteile ohne Scheidenabschluß in einem Blatte enden und ihre meist verkürzten und etwas angeschwollenen Tracheïden frei in das Mesophyll entsenden, hängen mit solchen Einrichtungen zusammen, bei denen es gilt, tropfbar flüssiges Wasser zugleich mit den in ihm gelösten Stoffen aus der Pflanze hervorzupressen. Solche freie Gefäßbündelendigungen würden uns daher bei entsprechender Untersuchung in Verbindung mit Wasserspalten und Apikalöffnungen entgegentreten. In jene als „Apikalöffnungen" bezeichneten Grübchen der Blattspitzen von Wasserpflanzen, die durch Zerfall von Wasserspalten zustande kamen, ragen zahlreiche Tracheïdenenden pinselförmig hinein. Unter den Wasserspalten der Landpflanzen pflegen freie Tracheïden bestimmter Gefäßbündelenden sich zwi-

schen eigens geformte Mesophyllzellen hineinzudrängen, die das Gefäßbündelende in gleicher Richtung fortsetzen und sich durch Zartwandigkeit, geringere Größe, Protoplasmareichtum, große Kerne und Chlorophyllmangel von dem angrenzenden Blattgewebe unterscheiden. Diese Bildungen hat Anton de Bary seinerzeit als „Epitheme" bezeichnet. Sie zeigen zwischen ihren Zellen Interzellularen, die aber nicht mit Luft, sondern mit Wasser erfüllt sind. Durch diese Interzellularen gelangt das aus den Gefäßbündeln hervorgepreßte Wasser zu den Wasserspalten und durch diese nach außen. Die aktive Rolle des Epithems unter den Wasserspalten besteht allem Anschein nach nur darin, daß es seine Interzellularen dauernd mit Wasser angefüllt erhält und dadurch unter allen Umständen für einen luftdichten Abschluß der Gefäßbündelenden sorgt. Im übrigen ist ein solches Epithem ein Filtrationsapparat und damit eine passive Hydathode. Ein schönes Beispiel der Tätigkeit dieser Apparate bieten uns verschiedene Steinbrecharten der Alpen, die an den Blatträndern ihrer Rosetten sich in zierlicher Weise weißpunktiert zeigen. Es handelt sich dabei um kleine Krusten von kohlensaurem Kalk, mit welchen entsprechende Grübchen längs der Blattränder angefüllt werden. Die Grübchen befinden sich über Epithemen, in welche Gefäßbündelendigungen münden, und über Wasserspalten. Das hervortretende Wasser verdunstet und läßt das in ihm gelöste Kalksalz zurück.

Epitheme

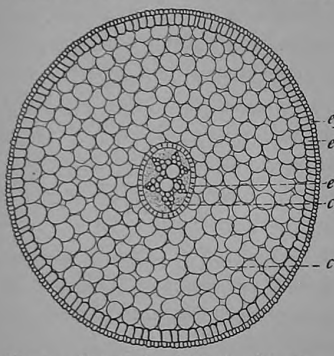



Fig. 57. Querschnitt durch eine Adventivwurzel von Allium Cepa. *ep* Reste der Epidermis, *ex* Exodermis, *c* primäre Rinde, *e* Endodermis, *cc* Zentralzylinder. Vergr. 45.

Bau der Wurzel.

Der Querschnitt einer Wurzel (Fig. 57) ist als solcher leicht zu erkennen, verlaufen doch, wie wir schon wissen, Gefäß- und Siebteile der Gefäßbündel getrennt voneinander in ihrem Zentralzylinder. Die primäre Rinde (*c*) finden wir in den Wurzeln sehr stark entwickelt. Der Durchmesser des Zentralzylinders (*cc*) steht meist um das Vielfache jenem der primären Rinde nach. Wir haben es eben mit einem Pflanzenteil zu tun, der in der ausgeprägtesten Weise durch seinen Bau anzeigt, daß er zugfest sein soll. Er rückt alle seine zugfesten Gewebe gegen die Mitte zusammen. Die innerste Rindenschicht der Wurzel, die an den Zentralzylinder grenzt, ist fast stets als typische Endodermis ausgebildet (Fig. 58*e*), d. h. mit jenen stofflich veränderten Membranstreifen an ihren radialen Wänden versehen, die uns in Stengeln, denen Endodermen zukommen, bereits entgegentraten. Durch die chemisch unveränderten, tangentialen Wände der Endodermiszellen, gewissermaßen wie durch die Maschen eines Netzes, kann das an der Wurzeloberfläche aufgenommene Wasser, nachdem es die primäre Rinde passiert hat, in den Zentralzylinder gelangen. Die ältere Endodermis jenseits jener begrenzten Region der Wurzel, die aus dem umgebenden Boden das Nährwasser aufnimmt, schließt sich gegen dieses ab. Es geschieht das durch Ausbildung einer inneren Korklamelle in den Endodermis-

Endodermis der Wurzel.

zellen und zwar zunächst in jenen, die vor den Siebteilen liegen, während die Bahn nach den Gefäßteilen noch eine Zeitlang frei bleibt. Eine ähnliche Erscheinung ist in den Fällen zu beobachten, wo die Endodermis der Wurzel durch starke Verdickungsschichten frühzeitig gefestigt wird. Da bleiben vorerst vor den Gefäßteilen liegende Zellen, bzw. Zellreihen, in ihr von dieser Verdickung ausgeschlossen, um oft recht auffällige „Durchlaßzellen" zu bilden. — Der von der Endodermis umhüllte Zentralzylinder beginnt an seiner Außenseite mit einem meist einschichtigen Perizykel (Fig. 58 *p*) aus dünnwandigen Zellen. An diesen stoßen die in größerer oder geringerer Anzahl vorhandenen, im Kreis angeordneten, miteinander abwechselnden Gefäß- (*sp*, *sp* + *a*, *sc*) und Siebteile (*v*). Die Gefäßteile kehren hier, umgekehrt wie im Stengel, ihre weitlumigen Gefäße (*sc*) nach innen, ihre englumigen Tracheïden (*sp* + *a*) nach außen. Je nach der Zahl der Gefäßteilstrahlen unterscheidet man zwischen diarchen, triarchen, tetrarchen usw., bzw. polyarchen Wurzeln. Monarche Wurzeln sind nur für eine Anzahl Arten der Gattung *Ophioglossum* in der den Farnen nächststehenden Familie der Natterzungen (*Ophioglossaceae*) bekannt. In wenigstrahligen Wurzeln (Fig. 58) kommt es oft vor, daß die Gefäße in der Mitte des Zentralzylinders zusammenstoßen. Die polyarchen Wurzeln besitzen ein mehr oder weniger ausgedehntes Mark. In dem Zentralzylinder aller solcher Wurzeln, die mechanisch nur schwach beansprucht werden, wiegen die Parenchyme vor, in welche auch die Gefäß- und Siebteile eingebettet sich zeigen. Werden hingegen namhaftere mechanische Anforderungen an das primäre Gewebe einer Wurzel gestellt, so bildet sie Sklerenchymfaserstränge in ihrem Zentralzylinder aus. Nur wenn besondere Lebensbedingungen eine Verstärkung der primären Rinde sowie Schutzeinrichtungen für deren weichere Gewebe verlangen, was öfters für Luftwurzeln zutrifft, wird auch diese Rinde mit mechanischen Elementen ausgestattet. — Die eigenartige Umbildung der Epidermis tropischer, epiphytischer Orchideen zu einer pergamentartigen, mehrschichtigen, toten Wurzelhülle, die der Wasseraufsaugung dient, hat uns

Durchlaßzellen.

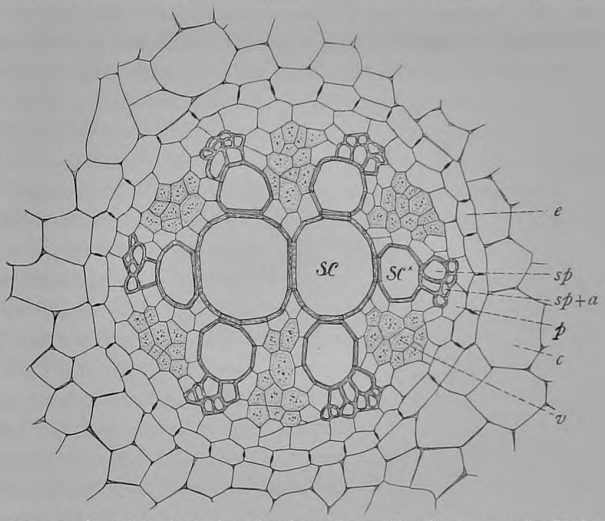



Fig. 58. Querschnitt durch eine Adventivwurzel von Allium Cepa. *c* primäre Rinde, *e* Endodermis, *p* Perizykel, *a* Ringtracheïden, *sp* Schraubentracheïden, *sc* und *sc** Treppengefäße, *v* Siebteil. Vergr. 240.

Zahl der Gefäßstrahlen der Wurzel.

Mechanisches Gewebe der Wurzel.

Luftwurzeln epiphytischer Orchideen.

schon früher beschäftigt. An diese Wurzelhülle (Fig. 59 *vl*) grenzt eine „Exodermis", d. h. eine Scheide, die aus der nächsttieferen Zellage der Wurzel hervorging und einschichtig blieb (*ee*). Ihre Zellen sind lückenlos untereinander verbunden; der größte Teil von ihnen ist langgestreckt, mit etwas dickeren, tüpfellosen Wänden versehen, bestimmt, auch bei andauernder Dürre die Wurzel vor dem Vertrocknen zu schützen, ein kleinerer Teil (*f*), zart, inhaltsreich, viel kürzer, mit der Aufgabe betraut, das von der Wurzelhülle aufgenommene Wasser dem Wurzelkörper zuzuführen. So gelangt das Wasser in die inneren Rindenteile, die wie sonst mit einer Endodermis (*ei*) am Zentralzylinder abschließen.

Gefäßbündelverlauf in der Wurzel.

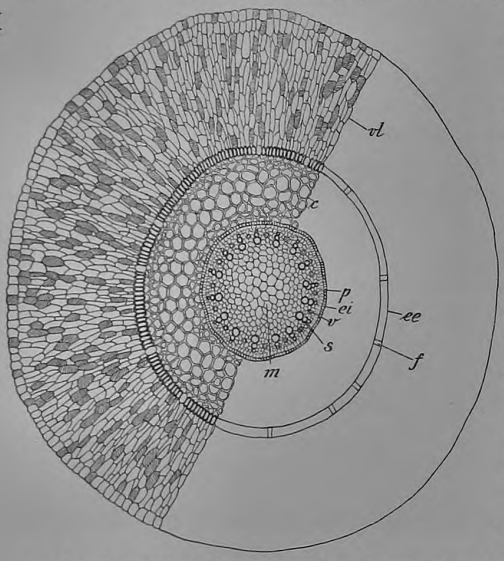



Fig. 59. Querschnitt durch die Luftwurzel von Dendrobium nobile. *vl* Velamen, *ee* Exodermis, *f* ihre Durchgangszellen, *c* Rinde, *ei* Endodermis, *p* Perizykel, *s* Gefäßteile, *v* Siebteile, *m* Mark. Vergr. 28.

Gefäßteile und Siebteile laufen geradenwegs in den Wurzeln fort, um an deren Ansatzstelle mit entsprechenden Gefäßbündelteilen anderer Wurzeln oder des Stammes in Verbindung zu treten. Bei den Farnen, wo die Wurzel zum erstenmal auftritt, stellt sie auch an der Keimpflanze ein seitliches Gebilde dar, dessen Gefäßbündelsystem als solches an den Gefäßbündelstrang der Sproßanlage ansetzt. Bei den phanerogamen Pflanzen, an deren Keim die erste Wurzel, die sogenannte „Radikula", in die Verlängerung der Sproßachse, des sogenannten „Hypokotyls", zu stehen kam, sieht man die kollateralen Gefäßbündel des Hypokotyls in ihre beiden Bestandteile zerfallen, d. h. ihre Gefäß- und Siebteile sich voneinander trennen, die Gefäßteile zugleich um 180 ° drehen, und schließlich Gefäß- und Siebteile innerhalb der aus der Radikula sich entwickelnden Hauptwurzel die für sie typische Anordnung annehmen. — Einem Stengel entspringende Adventivwurzeln schließen unvermittelt mit ihrem Gefäßbündelsystem an das seinige an.

Anlage und Stellung der Seitenwurzeln an der Mutterwurzel.

Die Anlage von Seitenwurzeln an einer Mutterwurzel erfolgt fast immer im Perizykel und wird durch Teilungen einer entsprechenden Anzahl seiner Zellen eingeleitet. Meist kommt die Anlage vor einem Gefäßteil zu stehen, und sieht man demgemäß die Seitenwurzeln so viel gerade Reihen an der Mutterwurzel bilden, wie Gefäßstrahlen in ihr vertreten sind. Die innere Anlage der Seitenwurzeln in ihrer Mutterwurzel bedingt es anderseits, daß sie bei ihrer Weiterentwicklung die ganze Dicke der primären Rinde dieser Mutterwurzel durchbrechen müssen, um nach außen zu gelangen. Demgemäß erscheinen Seiten-

wurzeln nicht selten an ihrer Austrittsstelle von dem vorgestülpten Gewebe der Mutterwurzel wie von einem Kragen umgeben.

Bau unterirdischer Sprosse.

Unterirdische Pflanzenteile, die wir dem Boden entnehmen, brauchen nicht immer Wurzeln zu sein. Unsere Stauden überwintern ganz vorwiegend mit unterirdischen Sprossen, die dem Bodenleben besonders angepaßt sind und, nicht ganz zutreffend, da sie doch nicht Wurzeln sind, als „Wurzelstöcke" oder „Rhizome" bezeichnet werden. Die oberirdischen Teile der Stauden sterben zu Ende der Vegetationszeit bei uns meist ab und werden durch neue ersetzt, die im nächsten Frühjahr aus den Rhizomen dem Boden entsprießen. Da die Wurzeln durch die sehr bezeichnende Trennung der Gefäß- und Siebteile ausgezeichnet sind, so gibt uns jeder Querschnitt eines dem Boden entnommenen Pflanzenteils, der, seiner Gestalt nach, ebenso einem Sproß wie einer Wurzel angehören könnte, durch den ihm zukommenden Gefäßbündelbau seine wahre Natur als Rhizom oder Wurzel zu erkennen. Unter Umständen wird in einem Rhizom, wie wir das früher schon erfahren haben, der Gefäßteil den Siebteil ganz umfaßt haben, das Gefäßbündel somit „amphivasal" geworden sein, dessenungeachtet aber deutlich die Verbindung seiner beiden Bestandteile in demselben Strang zeigen. Anderseits werden die veränderten, mechanischen Ansprüche, die an einen solchen im Boden lebenden Sproß, im Gegensatz zu einem oberirdischen, herantreten, nicht ohne Einfluß auf die Verteilung seiner Gewebe geblieben sein. Denn ein Rhizom muß wie die Wurzel vor allem zugfest gebaut sein. Je mehr ein solcher Anspruch an ihn sich steigert, um so deutlicher rücken seine Gefäßbündel nach der Mitte zusammen, um dort nach Bedarf noch durch Sklerenchymfasern verstärkt zu werden. Ähnlich wie eine Wurzel zeigt das Rhizom dann auch die Neigung, seine innerste Rindenschicht zu einer typischen Endodermis auszubilden.

Amphivasale Gefäßbündel.

Dickenwachstum der Palmen und Schraubenbäume.

Mit Ausnahme der Baumfarne, der Palmen und der Schraubenbäume (*Pandanaceen*) verdanken die höher organisierten Gewächse eine ansehnlichere Stammdicke der Tätigkeit von Meristemen, die, nachdem das Längenwachstum vollendet ist, in der Gewebebildung fortfahren oder in sie eintreten. Bei Baumfarnen, Palmen und Schraubenbäumen erreicht der Stammvegetationskegel der erstarkten Pflanze einen ganz ungewöhnlichen Durchmesser. So kommt es, daß der Stamm an seinem Scheitel bereits mit einer mächtigen Knospe versehen ist, einer Knospe, die beim Baumfarn im wesentlichen schon über den endgültigen Durchmesser des Stammes entscheidet. Nicht so bei den Palmen, wie jeder bemerkt haben muß, der etwa Gelegenheit hatte, deren Dickenzunahme in den letzten Dezennien an der Riviera oder in Süditalien zu verfolgen. Die kalifornische *Washingtonia filifera Wendl.*, meist als *Pritchardia* bezeichnet, hat dort an vielen Orten gegen einen Meter Durchmesser erreicht. Sie hat das ohne Neubildung von Geweben fertiggebracht, nur dadurch, daß sie die Lumina ihrer parenchymatischen und prosenchymatischen Grundgewebszellen im Zentralzylinder fort und fort erweiterte. Zugleich verdickte sie eine immer größer werdende Zahl dieser prosenchymatischen Zellen, die zunächst, ihrer Mehrzahl nach, im dünn-

wandigen Zustand die Gefäßbündel an ihrer Siebteilseite begleitet hatten, in solcher Weise die mechanische Leistungsfähigkeit des Stammes auch dauernd erhöhend. Man begreift, daß dieser Art des Dickenwachstums eine vorbestimmte Grenze gesteckt ist und kennt nun auch den Grund, weshalb die Stämme der Palme schließlich gleich stark in ihrer ganzen Länge erscheinen, nur dünner oder dicker, je nach der Natur der Spezies, der sie angehören, bei bestimmten Arten sogar angeschwollen in mittlerer Höhe. Ähnliche Verhältnisse bieten auch die ebenfalls zu den Monokotylen gehörenden Schraubenbäume oder Pandanaceen dar, Bewohner der Tropen, die wir bei uns nur in Gewächshäusern zu sehen bekommen. In diesen fallen sie durch ihre langen, schwertförmigen, in Schraubenlinien gestellten Blätter auf und so auch durch die Luftwurzeln, die ihnen als Stelzen dienen.

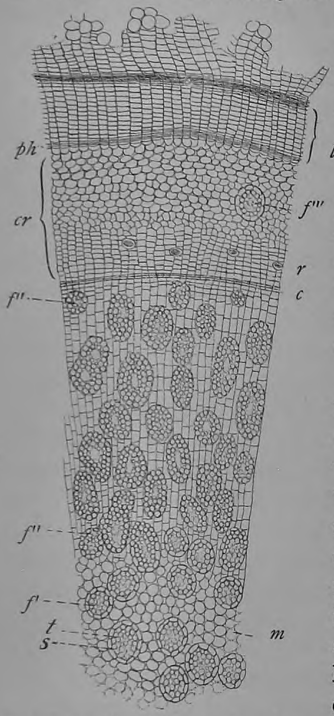



Fig. 60. Cordyline (Dracaena) rubra. Querschnitt durch den Stamm. *f* Gefäßbündel, und zwar *f'* primäre, *f''* sekundäre, *f'''* ein innerhalb der primären Rinde befindliches Gefäßbündel, *m* parenchymatisches Grundgewebe, *s* Gefäßbündelscheide, *t* Tracheïden, *c* Kambiumring, *cr* Rinde, in den äußeren Teilen primär, in den inneren sekundär, *ph* Phellogen, *l* Kork, *r* Raphidenbündel. Vergr. 30.

Dickenwachstum der Drachenbäume.

Andere Monokotyle, sofern ihnen Dickenwachstum zukommt, besorgen dieses mit Hilfe eines Meristems, durch Neubildung von Geweben. Es ist klar, daß ein solches Dickenwachstum, im Gegensatz zu jenem der Palmen und Schraubenbäume, in gewissem Sinne ein unbeschränktes sein kann. Es braucht nicht früher aufzuhören, als bis der Baum aus irgendwelchem Grunde abstirbt. Die Zahl der so in die Dicke wachsenden, monokotylen Pflanzenarten ist in Wirklichkeit nur gering; die Erscheinung bleibt auf baumartige Liliiflorен beschränkt. Wie sie sich abspielt, kann uns ein junger Drachenbaum, eine Art der Gattung *Dracaena* oder *Cordyline* lehren (Fig. 60). Außerhalb der zerstreuten, geschlossenen Gefäßbündel, die der Zentralzylinder eines jungen Stammes aufweist, in der anschließenden, primären Rinde, beginnen sich die parenchymatischen Grundgewebszellen tangential zu teilen. Sie bilden zusammen einen Ring, der den Stamm umkreist (*c*). Es handelt sich, wie wir sehen, um ein Folgemeristem. Sowohl primäre wie sekundäre Meristeme, durch deren Tätigkeit der sekundäre Zuwachs besorgt wird, bezeichnen wir als „Kambien". Wir haben somit in einem solchen jungen Stämmchen ein Folgemeristem vor Augen, das als Kambium funktioniert. Dieses Kambium gibt durch fortgesetzte, tangentiale Teilungen Zellen gegen das Stamminnere ab, die ihrem Ursprung gemäß in radialen Reihen angeordnet sind. Die große Mehrzahl dieser Zellen gibt parenchymatischen

Sekundäre Gewebebildung.

Das Kambium.

Grundgeweben den Ursprung, eine weit kleinere Zahl teilt sich ergiebig, um neue Gefäßbündel (*f''*) zu bilden. Die Zellen des Grundgewebes sowie die Formelemente des Gefäßteils der hinzugekommenen Gefäßbündel verdicken ihre Wände stark und bilden zusammen ein festes Gewebe, das den Eindruck von „Holz" macht. Auf solche Weise werden die primären inneren, verhältnismäßig lockeren Gewebemassen von dem mechanisch weit leistungsfähigeren, sekundären Zuwachs verstärkt. Die Gefäßbündel dieses sekundären Zuwachses (*f''*) sind ebenso wie die des primären Gewebes (*f'*) geschlossen, zudem amphivasal, d. h. so gebaut, daß der Gefäßteil den Siebteil allseitig umschließt. Bei der Gattung *Cordyline* kommt auch den primären Gefäßbündeln dieser amphivasale Bau bereits zu; bei *Dracaena* sind die primären Gefäßbündel kollateral und erst in dem sekundären Zuwachs kommt der Siebteil inmitten des Gefäßteils zu liegen. Der amphivasale Bau der Gefäßbündel gewährt aber den Stämmen der Drachenbäume dieselben Vorteile wie zahlreichen Wurzelstöcken (Rhizomen), in welchen man ihn antrifft. Denn die Dracaenenstämme dienen, so wie Wurzelstöcke, als Reservestoffbehälter. Der amphivasale Bau ihrer Gefäßbündel bringt die Wasserbahnen in allseitige Berührung mit den die Reservestoffe speichernden Grundgewebszellen. Diese können daher um so leichter ihre Inhaltsstoffe in die Wasserbahnen hineinpressen, wenn es gilt, diese Stoffe möglichst rasch den in Entfaltung befindlichen Knospen zuzuführen. Die Wasserbahnen des sekundären Zuwachses bei den Dracaenen haben eine ganz ähnliche Ausbildung wie die des Holzes der Koniferen erhalten. Sie gleichen den Tracheïden der Koniferen auffällig in Gestalt, Wandstärke und Tüpfelung. Das ist wieder eine der vielen Analogien der Entwicklung, wie sie so oft im Dienste der nämlichen Funktion sich einstellten. — Auch nach der Rindenseite zu werden vom Kambiumring eines Dracaenenstammes neue Zellen in radialen Reihen abgegeben, doch stellt sich deren Bildung erst später ein, bleibt spärlich und erfolgt überhaupt nur in dem Maße, als nötig ist, um bei zunehmendem Stammumfang der Rinde ihre ursprüngliche Dicke zu erhalten. — Um die Wurzeln eines in die Dicke wachsenden Dracaenenstammes in die Möglichkeit zu versetzen, den sich steigernden Leistungsansprüchen zu genügen, werden auch sie durch sekundären Zuwachs verdickt und mit neuen Leitungsbahnen versehen. Ein Kambiumring stellt sich in ihnen innerhalb der an die Endodermis unmittelbar grenzenden Rinde ein und arbeitet dann nicht anders wie im Stamm. — Wie leistungsfähig dieses Dickenwachstum der Drachenbaumstämme ist, das lehrt am besten das Verhalten des „echten" Drachenbaums oder Blutbaums (*Dracaena draco L.*), der das blutrote Harz liefert, das als Drachenblut bekannt ist. Man trifft mächtige Stämme von ihm noch auf Tenerife, der stärkste der Jetztzeit ist der Drachenbaum von Icod de Los Vinos, der über 12 m Umfang dicht über dem Boden mißt. So mächtig ist er trotzdem nicht, wie der einst berühmte Drachenbaum von Orotava, den Alexander von Humboldt 1799 auf Tenerife bewunderte, und der über 14½ m Umfang bei einer Höhe von gegen 20 m maß. Dieser Baum wurde hohl in seinem Innern und seine 4 m weite Höhlung beschleunigte wohl sein Ende. Er brach 1807 bei einem Sturm zusammen und im nächsten

Dickenwachstum der Wurzeln der Drachenbäume.

Der Drachenbaum von Orotava.

Jahr zerstörte Feuer den Stumpf. Dieser Baum war den Spaniern schon 1492 durch seine Größe aufgefallen und galt daher als sehr alt. Man schätzte ihn, ohne bestimmte Anhaltspunkte zu haben, auf 6000 Jahre und hielt ihn auch wohl für den ältesten Baum der Welt. Das Volk neigt stets dazu, das Alter auffällig starker Bäume zu überschätzen, und so war es auch in diesem Fall. Vergleichende Messungen in den letzten Dezennien haben ergeben, daß die Drachenbäume verhältnismäßig rasch wachsen, und daß man wohl das Alter jenes berühmten Baumes auf ein Zehntel der ihm zugedachten Jahre reduzieren müßte. Neuerdings hat man festgestellt, daß auch bei den durch Kambiumtätigkeit in die Dicke wachsenden Monokotylen der periodische Wechsel von Trieb- und Ruhezeit den Bau des Holzes beeinflußt und sich in Zonenbildung äußert; also werden sich in Zukunft vielleicht die Zonen zählen und das Alter der Drachenbäume genau bestimmen lassen.

Das Dickenwachstum der Nadelhölzer und Dikotylen.

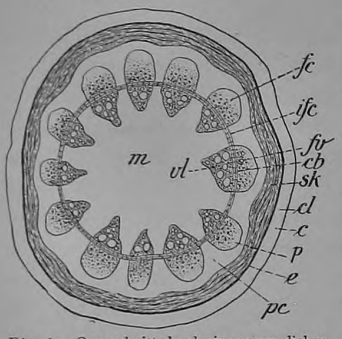



Fig. 61. Querschnitt durch einen 5 mm dicken Zweig von Aristolochia Sipho. *m* Mark, *fv* Gefäßbündel, und zwar *vl* Gefäßteil, *cb* Siebteil, *fc* Faszikularkambium, *ifc* Interfaszikularkambium, *p* Kribralparenchym an der Außenseite des Siebteils, *pc* Perizykel, *sk* Sklerenchymring, *e* Stärkescheide, *c* primäre Rinde, in dieser *cl* Kollenchym. Vergr. 9.

Solche dem Jahreszuwachs entsprechende Zonen sind in ausgeprägter Weise im Stamm aller unserer Nadelhölzer und der allermeisten dikotylen Holzgewächse gegeben. Der sekundäre Zuwachs wird bei ihnen freilich in ganz anderer Weise als bei den baumartigen Liliifloren eingeleitet. Wir erinnern uns, daß die Nadelhölzer und Dikotylen offene Gefäßbündel (Fig. 52, 54) haben, d. h. solche, die einen primären Meristemstreifen zwischen Gefäßteil und Siebteil behalten. Zudem wird uns noch gegenwärtig sein, daß die Gefäßbündel dieser Pflanzen im Stengel zu einem Kreise angeordnet sind und seitlich durch Grundgewebestreifen getrennt werden, die wir als Markstrahlen bezeichnet haben. Zwecks sekundären Wachstums versetzt sich der Meristemstreifen der Gefäßbündel in erneuerte Tätigkeit (Fig. 62) und bildet, indem er sich tangential teilt, sowohl nach innen wie nach außen radiale Reihen von Gewebezellen. Von den Rändern dieses Meristemstreifens, welcher der zuvorigen Definition gemäß ein Kambiumstreifen geworden ist, breiten sich die Zellteilungsvorgänge über einen Gewebestreifen der angrenzenden Markstrahlen aus, überbrücken diese und ergänzen so durch Einschaltung von Folgemeristemen der Interfaszikularkambien (Fig. 62 *ic*) zwischen die Faszikularkambien, d. h. die Kambien der Gefäßbündel, diese zu einem geschlossenen Ringe (Fig. 61 *fc*, *ifc*). Dieser Ring erzeugt nunmehr innerhalb der Gefäßbündel nach innen neue Formelemente des Gefäßteils, nach außen solche des Siebteils; innerhalb des Markstrahls bildet er in beiden Richtungen neue Markstrahlzellen (Fig. 62). Alles Gewebe, das vom Kambiumring nach innen abgegeben wird, faßt man als Holz, alles Gewebe, das er nach außen bildet, als Bast, bzw. auch als sekundäre Rinde, zusammen (Fig. 63). Was den Gefäßteilen hinzugefügt wird, heißt im besondern noch Holz-

Faszikulares und interfaszikulares Kambium.

Holz und Bast.

stränge, was an die Siebteile anschließt, Baststränge. In dem Maße, als die Breite der Holz- und Baststränge zunimmt, schaltet der Kambiumring neue Markstrahlen ein (Fig. 63 *ms*). Diese haben nicht die Höhe der primären Markstrahlen, eine Höhe, die durch den Gefäßbündelverlauf bestimmt war und sich über ganze Stengelglieder erstrecken konnte, sie stellen vielmehr nur verhältnismäßig niedrige, radial verlaufende Bänder dar, deren inneres Ende im Holz, deren äußeres Ende im Bast liegt, und die um so weniger tief in beide hineinragen, je später sie eingeschaltet worden sind. Man hat sie „sekundäre" Markstrahlen genannt, richtiger sollten sie „Holz-Baststrahlen" heißen, da sie nicht bis zum Mark reichen. — In unseren Breiten wird die Kambiumtätigkeit periodisch durch den Winter unterbrochen. In einem milderen Klima kann ein regelmäßiger Wechsel feuchter und trockener Zeiträume eine ähnliche Wirkung ausüben. Alljährlich beim Wiedererwachen der Vegetation, beginnt das Kambium unserer gymnospermen und dikotylen Holzgewächse sich wieder zu regen, um neue Wasserbahnen für das Laub der sich entfaltenden Sprosse zu schaffen. Das junge Holz fügt sich dem älteren an; seine wasserleitenden Formelemente zeichnen sich durch Weitlumigkeit aus. Sind die Transpirationsbedürfnisse des neu entfalteten Laubes gedeckt, so bildet das Kambium weiterhin vorwiegend englumigere, für mechanische Leistungen entsprechender ausgestattete Formelemente, um den steigenden, longitudinalen Druck, den die zunehmende Last der Baumkrone auf den Stamm ausübt, den Anforderungen somit, die an reine

Sekundäre Markstrahlen.

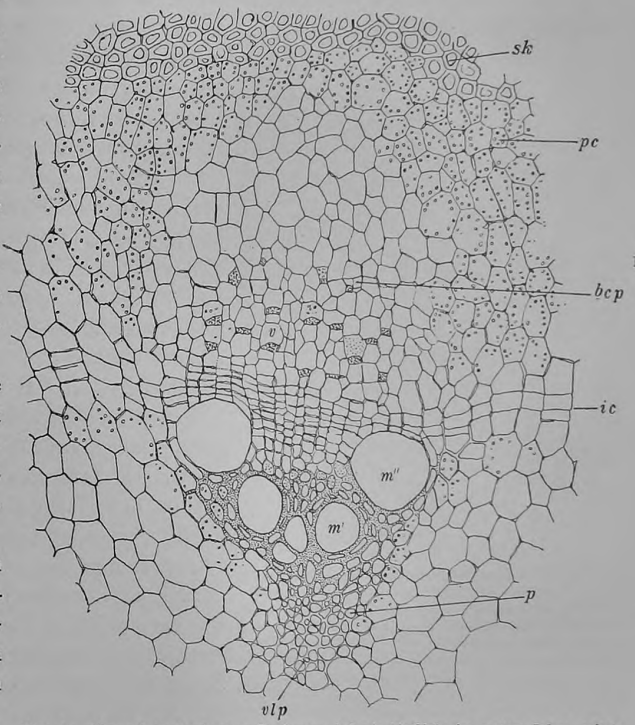



Fig. 62. Querschnitt durch einen Zweig von Aristolochia Sipho im ersten Jahre seiner Entwicklung, ein Gefäßbündel nach begonnener Kambiumtätigkeit zeigend. *p* Vasalparenchym, an dem Innenrande des Vasalteils, *vlp* Vasalprimanen, *m'* und *m''* behöft getüpfelte Gefäße, *ic* Interfaszikularkambium, sich aus dem Faszikularkambium fortsetzend, *v* Siebröhren, *bcp* Kribralprimanen, *pc* Gewebe des Perizykels, *sk* innerer Teil des Ringes aus Sklerenchymfasern. Vergr. 130.

Säulenfestigkeit gestellt werden, zu begegnen. Ist auch diesen Ansprüchen Genüge geleistet, so stellt das Kambium seine Tätigkeit nach der Holzseite ein und fährt nur noch fort, neue Formelemente nach der Bastseite abzugeben. Letzteres kann unter Umständen bis spät in den Herbst hinein dauern, so lange wie das Laub noch funktioniert, und die von ihm erzeugten Assimilate nach mehr Bahnen für ihre Abwärtsleitung und Speicherung verlangen. Die Bildung neuer Holzelemente hört hingegen in unseren Breiten in der zweiten Hälfte des August etwa auf. Sie schließt ab mit einem Holz, in welchem englumige Formelemente vorherrschen. Unvermittelt beginnt im nächsten Frühjahr dann wieder die Bildung von weitlumigerem Holz. Dadurch wird bewirkt, daß sich die Grenze zwischen den aufeinanderfolgenden Jahresproduktionen schon dem bloßen Auge zu erkennen gibt. Das im Frühjahr erzeugte weitlumigere Holz darf man als „Frühholz", das im Sommer gebildete, englumigere als „Spätholz" bezeichnen. Die früher übliche Unterscheidung von Frühlingsholz und Herbstholz läßt sich hingegen nicht wohl beibehalten, da, wie wir sahen, eben die Holzbildung bei uns schon im Sommer aufhört. Durch Abzählung der „Jahresringe" erfährt man das Alter eines gymnospermen oder dikotylen Stammes, doch bilden die Stämme nur solcher Gewächse Jahresringe, denen eine entsprechende Periodizität in ihren Entwicklungsvorgängen zukommt. Der Zufall könnte es unter Umständen fügen, daß wir aus dem Querschnitt eines Stammstückes auf ein etwas zu hohes Alter desselben schließen. Denn wenn ein Baum bei uns im Frühjahr durch Frostschaden oder Raupenfraß sein Laub einbüßt, treibt er die für die nächste Vegetationsperiode bestimmten Knospen aus und belaubt sich von neuem. Durch diese Neubelaubung wird eine nochmalige Bildung von Wasserbahnen, also eine Verdoppelung der Jahresringbildung veranlaßt, die um so deutlicher hervortritt, je mehr Spätholz der ersten Wasserbahnanlage bereits folgte.

Jahresringe.

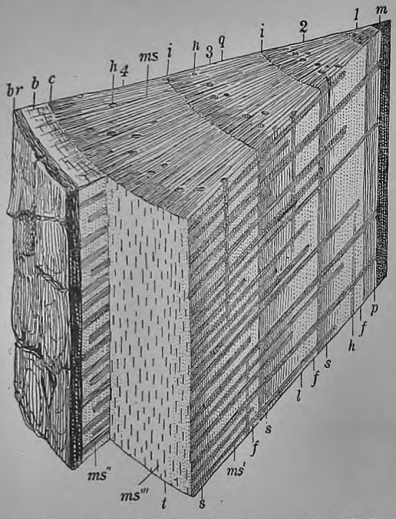



Fig. 63. Stück eines vierjährigen Stammteils der Kiefer (Pinus silvestris) im Winter geschnitten. *q* Querschnitts-, *l* radiale Längsschnitts-, *t* tangentiale Längsschnittsansicht, *f* Frühholz, *s* Spätholz, *m* Mark, *p* primäre Vasalteile, *1*, *2*, *3* und *4* die vier aufeinander folgenden Jahresringe des Holzkörpers, *i* Jahresgrenze, *ms* Markstrahlen in der Querschnittsansicht des Holzkörpers, *ms'* in der radialen Längsschnittsansicht des Holzkörpers, *ms''* innerhalb der Bastzone, *ms'''* in der tangentialen Längsschnittsansicht, *c* Kambiumring, *b* Bastzone, *h* Harzgänge, *br* die außerhalb der ersten Peridermlage befindliche, der primären Rinde entsprechende Borke. Vergr. 6.

Aus der Abzählung der Jahresringe an einem Stammstücke, das uns vorliegt, erfahren wir selbstverständlich nur das Alter, welches die betreffende Stelle des Stammes erreicht hatte, nicht das Alter des ganzen Gewächses. Denn es ist klar, daß die Zahl der Jahresringe in dem Maße abnimmt, als wir uns dem Scheitel des Stammes bzw. seiner Äste nähern. Schließlich gelangen wir ja auf

solche Weise zu den Trieben des letzten Jahres, die entweder nur ihre primären Gewebe aufweisen oder in der Bildung ihres ersten Jahresringes begriffen sind. In Richtung der Vegetationspunkte keilen sich daher die Jahresringe nacheinander ihrem Alter entsprechend aus. Zu gleicher Zeit, wie der obere Rand eines Holzringes im Innern des Stammes endet, hört der gleichalterige Bastring, soweit er sich noch am Stamm befindet, an dessen Oberfläche auf.

Dickenwachstum der Wurzeln von Nadelhölzern und Dikotylen.

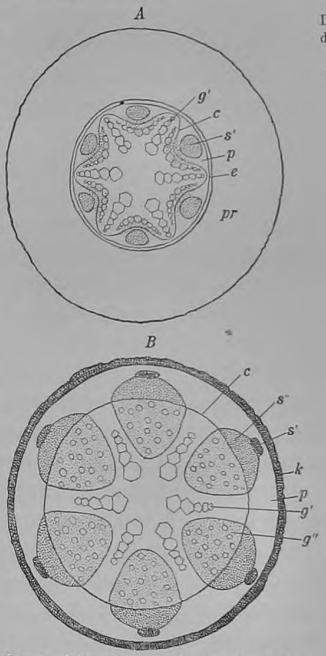



Fig. 64. Schematische Darstellung des Dickenwachstums einer dikotylen Wurzel. In *A* bedeutet *pr* primäre Rinde, *e* Endodermis. In *A* und *B* sind *c* Kambiumring, *g'* primärer Vasalstrang, *s'* primärer Siebstrang, *p* Perizykel. In *B* bedeuten außerdem *g''* sekundär erzeugtes Holz, *s''* sekundär erzeugten Bast, *k* Periderm.

Den Wurzeln der mit Dickenwachstum ausgestatteten Gymnospermen und Dikotylen kommt dieselbe Art des Dickenwachstums wie ihren Stämmen zu. Das Verhalten der primären Gewebe im Zentralzylinder solcher Wurzeln bringt es aber mit sich, daß bei ihnen der Ausgangspunkt des Dickenzuwachses ein anderer sein muß. Die Gefäß- und Siebteile stehen, wie wir wissen, getrennt voneinander im Kreise angeordnet. Primäre Meristemstreifen, die als Kambien in Tätigkeit treten könnten, sind nicht vorhanden. Der ganze Wachstumsvorgang muß somit sekundär eingeleitet werden. Es geschieht das, indem an der Innenseite jedes Siebteiles sich als Folgemeristem ein Kambiumstreifen bildet (Fig. 64 *A*, *c*). Dieser umfaßt sichelförmig den Siebteil. Die Ränder der einzelnen Kambien erreichen sich alsbald außerhalb der Gefäßstrahlen im Perizykel (Fig. 64 *A*). So ist ein voller Kambiumring da, der innere Einbuchtungen vor den Siebteilen, äußere Ausbuchtungen hinter den Gefäßstrahlen zeigt. Im Anschluß an die Siebteile bildet der Kambiumring Formelemente des Holzes nach innen, des Bastes nach außen (Fig. 64 *B*, *g''* u. *s''*). Jenseits der Gefäßstrahlen erzeugt er Markstrahlgewebe. Nach einiger Zeit der Tätigkeit haben sich die Buchten am Kambiumring ausgeglichen (Fig. 64 *B*, *c*), und er erscheint kreisförmig wie im Stamm. Stücke älterer Wurzeln müßten dem bloßen Auge ein ganz ähnliches Bild wie Stammstücke darbieten. Die mikroskopische Untersuchung würde aber Anknüpfungspunkte für eine Unterscheidung beider abgeben. Denn man fände in der Mitte des Querschnitts einer Wurzel statt des dem Stamme zukommenden Markes deren primäre Gewebe wieder. In den meisten Fällen könnte auch die bedeutendere Weite der Holzelemente nicht unbemerkt bleiben, zudem vielfach auch die schwächere Markierung der Jahresringe. In Richtung der Vegetationspunkte nimmt, wie selbstverständlich, auch der Durchmesser der in die Dicke wachsenden Wurzeln ab; Holz- und Bastringe keilen sich an ihr nacheinander ebenso wie an den Stämmen aus.

Die Bahnen des Nährwassers und der Assimilate.

Berücksichtigen wir alle diese Verhältnisse, so ergibt sich aus ihnen für uns ein klares Bild der Bahn, welcher das aus dem Boden aufgenommene Wasser in einem gymnospermen oder dikotylen Holzgewächs folgt, um bis in die Blätter zu gelangen, so auch des Weges, den die in den Blättern erzeugten Assimilate einschlagen, um im Stamm abwärts zu wandern und schließlich selbst die äußersten Wurzelspitzen zu erreichen. Somit sind es die in jedem Jahr vom Kambium aus neu erzeugten Bahnen, welche eine ununterbrochene Fortsetzung einerseits der Gefäß- und Siebteile jüngster Wurzeln, anderseits der Gefäßbündel der Blätter darstellen und beide miteinander auf direktem Wege verbinden. Diesen Bahnen folgt der Hauptsache nach der aufsteigende und der absteigende Strom.

So bringt es diese Einrichtung mit sich, daß der jüngste Jahresring des Holzes sowie die letzterzeugte Schicht des Bastes am meisten für das Leitungsgeschäft dieser Holzgewächse beansprucht werden. Ältere Bastzonen treten sehr bald außer Funktion; im Holze hingegen hält die Tätigkeit der Jahresringe länger an, wobei es dann aber freilich auch bei ihnen nicht sowohl darauf ankommt, sich so wie zuvor in vollem Maße an dem ununterbrochenen Geschäft der Wasserleitung zu beteiligen, als vielmehr zur Zeit erhöhter Anforderungen im Frühjahr, wenn es gilt, auch die als „Blutungssaft" in die Wasserbahnen hineingepreßten Wassermengen zu bewältigen, entsprechende Hilfe zu leisten. Die Zahl der Jahresringe des Holzes, die an aller dieser Arbeit der Wasserleitung beteiligt wird, bleibt bei alledem eine beschränkte. Ihren außer Tätigkeit gesetzten Wasserbahnen gegenüber verhalten sich zudem die verschiedenen Holzgewächse nicht in übereinstimmender Weise. Die einen lassen sie im wesentlichen so fortbestehen, wie sie zuvor waren, die andern richten sie entsprechend für den untätigen Zustand ein. Zu den erstgenannten Holzgewächsen gehören die Splinthölzer, zu den letztgenannten die Kernhölzer. Die Rotbuche befindet sich unter den Splinthölzern und kann uns über deren Verhalten aufklären. Untersucht man, von außen nach innen fortschreitend, die immer älter werdenden Jahresringe ihres Holzes, so bemerkt man keine andere auffällige Veränderung als die, daß die Zahl der lebendigen Zellen in den Markstrahlen und dem Holzparenchym langsam abnimmt. In einem 124 Jahre alten Stammstück der Rotbuche, das ich untersuchte, waren noch im 80. Jahresring von außen vereinzelte, lebendige Zellen anzutreffen, weiter nach innen zeigten sie nur noch gebräunten, abgestorbenen Inhalt. Im übrigen hatte das Holz sein früheres Aussehen bewahrt und nur etwas rötliche Färbung angenommen. Wie anders wäre uns ein Kernholz bei entsprechender Untersuchung entgegengetreten! Seinen meist schon an der dunkleren Färbung kenntlichen Kern hätten wir gegen den helleren „Splint" scharf abgesetzt gefunden und zudem festgestellt, daß alle seine Zellen tot sind. Die letzte Tätigkeit der noch lebenden Zellen in einem Jahresringe, der in Kernholz übergeht, besteht darin, die Wasserbahnen abzuschließen, bzw. zu verstopfen, meistens auch die sämtlichen Zellwände mit bestimmten Stoffen zu imprägnieren. Das wird bei den Gymnospermen in anderer Weise als bei den Dikotylen erreicht. Die Gymnospermen verkleben mit Harz

Splinthölzer und Kernhölzer.

die Hoftüpfel ihrer Wasserbahnen; die Dikotylen verstopfen die Hohlräume dieser Bahnen mit „Kerngummi", lassen außerdem die lebenden Zellen, welche an die Wasserbahnen grenzen, durch die Tüpfel als sogenannte „Thyllen" in sie hineinwachsen und sie mit Gewebe ausfüllen. Zur Imprägnierung der Zellwände benutzen sie verschiedene Substanzen, vor allem aber Gerbstoffe, und es sind die Oxydationsprodukte der letzteren, welche den Kernhölzern ihre dunkle Farbe verleihen. So wird das Kernholz unserer Eiche braun, so das Ebenholz (*Diospyros*) schwarz. Auch bestimmte Farbstoffe, welche die Chemiker der Flavongruppe zuzählen, nehmen in ganz bestimmten Fällen an der Färbung des Kernholzes teil. Diesem Umstande verdanken wir die technisch wichtigen Farbhölzer. Zu ihnen gehört das Blauholz oder Campeche (*Haematoxylon campechianum L.*) mit rotem Kern, der das Hämatoxylin liefert, das rote Sandelholz (*Pterocarpus santalinus L. fil.*), aus dessen dunkelrotem Kern das Santalin, das Fernambukholz, Rotholz (*Caesalpinia echinata Lam.*), aus dessen rotem Kern das Brasilin, endlich das Gelbholz (*Chlorophora tinctoria Gaud.*), aus dessen gelbem Kern das Morin gewonnen wird. Es braucht bei alledem ein Holz, das im übrigen die Merkmale eines Kernholzes aufweist, nicht durchaus anders als der Splint gefärbt zu sein. So verhält es sich bei den Weiden. Im allgemeinen läßt sich behaupten, daß Kernhölzer, welche die Farbe des Splintes behalten haben, gegen spätere Zersetzung schlecht geschützt sind. Es fehlt ihnen die hierzu erforderliche, antiseptische Imprägnierung, wie sie durch Harze und Gerbstoffe verliehen wird. Daher sehen wir, daß Weiden im Alter so leicht hohl werden. Je besser eine Pflanze ihr Kernholz imprägniert hat, um so wertvoller ist dieses für uns. Ein solches Holz zeichnet sich für gewöhnlich auch durch besondere Dichte, Härte und meist auch Festigkeit aus. Die Imprägnierung schützt es vor den schädigenden Wirkungen der Atmosphärilien und den Angriffen der niederen und auch höheren Organismen. Hölzer, die von Natur nicht imprägniert sind, sucht dann wohl der Techniker für sich nutzbar zu machen, indem er sie mit antiseptisch wirksamen Stoffen, so mit Kupfersulfat, Chlorzink und Teerölen, meist unter Anwendung eines starken Druckes, tränkt. Ein Splintholz, wie die Rotbuche, läßt sich bei einem solchen Verfahren durch und durch imprägnieren, weil seine Wasserbahnen offen sind, der eingepreßte Stoff in sie gelangen und sich von ihnen aus auf das nächstangrenzende Gewebe verbreiten kann. Nicht so ein Kernholz. Soweit Splint an ihm vorhanden, wird dieser selbstverständlich völlig imprägniert, hingegen nicht der Kern, da seine Wasserbahnen verschlossen sind. Selbst bei Anwendung des stärksten Druckes, den die Imprägnierungsanstalten anzuwenden vermögen, bleibt die Imprägnierung des Kernholzes der Kiefer bei etwa 0,5 cm von der Oberfläche stehen und dringt noch weniger tief in das Kernholz der Eiche ein. — Daß ein bewurzelter Baum mit seinem Kernholz die Transpirationsbedürfnisse seines Laubes nicht zu decken vermag, das läßt sich durch einen einfachen Versuch feststellen. Man braucht nur im Umkreis seines Stammes einen Sägeschnitt zu führen, der bis auf das Kernholz reicht, damit das Laub alsbald welke. Würde man eine Robinie (*Robinia pseud-acacia L.*) unserer Gärten, die sogenannte Akazie, zu

Künstliche Holzimprägnierung.

dem Versuche wählen, so brauchte der Ringschnitt nur einige Zentimeter tief zu sein, weil der Splint dieses Baumes eine nur sehr geringe Mächtigkeit besitzt. Da zudem das zarte Laub sehr rasch welkt, so würde die Folge des Einschnittes sich in kürzester Zeit schon geltend machen.

Alter der Mammutbäume.

Man kennt Bäume, die tatsächlich ein Alter von mehr als 4000 Jahren erreicht haben, bei denen man dieses Alter an den Jahresringen abgezählt hat. Es sind das die Mammutbäume (*Sequoia gigantea Endl.*), deren Entdeckung im Jahre 1850, in der Sierra Nevada Kaliforniens, großes Aufsehen erregte. An gefällten Stämmen hatten amerikanische Forscher annähernd 4000 Jahresringe gezählt. Der deutsche Forstmann Heinrich Mayr berechnete auf Grund vergleichender Untersuchungen für den stärksten Baum, den er maß, und der in 4 m Höhe einen Durchmesser von 10,2 m hatte, ein Alter von 4250 Jahren. Man stellt sich kaum die gewaltigen Holzmassen vor, die ein solcher Baum erzeugt hat. Ein Stamm in Fresnoly, den Heinrich Mayr genau ausmessen konnte, dessen Höhe 102 m betrug, und der 2 m über dem Boden einen Durchmesser von 7 m, 34 m über dem Boden von 3,7 m aufwies, stellte tatsächlich dieselbe Holzmenge vor, wie sie von einem Hektar Wald unserer einheimischen Fichten in achtzig bis neunzig Jahren produziert wird. Beim Anblick eines solchen Baumriesen könnte man sich vorstellen, man habe ein Wesen vor sich, in welchem auch fertiggestellte Gewebezellen seit so enormer Zeitdauer funktionieren,

Lebensdauer pflanzlicher Gewebezellen.

einer Zeitdauer, gegen die das Leben selbst der langlebigsten Tiere kurz erscheinen müßte. In Wirklichkeit liegt das Verhältnis aber anders. Auch die Zellen eines Mammutbaums, die aus dem embryonalen Zustand getreten sind, erreichen in Wirklichkeit nur ein Alter, das die Dauer des menschlichen Lebens nicht überschreitet, kaum mehr denn 80 Jahre. Schreiten wir in den Jahresringen des Stammes von außen nach innen fort, so gelangen wir bald aus dem Splint in das Kernholz und haben damit die nur noch aus toten Formelementen aufgebauten Stammteile erreicht. Ein 4000jähriger Mammutbaum stellt also ein aus toten Formelementen, deren Alter bis auf 4000 Jahre zurückreicht, aufgebautes Skelett dar, das von einem Gewebemantel bedeckt ist, in welchem Leben herrscht, in dem aber auch die langlebigsten Zellen kaum über 80 Jahre hinaus funktionieren. Anders die embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte, jene Zellen, die dort in fortgesetzter Vermehrung begriffen sind. Diese teilen

Kontinuität der embryonalen Substanz.

sich seit jener Zeit fort, in der durch einen Befruchtungsvorgang die diploide Keimzelle erzeugt wurde, die dem Baum den Ursprung gab, also unter Umständen seit mehr denn 4000 Jahren. Das Leben jeder embryonalen Zelle als solcher war aber stets kurz, denn jeder Teilungsschritt schuf eine neue Zellgeneration, die der vorhergehenden ein Ende machte. Doch die lebende Substanz setzte sich ununterbrochen durch alle diese embryonalen Zellgenerationen fort. Findet die Weiterentwicklung eines solchen pflanzlichen Vegetationspunktes schließlich doch ein Ende, so ist es nur, weil früher oder später ihr innere wie äußere Ursachen, am häufigsten wohl die Erschwerung des Stoffaustausches zwischen Wurzel und Gipfel, ein Ende bereiten. Von dem Wurzelstock mancher Stauden, die horizontal im Boden weiterwachsen und sich an ihrer Unterseite

bewurzeln, könnte man sich theoretisch eine endlose Fortentwicklung vorstellen. Die Länge des Weges, die ein solcher Wurzelstock im Boden zurücklegt, wird dann schließlich auch die Höhe der mächtigsten Baumriesen übersteigen müssen.

Bau und Tätigkeit der Kambiumzellen.

Das Kambium, dessen Tätigkeit unsere Holzgewächse mit sekundären Geweben versorgt, wird von inhaltsreichen, zartwandigen Zellen gebildet, welche die Gestalt rechteckiger Prismen haben, deren Enden abwechselnd nach rechts und links zugeschärft sind. Innerhalb der sekundären Markstrahlen sind die Kambiumzellen kürzer als zwischen den Holz- und Baststrängen, weil, wenn ein neuer Markstrahl eingeschaltet wird, die Kambiumzellen der entsprechenden Stelle quere bzw. schräge Teilungen erfahren. Meist kommt dem Kambiumring eine dauernde „Initialschicht" zu, d. h. eine Zellreihe, die als solche fortbesteht und durch Teilung Schwesterzellen nach innen oder außen abgibt. Diese letzteren Zellen teilen sich einmal, auch wohl einigemal, bevor sie zu Gewebezellen des Holzstrangs oder Baststrangs werden, sie gehen hingegen ohne Teilung in den Bau der Markstrahlen ein.

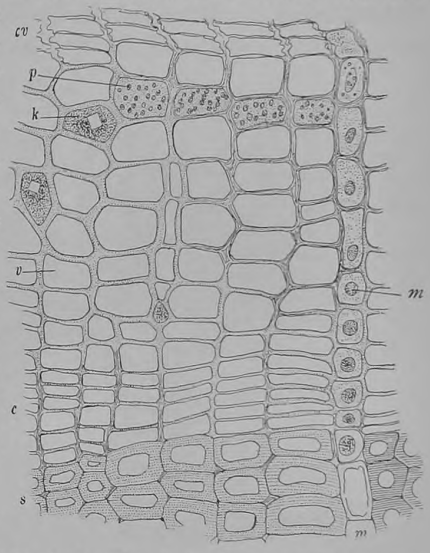



Fig. 65. Querschnitt aus dem Stamme der Kiefer (Pinus silvestris), den äußeren Rand des Holzkörpers, das Kambium und den angrenzenden Bast in sich fassend. *s* Spätholz, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *p* Bastparenchym, *k* kristallführende Bastparenchymzelle, *cv* außer Funktion gesetzte Siebröhren, *m* Markstrahl. Vergr. 240.

Über die Natur der sekundären Gewebe, welche das Kambium liefert, wollen wir uns an einem Beispiel, das wir den Gymnospermen, und einem solchen, das wir den Dikotylen entnehmen, zu unterrichten suchen.

Bau des Kiefernstammes.

Wir wählen unsere Kiefer (*Pinus silvestris L.*) für die Untersuchung aus, und zwar ein nicht zu dünnes Stammstück, weil die Größe der Formelemente im Stamm der Kiefer bis etwa zum 45. Jahre zunimmt, aus dieser uns aber Vorteile für das Studium der Einzelheiten erwachsen. Drei Schnittrichtungen (Fig. 63) sind notwendig, um eine körperliche Konstruktion des Gesehenen zu ermöglichen: ein Querschnitt (*q*), ein radialer Längsschnitt (*l*) und tangentiale Längsschnitte (*t*) in verschiedener Entfernung von der Oberfläche. Ein Querschnitt, der Holz und Bast in sich faßt (Fig. 65), bringt uns sofort die Eigenart des Koniferenholzes zur Erkenntnis. Wir sehen das Holz (Fig. 65 *s*, 66) aus radial aufeinanderfolgenden, annähernd rechteckigen Formelementen nur einer Art aufgebaut. Von Zeit zu Zeit setzt sich, nach Einschaltung einer radialen Wand, eine solche Reihe in zwei Reihen nach außen fort (Fig. 66, *a*—*aa*). Störungen im Verlauf der Reihen stellen sich dort ein, wo zwischen die dickwandigen Form-

elemente, aus denen sie bestehen, senkrechte, von einem Kranz dünnwandiger Zellen umgebene Interzellulargänge eingeschaltet sind (Fig. 66 *h*). In den dickwandigen Formelementen, die in radialen Reihen angeordnet sind, haben wir es mit Tracheïden zu tun, aus denen ein Nadelholz fast ausschließlich besteht. Außer diesen Tracheïden hat die Kiefer nur jene Holzparenchymstränge in ihrem Holzkörper aufzuweisen, welche die Interzellulargänge umhüllen. Der Interzellulargang (*h*) ist mit Harz erfüllt, er bildet einen „Harzgang". Die ihn umgebenden Parenchymzellen führen Stärke, die das Material für die Harzbildung liefert. Die Tracheïden, die das Kambium (Fig. 65 *c*) im Frühjahr bildet, werden weitlumig (Fig. 66 *f*). Sie sind es, welche die meiste Arbeit bei der Wasserleitung leisten. Allmählich nimmt der radiale Durchmesser der Tracheïden im Jahresringe ab, während die Dicke ihrer Wand zunimmt (Fig. 66 *s*). Schließlich werden die Tracheïden des Spätholzes, die ganz vorwiegend nur noch mechanischen Aufgaben obliegen, auf ungefähr ein Drittel des radialen Durchmessers der Frühholztracheïden reduziert, während ihre Wand etwa anderthalbmal so dick, wie die jener ist. Entsprechend zarte Schnitte lassen die Hoftüpfel (Fig. 66 *t*) an den radialen Wänden der Tracheïden erkennen. Sie fallen durch ihre bedeutende, für Nadelhölzer charakteristische Größe auf, beanspruchen den größten Teil der Wandbreite und bilden nur eine Reihe an ihr. Fänden wir sie in zwei bis drei Reihen angeordnet vor, so hätten wir daraus zu schließen, daß das Holzstück, das uns zur Untersuchung vorliegt, dem sekundären Zuwachs nicht des Kiefernstammes, sondern seiner Wurzel entstammt. Daß Wurzelholz sich durch bedeutende Weite seiner Formelemente auszeichnet, haben wir früher schon hervorgehoben. Nach dem Spätholz zu würden wir an einem Stammholzpräparat die Hoftüpfel in den an Weite abnehmenden Tracheïden sich auch entsprechend verengen sehen, zugleich feststellen, daß ihre Zahl dauernd abnimmt. Zwischen den Tracheïdenreihen verlaufen die weit engeren, radial gestreckten Markstrahlzellen (Fig. 65 u. 66 *m*), die man früher oder später im Innern des Holzkörpers blind endigen sieht. An der äußeren Grenze des Holzkörpers gelangt man in das dünnwandige Kambium (Fig. 65 *c*). Zur Zeit der Vegetationsruhe grenzen dessen Zellen unvermittelt an die stark verdickten Tracheïden des Spätholzes (Fig. 65). Ist die Holzbildung im Gange, so hat man alle Zustände der Wandverdickung und Hoftüpfelbildung vor Augen. — Die

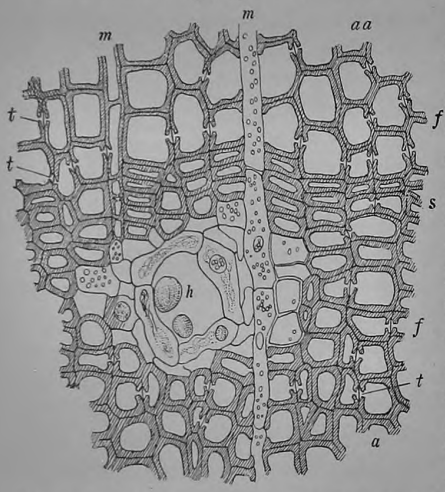



Fig. 66. Partie eines Querschnittes durch das Kiefernholz an einer Jahresgrenze. *f* Frühholz, *s* Spätholz, *t* Hoftüpfel, *aa* eine sich nach außen verdoppelnde Tracheïdenreihe, *h* Harzgang, *m* Markstrahlen. Vergr. 240.

radiale Anordnung der Formelemente setzt sich aus dem Holz durch das Kambium in den Bast fort (Fig. 65). Die Zellwände verdicken sich an der Bastseite sehr rasch und bekommen dort ein mattweißes Aussehen. An den radialen Wänden der weitlumigeren Formelemente, entsprechend den Stellen, an welchen die Tracheïden ihre Hoftüpfel tragen, entwickeln sich Siebtüpfel. Denn die weiteren Formelemente (Fig. 65 *v*) des sekundären Zuwachses an der Bastseite sind Siebröhren. Tangentiale Bänder von Bastparenchym (*p*), die meist nur einschichtig sind, wechseln mit vielschichtigen Siebröhrenlagen ab. Die Bastparenchymzellen führen Stärke (*p*), in einzelnen Zellen Kristalle (*k*). Geleitzellen gehen, wie

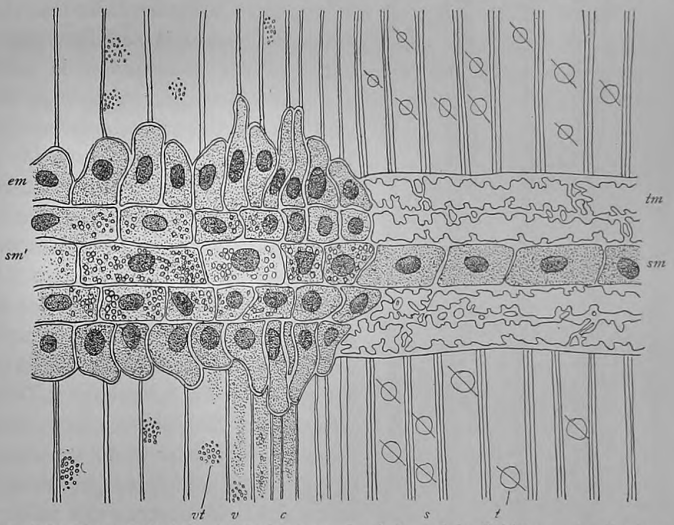



Fig. 67. Radialer Längsschnitt durch den Kiefernstamm, den Außenrand des Holzkörpers, das Kambium und den anschließenden Bast, sowie einen Markstrahl in sich fassend. *s* Spättracheïden. *t* Hoftüpfel, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *vt* Siebtüpfel, *tm* tracheïdale Markstrahlzellen, *sm* stärkeführende Markstrahlzellen im Holzkörper, *sm'* im Bastkörper, *em* eiweißführende Markstrahlzellen. Vergr. 240.

wir schon wissen, den Siebröhren der Gymnospermen ab. Nur eine verhältnismäßig enge Zone des Bastes ist mit funktionierenden Siebröhren versehen. Ein wenig weiter nach außen und die Siebröhren sind entleert, außerdem zusammengedrückt, ihre Wände gebräunt (Fig. 65 *cv*). Die zwischenliegenden Bänder der stärkehaltigen Zellen bleiben aber noch längere Zeit am Leben und schwellen nicht unbedeutend an. Dasselbe tun die stärkehaltigen Zellen der Markstrahlen innerhalb des Bastes, im Gegensatz zu den nicht stärkehaltigen, welche obliterieren. — Der radiale Längsschnitt (Fig. 67) führt uns an den Frühholztracheïden die Hoftüpfel in besonderer Schönheit vor. Man sieht sie jetzt in Frontansicht, und da erscheinen sie als Doppelkreise, indem ihre enge Mündungsstelle sich als zentraler kleiner Kreis, ihre Ansatzstelle an der primären Wand als äußerer großer Kreis zeichnet. In den engen Spätholztracheïden (*s*) wird die Mündungsstelle der Hoftüpfel (*t*) spaltenförmig und kommt schräg zu stehen. Die Länge der Tracheïden nimmt vom Frühholz zum Spätholz zu. Die

Markstrahlen präsentieren sich in ihrem ganzen Verlauf, und man sieht, daß sie aus Längsreihen von solchen Zellen bestehen, die lebendigen Inhalt und Reservestoffe, so die leicht nachweisbare Stärke führen (*sm*), und von andern, die leer sind und durch zackenförmig vorspringende Verdickungsleisten versteift werden (*tm*). Zwischen den lebenden Zellen und den Tracheïden sind große, einseitig behöfte Tüpfel angebracht. Durch die Schließhaut dieser Tüpfel pressen im Frühjahr die Markstrahlzellen gelöste Reservestoffe in die Wasserbahnen hinein, damit sie mit dem Wasserstrom als Blutungssaft möglichst rasch zu den sich entfaltenden Sprossen gelangen. Die inhaltsleeren Markstrahlzellen hängen durch Hoftüpfel mit den Tracheïden und untereinander zusammen, sie befördern das Wasser in radialer Richtung. Sie stellen Reihen niedriger, besonders gestalteter Tracheïden dar, die als Saum den Markstrahlen angefügt wurden. Auch können sie zwei übereinanderstehende Markstrahlen zu einem Markstrahl verbinden und eine Mittelreihe in diesem bilden. Jenseits des Kambiums (*c*), innerhalb des Bastes, zeigen sich an den radialen Seitenwänden der Siebröhren (*v*) die Siebtüpfel (*vt*) in Frontansicht. An den geneigten Terminalwänden der Siebröhren sind diese Siebtüpfel zu Siebplatten dicht aneinander gedrängt. Die stärkehaltigen Markstrahlzellen des Holzes setzen sich in den Bast fort (*sm'*), und dort sieht man sie in den weiter nach außen gelegenen Partien kugelig anschwellen. Diejenigen Zellreihen, die an den Holzmarkstrahlen tracheïdal waren, gehen im Bast in protoplasmareiche Züge von Zellen (*em*) über, die longitudinal gestreckt und den Siebröhren angeschmiegt sind. Sie stellen Säume von Bastparenchym am Markstrahl vor und zeigen ähnliche Beziehungen zu den Siebröhren wie bei den angiospermen Pflanzen die Geleitzellen. Ihr enger Zusammenhang mit den Siebröhren macht sich dadurch kenntlich, daß sie gleichzeitig mit ihnen außer Funktion treten und zerquetscht werden. — An tangentialen Längsschnitten durch den Holzkörper (Fig. 68) bieten uns die halbierten Hoftüpfel (*t*) genau denselben Bau wie am Querschnitt. Das Ineinandergreifen der zugeschärften Enden der Tracheïden, durch welches der feste Verband dieser Formelemente gesichert wird, tritt, da er in tangentialer Richtung erfolgt, erst in dieser Ansicht deutlich vor. Die Zuschärfung der Spätholztracheïden ist weit stärker als jene der Frühholztracheïden; erstere keilen sich daher weit tiefer zwischeneinander ein. Die durchschnittenen Markstrahlen

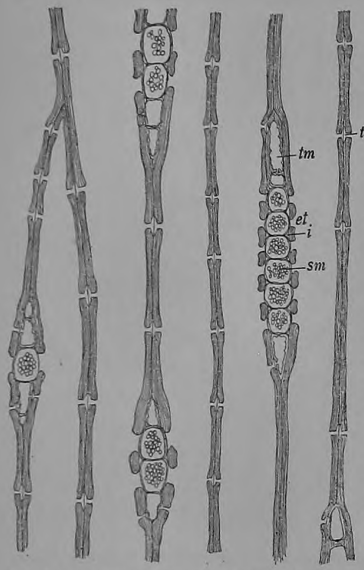



Fig. 68. Tangentialer Längsschnitt durch das Spätholz der Kiefer. *t* Hoftüpfel, *tm* tracheïdale, *sm* stärkeführende Markstrahlzellen, *et* einseitig behöfte Tüpfel, *i* Interzellularen am Markstrahl. Vergr. 240.

sehen wie flache Linsen von wechselnder Höhe aus. Man kann feststellen, daß ihre lebendigen Zellen (*sm*) an den Kanten von Interzellularen (*i*) begleitet werden. Für die Durchlüftung der inneren Gewebe zu sorgen, allen lebendigen Zellen des Holzkörpers den atmosphärischen Sauerstoff zuzuführen, den sie zur Atmung, also zur Erhaltung des Lebens brauchen, ist nämlich auch eine Aufgabe, die den Markstrahlen zufällt. Daher die lufterfüllten Interzellularen, wegen ihres Luftgehaltes schwarz in den mikroskopischen Bildern erscheinend, sich ohne Unterbrechung von der Oberfläche des Stammes durch Bast und Kambium in das Holz verfolgen lassen. Die im Bast abwärts geleiteten, den Blättern entstammenden Assimilate finden in den lebenden Zellen der Markstrahlen ihren Weg zum Kambium und weiter zum Holz. Dort haben sie bei der Kiefer nicht nur diese Assimilate zur Frühjahrszeit in die Wasserbahnen zu pressen, sondern auch jene Parenchymstränge zu versorgen, welche die Harzgänge umgeben. Im tangentialen Längsschnitt fallen in Abständen auch stärkere Markstrahlen auf, die je einen in derselben Richtung wie sie, also radial verlaufenden Harzgang einschließen. Diese radialen Harzgänge stehen mit den longitudinalen der Holzstränge in Verbindung. So erklärt sich die Menge Harz, die an einem verwundeten Kiefernstamm herausfließt, und die man bestimmten Kiefernarten durch entsprechend angebrachte Wunden zwecks Terpentingewinnung abzapfen kann.

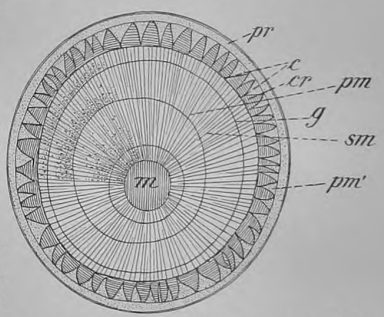



Fig. 69. Querschnitt durch einen im vierten Jahre stehenden Zweig der rüsterblättrigen Linde (Tilia ulmifolia). *pr* primäre Rinde, *c* Kambiumring, *cr* Bast, *pm* primäre Markstrahlen, *pm'* äußeres, erweitertes Ende eines primären Markstrahls, *sm* sekundärer Markstrahl, *g* Jahresgrenze, *m* Mark. Vergr. 6.

Mikroskopische Unterscheidung der Nadelhölzer.

Ich hoffe, daß aus der gegebenen Schilderung sich ein gewisser Einblick in den Bau eines Kiefernstammes und auch die Art, wie derartige Untersuchungen durchgeführt werden, ergibt. Die anatomischen Daten, die man dabei gewinnt, können unter Umständen auch dem Zweck dienen, ein Stammstück zu bestimmen, dessen Ursprung man nicht kennt. Daß unser Stammstück einem Nadelholz angehörte, war ohne weiteres klar; da es Harzgänge führte, so konnte es beispielsweise nicht eine Edeltanne sein, da bei dieser Harzgänge fehlen. Aus den tracheïdalen Formelementen an den Markstrahlrändern ist auf eine Kiefernart im Gegensatz zu Fichte oder Lärche zu schließen, da letzteren solche Zellreihen an den Markstrahlen abgehen. Das Eibenholz würden wir an tertiären Schraubenbändern innerhalb der Tracheïden erkennen.

Bau des Lindenstammes.

Als Beispiel des sekundären Zuwachses bei einem dikotylen Holzgewächs wähle ich die Linde (*Tilia ulmifolia L.*). Ich will mich aber für diese kürzer fassen und nur das hervorheben, was den Unterschied gegen das uns jetzt bekannte Nadelholz bedingt. Der Querschnitt durch den Stamm der Linde zeigt uns nicht lauter gleichartige Formelemente im Holzkörper wie bei der Kiefer, vielmehr solche von sehr verschiedener Gestalt und Weite, von abweichendem

Inhalt und von mannigfaltiger Tüpfelung. Demgemäß bekämen wir auch nicht Anordnungen dieser Formelemente in radialen Reihen zu sehen, müßten vielmehr feststellen, daß die geradlinige Anordnung der Gewebezellen, wie sie auch hier aus der Teilung der Kambiuminitialen sich ergibt, fast sofort verwischt wird, weil jede Gewebezelle anders wächst und verschiedenen Raum beansprucht. Als einzige Übereinstimmung mit dem Querschnitt des Kiefernstammes könnte uns somit nur auffallen, daß auch hier weitlumigere Elemente im Frühholz bei weitem vorherrschen (Fig. 69 u. 70). Dieser Umstand bedingt es, daß sich auch in diesem Holz die Jahresringe deutlich markieren und schon dem bloßen Auge sichtbar sind. Eine eingehendere Untersuchung lehrt uns weiter, daß im Lindenholz Gefäße, d. h. Tracheen (Fig. 70 *m*), Tracheïden (*t*), Holzfasern (*l*) und Holzparenchymzellen (*p*) vertreten sind. Es ist also im Verhältnis zum Holz der Gymnospermen hier eine fortgeschrittene Arbeitsteilung zu verzeichnen. In die Arbeit der Wasserleitung, die bei der Kiefer sowie andern Gymnospermen nur von Tracheïden besorgt wird, teilen sich hier die aus verschmolzenen Zellreihen hervorgegangenen Gefäße und die Tracheïden, die nur je einer Ursprungszelle ihre Entstehung verdanken. Die mechanische Festigung des Holzkörpers, die bei der Kiefer denselben Formelementen wie die Wasserleitung zufiel, wird hier einem besonderen Formelement, der „Holzfaser" übertragen, die besonders zahlreich zwischen die andern Formelemente eingeschaltet ist. Zwar zeichnet sich die Holzfaser des bekanntlich recht weichen Lindenholzes nicht durch besonders starke Wandverdickung aus (Fig. 70 u. 71 *l*), zeigt im übrigen aber die charakteristischen Merkmale solcher Fasern. Denn sie ist langgestreckt, an beiden Enden zugespitzt (Fig. 71 *l*) und mit spärlichen, einfachen, d. h. unbehöften, spaltenförmigen, links aufsteigenden Tüpfeln versehen. Diese Holzfasern führen Luft. Die Holzparenchymzellen erkennt man schon im Querschnitt (Fig. 70 *p*) an ihrem protoplasmatischen Inhalt, meist auch an der Stärke, die sie führen. Sie bilden ununterbrochene Zellenzüge (Fig. 71 *p*), die sich, wie auch sonst, stets den Wasserbahnen anschmiegen, mit denen sie durch halbbehöfte Tüpfel kommunizieren; untereinander hängen sie durch zahlreiche einfache Tüpfel zusammen. Jede Kambiumzelle teilt sich meist zweimal der Quere nach, um Holzparenchymzellen zu erzeugen; dementsprechend sind die Holzparenchymzellen in der Längsansicht kurz und zeigen sich rechteckig oder an einem Ende zugespitzt, je nachdem sie aus den Endzellen oder den mitt-

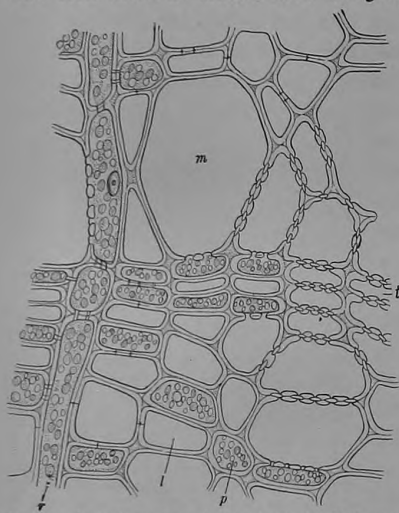
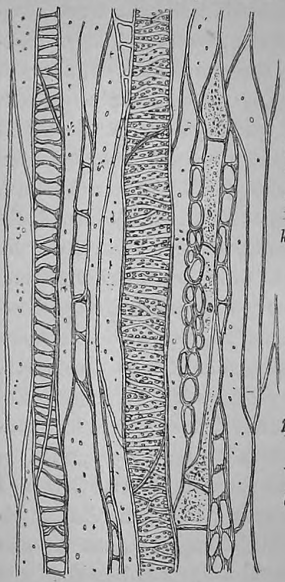



Fig. 70. Teil eines Querschnittes durch das Holz von Tilia ulmifolia an einer Jahresgrenze. *m* weites Tüpfelgefäß, *t* Tracheïden, *l* Holzfaser, *p* Holzparenchym, *r* Markstrahl. Vergr. 540.

leren Zellen der geteilten Kambiumzelle, die ja an ihren Enden zugeschärft war, hervorgingen. — Die Tracheïden (*t*) sind schraubenförmig verdickt oder behöft getüpfelt, den Gefäßen (*m*) kommt außer den Hoftüpfeln ein sehr zartes, tertiäres Schraubenband zu. Mechanische Aufgaben können diesem dünnen Schraubenbande in den Gefäßen kaum obliegen, doch mag es für die Vorgänge des Wasseraufstiegs in Betracht kommen und möglicherweise den Wasserstrom in Schraubenrichtung längs der Wand auch dann ermöglichen, wenn eine Luftblase den Innenraum der Bahn versperrt. Denn es drängt sich beim Studium des so kunstvollen



*l t t r l m p r*

Fig. 71. Tangentialer Längsschnitt aus dem Holz von Tilia ulmifolia. *m* Tüpfelgefäß, *t* mit Schraubenbändern versehene Tracheïden, *p* Holzparenchym, *l* Holzfaser, *r* Markstrahlen. Vergr. 160.

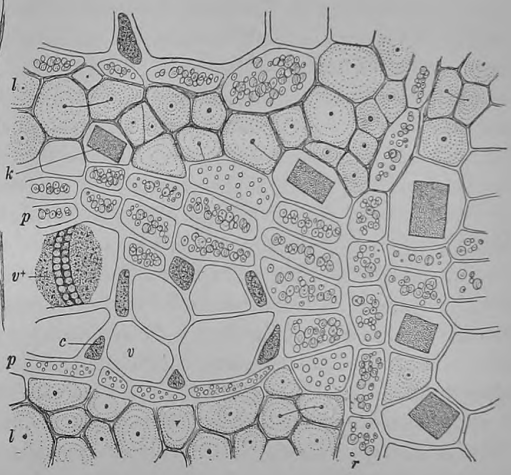



Fig. 72. Durchschnitt durch den Bast der Linde (Tilia ulmifolia). *v* Siebröhren, bei *v** eine Siebplatte getroffen, *c* Geleitzelle, *p* Bastparenchym, *k* kristallführende Zellen des Bastparenchyms, *l* Bastfasern, *r* Markstrahl. Vergr. 540.

Baues, den das Holz der Bäume zeigt, die Überzeugung auf, daß auch nicht die geringste Struktur, das kleinste Tüpfelchen in ihm nutzlos sei. Alle Wasserbahnen stehen auch im Lindenholz, trotzdem sie in anders funktionierende Gewebe eingebettet sind, in direkter Verbindung. Im Spätholz fehlen Gefäße so gut wie vollständig, es führt dieses als Wasserbahnen nur enge Tracheïden. — Der Bast (Fig. 72) zeigt im Querschnitt eine Abwechslung dunkler und heller Zonen. Die dunkler erscheinenden enthalten einen Streifen, der aus Siebröhren (*v*) und ihren Geleitzellen (*c*) besteht und ihm nach innen und außen sich anschließenden Streifen von Bastparenchym (*p*), das Stärke, bzw. auch große Einzelkristalle von Kalziumoxalat (*k*), führt. Die Siebröhren (*v*) sind an ihrem weiten Lumen kenntlich. Es begleitet sie an einer Ecke ihre durch Protoplasmareichtum ausgezeichnete Geleitzelle (*c*). Die hellen Zonen des Bastes bestehen

aus „Bastfasern" (*l*), deren Wände weiß im Bilde glänzen und so stark verdickt sind, daß das Zellumen nur noch als sehr schwacher Punkt inmitten der Zelle erscheint. Diese Bastfasern der Linde sind, wie Längsschnitte lehren, bis 2 mm lang. Sie geben das bekannte Bindematerial der Gärtner, den „Lindenbast" ab. Die Bezeichnung Bast rührt von ihnen her und wurde erst weiterhin auf den ganzen sekundären Zuwachs der gymnospermen und dikotylen Stämme übertragen. An radialen Längsschnitten treten die Siebplatten in den seitlich geneigten Terminalwänden der Siebröhrenglieder bei der Linde besonders deutlich vor. In Siebröhren, die außer Tätigkeit stehen, sind sie mit stark lichtbrechenden Kallusmassen belegt; diese können aufgelöst werden, und die Siebröhre tritt wieder in Tätigkeit. Länger als vier Jahre funktionieren aber die Siebröhren einer Linde nicht; dann werden sie mitsamt ihren Geleitzellen entleert und zerdrückt. — Die Markstrahlen (Fig. 70, 71 u. 72 *r*), die als radiale Bänder durch Holz und Bast laufen, haben einschichtige Ränder, in ihrem mittleren Teil werden sie hingegen oft mehrschichtig. Die Zellenzüge ihrer Ränder sind höher, sie hängen durch einfache Tüpfel untereinander, durch halbbehöfte mit den Wasserbahnen zusammen. An letztere geben sie ihre Reservestoffe ab, so daß man sie oft sehr inhaltsarm antrifft. Die inneren Zellreihen der Markstrahlen sind niedriger, in Richtung des Radius gestreckt, ohne Tüpfelverbindung mit den Wasserbahnen, doch durch einfache Tüpfel mit den höheren Randzellen, untereinander und mit dem Holzparenchym der Stränge verbunden. Sie dienen der Weiterbeförderung der Assimilate in radialer Bahn innerhalb des Markstrahls, übermitteln sie an das Holzparenchym, mit dem sie ein zusammenhängendes Ganzes bilden, und zeigen sich mit Stärke vollgepfropft, auch in Zeiten, wo diese in den höheren Markstrahlzellreihen ganz fehlt. Also liegt eine Arbeitsteilung in diesen Markstrahlen vor, ihre inneren Zellreihen dienen Leitungszwecken, die des Randes einer Förderung der Beziehungen zu den Wasserbahnen. Im Bast hört diese Sonderung im Markstrahl auf, da haben eben alle Markstrahlzellen nur die eine Aufgabe zu erfüllen, Reservestoffe von den Leitungsbahnen des Bastes zu übernehmen, und sie radial zum Kambium und weiter zu befördern. Auch die Markstrahlen der Linde werden auf ihrem ganzen Wege von luftführenden Interzellularen begleitet.

Verschiedenheit des Baues der Dikotylenstämme.

Im übrigen herrscht, innerhalb der möglichen Grenzen, im Aufbau des Holzes und des Bastes der Dikotylen nicht geringe Mannigfaltigkeit, die vielfach die Ermittlung einer Pflanzenart oder doch der Gattung, unter Umständen freilich nur der Familie, nach dem Holzbau ermöglicht. Die Verschiedenheit der in die Zusammensetzung des Holzes eingehenden Formelemente, ihre Verteilung, im besondern die des Holzparenchyms, das in dem einen Falle die Wasserbahnen ganz umhüllt, in dem andern sich in Bändern ihnen anschmiegt, die Weite der Gefäße und anderes mehr bieten für eine Bestimmung die erwünschten Anknüpfungspunkte. — Verschieden ist der Ursprung der Formelemente, denen die besonderen Aufgaben der Festigung im dikotylen Holze zugefallen sind. Bei der Linde und vielen andern Holzgewächsen kann man aus der einfachen Tüpfelung der Holzfasern und aus Mittelformen zwischen ihnen und dem

Holzparenchym den Schluß ziehen, daß sie phylogenetisch von diesem abstammen; bei der Eiche, der Rotbuche verraten die mechanischen Formelemente hingegen tracheïdalen Ursprung, denn sie sind durch Übergänge mit den Tracheïden verbunden und besitzen Tüpfel, die noch Reste eines Hofs verraten. Die mechanischen Elemente werden somit bei der Eiche, der Buche und andern verwandten Holzgewächsen durch sehr englumig gewordene, stark verdickte Fasertracheïden geliefert. — Manche Holzarten, wie Weiden, Pappeln, zahlreiche Leguminosen haben aus ihren Wasserleitungsbahnen die Tracheïden ganz ausgeschaltet und befördern das Wasser nur noch in Gefäßen. Bei den Magnoliaceen und Nächstverwandten gibt es anderseits einige wenige Gattungen, die den für Dikotyle merkwürdigen Fall darbieten, daß ihr Holz, wie bei einer Konifere, nur aus in Reihen angeordneten Tracheïden besteht. Es mag sich dabei um Reliquien aus alter Zeit handeln. Selbstverständlich zeigen die verschiedenen Holzgewächse auch im Bau ihres Bastes nicht unwesentliche Differenzen. Siebröhren dürfen im Bast ebensowenig wie die Wasserbahnen im Holze fehlen, allein ihr Bau zeigt oft charakteristische Eigenheiten. Zu diesen kommen hinzu die Unterschiede in der Verteilung der Bastparenchyme, dem Fehlen, dem Vorhandensein und der Art der Ausbildung der mechanischen Bestandteile.

Ungewohnter Bau dikotyler Stämme und Wurzeln.

Der sekundäre Zuwachs, wie wir ihn im Stamme der Kiefer und der Linde kennen lernten, ist der allgemein verbreitete und wird daher als der „typische" bezeichnet. Ihm werden die anders sich verhaltenden, seltenen Fälle als „atypische" gegenübergestellt. Zu ihnen gehören unter anderem jene, in welchen die Tätigkeit des Kambiumringes nach einiger Zeit aufhört, und ein neuer Kambiumring als Folgemeristem außerhalb der Bastzone, meist im Perizykel des Zentralzylinders oder einem von ihm abstammenden Gewebe auftaucht. Ein solcher neuer Kambiumring bildet nach innen Holz, nach außen Bast, um auch seinerseits nach einiger Zeit die Tätigkeit einzustellen und einem zweiten, außen gelegenen Kambiumring die weitere Arbeit zu überlassen. Ein so erzeugter Stamm weist konzentrische Holz-Bastringe in seiner Zusammensetzung auf. So würden wir den Stamm einer *Cycas* gebaut finden, jener Gymnosperme, die man oft in unseren Gewächshäusern antrifft, und deren Blätter, bei Begräbnissen benutzt, fälschlich als Palmenwedel gelten. Eine Anzahl dikotyler Pflanzenfamilien, wie Chenopodiaceen, Amarantaceen, Phytolaccaceen, Loranthaceen u. a. weist die nämliche Eigenart des Verhaltens auf. Am meisten fallen aber Besonderheiten des Baues bei den Lianen auf, jenen Schlingpflanzen der tropischen Urwälder, an deren Stämme ungewohnte Aufgaben herantreten. Ihre Stämme werden wie Taue auf Zugfestigkeit beansprucht, zugleich müssen sie in hohem Maße biegungsfest sein. Diese Fähigkeiten erlangen sie vornehmlich durch Zerklüftung ihres Holzkörpers, indem dessen Parenchyme in Teilung eintreten und so die kompakte Holzmasse in zahlreiche Stränge zerlegen. Bei manchen Bignoniaceen begnügt sich der Holzkörper mit vier Einschnitten, die dadurch entstehen, daß an vier symmetrisch verteilten Stellen der Kambiumring aufhört, Holz nach innen zu bilden und nur noch Bast an seiner Außenseite erzeugt. Dadurch entstehen vier Bastkeile, die, ohne mit dem Holzkörper verbunden zu

sein, in diesen hineinschneiden. Beim Uneingeweihten erweckt es wohl einige Verwunderung, wenn er auf dem Querschnitt durch eine solche Liane ein scharf gezeichnetes, dunkles Kreuz zum Vorschein kommen sieht.

Maserbildung.

Auf ganz anderen Ursachen wie der ungewohnte Bau der eben geschilderten Stämme beruht die Maserbildung, die bei verschiedenen unserer Holzgewächse, besonders bei Laubhölzern, sich als Abnormität einstellt. Ein gemasertes Holz weist einen stark verbogenen und verschlungenen Verlauf seiner Formelemente auf. Diese Erscheinung kann veranlaßt sein durch Wundreiz, Parasiten, den Druck dicker werdender Seitenäste oder endlich auch durch eine aus unbekannten Ursachen veränderte Kambiumtätigkeit. Damit ist unter Umständen starke Holzwucherung verbunden, die zur Bildung von knollen- und beulenförmigen Auswüchsen an den Stämmen führt. Durch gedrängte Adventivknospenbildung, wie sie besonders nach Verwundung sich einstellt, wird grobe Maserung erzeugt, feine Maserung geht vornehmlich aus der starken Anschwellung von Markstrahlen hervor. In der Holzindustrie werden schöne Maserungen überaus geschätzt. Gemaserte Platten des nordafrikanischen Nadelholzes *Callitris quadrivalvis*, welches sich zudem durch seinen Wohlgeruch auszeichnet, wurden schon zur Römerzeit mit ganz außerordentlichen Preisen erstanden. Auf elfenbeinernen Säulen als Monopodien bildeten sie den Gegenstand der Prachtliebe römischer Großen.

Dickenzuwachs immergrüner Laubblätter.

Die sekundäre Tätigkeit primärer Meristemzonen der offenen Gefäßbündel von Gymnospermen und Dikotylen ist nicht ganz ausschließlich auf die Stammteile dieser Gewächse beschränkt. Sie kann sich auch in immergrünen Blättern dort einstellen, sofern diesen eine längere Lebensdauer zukommt. Sie hält sich aber stets in sehr bescheidenen Maßen und beschränkt sich darauf, etwas Holz und Bast den auch weiterhin isoliert bleibenden Gefäßbündeln hinzuzufügen. Das ist selbst bei denjenigen Blättern der Fall, die am längsten leben. Das sind die Nadeln mancher Koniferen, die bis sieben Jahre am Stamme verharren. Die Blätter immergrüner Dikotylen halten meist nicht länger als zwei Vegetationsperioden aus.

Verhalten der äußern Gewebe während des sekundären Zuwachses im Stamminnern.

Es ist klar, daß die Einschaltung neuer Gewebe im Innern eines Pflanzenteils dessen äußere Gewebe, sofern sie nicht in gleichem Maße sich vergrößern, in Spannung versetzen und schließlich sprengen muß. Eine dauernde Vermehrung der Zellen der primären, äußeren Gewebe durch Teilung findet nur bei verhältnismäßig wenigen Pflanzen statt und spielt sich auch dann nur selten ganz glatt ab. Bei verschiedenen Rosen, echten Akazien, sog. Stechpalmen, d. h. Ilexarten, bestimmten Ahornarten folgt, eine größere oder geringere Anzahl von Jahren, die primäre Rinde dem sekundären Zuwachs im Innern, wobei auch die Oberhaut standhält und nur die rissig werdenden und zerbröckelnden Verdickungsschichten ihrer Außenwände durch Hinzufügung immer neuer Verdickungsschichten von innen aus ergänzt. Bei den Misteln (*Viscum album L.*), jenen grünen Halbschmarotzern, die auf unseren Bäumen wachsen, sind auch die ältesten Stammteile noch grün. Die primären Gewebe bleiben an deren Oberfläche erhalten, ohne daß freilich die Oberhaut unversehrt fortzubestehen ver-

mag. Zwar folgen die Epidermiszellen durch fortgesetzte Teilungen der Umfangzunahme der Oberfläche, und sie ersetzen ihre schadhaft gewordenen, äußeren Verdickungsschichten durch neue, aber schließlich werden sie doch an verschiedenen Stellen gesprengt und desorganisiert, und nächsttiefere, sich entsprechend verdickende Rindenzellen treten an ihre Stelle. In der primären Rinde und dem Perizykel gelingen die Ausbesserungen mit Hilfe von Zellteilung, Zellwachstum und Zellwucherung meist besser, so daß diese Gewebe länger ausharren als die Oberhaut. Lehrreich ist es zu verfolgen, wie auch ein geschlossener Ring aus Sklerenchymfasern, wie ihn die großblättrige Osterluzei (*Aristolochia Sipho L'Hérit.*), diese von uns oft kultivierte Schlingpflanze, in ihrem Perizykel besitzt, zunächst repariert wird. Im dritten Jahre nach begonnener Kambiumtätigkeit im Innern erfolgt unter dem Druck der neu entstandenen Gewebe die Sprengung dieses Ringes. Die angrenzenden Parenchyme wachsen in die Lücken hinein, um sie zu füllen. Sie verwandeln sich dort teilweise in Steinzellen, um dem Sklerenchymring, so lange wie noch möglich, seine mechanische Leistungsfähigkeit zu wahren. Man kann sich leicht vorstellen, daß es kein geringer Druck ist, den die inneren Gewebe des sekundären Zuwachses auf die primären, äußeren ausüben, um sie zu dehnen und zu sprengen. G. Krabbe hat in bestimmten Fällen diesen Druck auf 10 Atmosphären berechnet. Der Turgordruck, der in Kambiumzellen herrscht, kann 25 Atmosphären betragen. Das sind Druckverhältnisse, die über die in unseren Dampfmaschinen herrschenden Spannungen wesentlich hinausgehen.

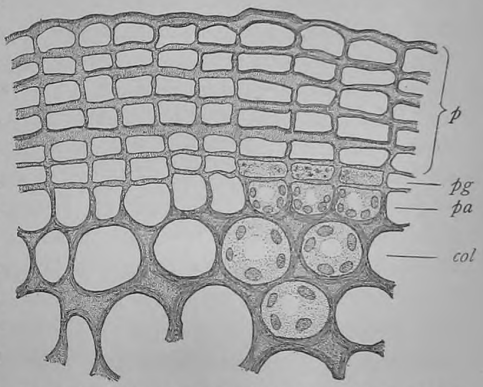



Fig. 73. Querschnitt der äußeren Teile eines einjährigen Zweiges von Pirus communis im Herbst. Beginn der Peridermbildung. *p* Kork, *pg* Phellogen, *pd* Phelloderm, *col* Kollenchym. Die Korkzellen führen gebräunten, abgestorbenen Inhalt; sie zeigen verdickte Außenwände. Vergr. 400.

Peridermbildung.

Meist stellt sich an der Oberfläche der in Dickenwachstum eingetretenen Stammteile alsbald „Peridermbildung" ein (Fig. 60 *l*, 73). Das macht sich schon äußerlich an ihrer Bräunung kenntlich. Die Peridermbildung wird durch die Anlage eines Korkkambiums oder „Phellogens" eingeleitet (Fig. 60 *ph*, 73 *pg*, 74 *ph*). Die Oberhaut selbst kann der Ort dieser Bildung sein (Fig. 73). Meist wird die auf die Oberhaut folgende Rindenschicht dazu verwendet (Fig. 74). In anderen Fällen tritt das Korkkambium auch tiefer auf, sogar im Perizykel. Die Zellen, von denen die Peridermbildung ausgehen soll, teilen sich zweimal tangential, so daß sie in eine innere, eine mittlere und eine äußere Zelle zerlegt werden. Die mittlere Zelle funktioniert dann weiter als Korkkambiumzelle. Ihre Teilungsprodukte verhalten sich wie die anderer Kambien, sie folgen in radialen Reihen aufeinander. Im wesentlichen kommen die nach außen ab-

Korkkambium.

gegebenen Zellen in Betracht, denn das sind Korkzellen; doch liefern die Korkkambien in vielen Fällen auch Zellen nach innen, und diese sind chlorophyll-
Korkrinde. haltig und verstärken die Rinde (Fig. 73*pd*). Das Gewebe, das sie darstellen, wird als „Korkrinde" oder „Phelloderma" bezeichnet. Es leuchtet ein, daß nicht umgekehrt das Korkkambium Kork nach innen und Korkrinde nach außen bilden kann, da Korklamellen allen Stoffverkehr unterbrechen, alles Gewebe somit, das nach außen von einer Korklamelle liegt, von der Nahrungszufuhr ab-
Korkzellen. geschnitten ist und absterben muß. Auch in den fertigen Korkzellen selbst hört bald das Leben auf, und sie füllen sich meist mit Luft. Die mehr oder weniger starke Braunfärbung verdankt der Kork vornehmlich dem abgestorbenen Inhalt seiner Zellen. Stärker verdickte Korkzellen sind von solchem Inhalt meist ganz angefüllt. Die Korkzellen zeigen im allgemeinen tafelförmige Gestalt. Ihre Wände bleiben je nach den Korkarten dünn oder werden mehr oder weni-
Flaschenkork. ger stark, vielfach einseitig verdickt. Im Kork der Korkeiche (*Quercus suber L.*) sind die Zonen, die jeder Flaschenkork uns zeigt, veranlaßt durch geringere Weite der Zellen, mit welchen jede Jahresproduktion abschließt. Das sind hier die innersten Zellagen, nicht die äußersten wie im Holzkörper, entsprechend der umgekehrten Richtung, in der die Korkbildung fortschreitet. Wie unser Flaschenkork gewonnen wird, das kann man in ausgedehntem Maßstab schon im Maurengebirge in der Nähe von Hyères sehen. Vereinzelten geschälten Korkeichen begegnet man auch bei Cannes. Der erste Kork, den der Stamm einer jungen Korkeiche an seiner Oberfläche erzeugt, ist rissig, spröde und daher unbrauchbar. Er wird abgeschält und wandert in die Gärtnereien. Tiefer im Stamm bildet sich nun ein neues Korkkambium, das den brauchbaren Kork liefert. Diesen schält man durchschnittlich alle acht Jahre, worauf immer wieder neue Korkkambien weiter nach innen sich bilden. So fährt man fort, bis der Baum etwa das 150. Jahr erreicht hat, wo dann die Qualität des Produktes bedeutend gesunken ist. Man schält nie den ganzen Baum auf einmal, vielmehr stets nur Stücke des Hauptstammes und der Äste. Das gibt einem geschälten Baum das fremdartige Aussehen, das jedem auffällt. Im besonderen ist dies der Fall, wenn eine Schälung erst kürzlich erfolgte, und die bloßgelegten Teile rotbraun, im Sonnenschein fast blutrot erscheinen.

Borke. Holzgewächse, an denen das erste Korkkambium in dauernder Tätigkeit bleibt, sind verhältnismäßig selten. Zu ihnen gehört die Rotbuche. Zudem legt sie ihr Korkkambium in der ersten Zellschicht unter der Oberhaut an, so daß nur diese von der Wasser- und Nahrungszufuhr abgeschnitten wird und abzusterben braucht. Aus dem Korkkambium geht eine sehr feste und höchst dehnbare Korkhaut hervor, deren Zellen flach und mit braunem Inhalt erfüllt sind. Diese Haut wird, während der Stamm an Dicke zunimmt, an ihrer Außenseite unmerklich gesprengt und verwittert dort, unter Entfärbung ihres Zellinhalts. Von innen aus ersetzt das Korkkambium dauernd diesen Verlust. Die Oberfläche des Stammes bleibt dabei glatt. Für gewöhnlich stellt ein erstes Korkkambium, das mehr oder weniger peripherisch am Stamm angelegt wurde, seine Tätigkeit ein, und es tritt ein neues, tiefer im Stamm sich bildendes, an

seine Stelle. Dieses funktioniert eine Zeitlang und überläßt die weitere Arbeit wiederum einem neuen. Das geht so weiter fort. Und immer tiefere Zellagen, zunächst noch innerhalb der primären Gewebe, dann in den Parenchymen der sekundären Rinde, gehen in die entsprechenden Teilungsvorgänge ein. Alles Gewebe, das nach außen abgeschnitten wird, stirbt ab und bildet mitsamt der Peridermlagen, von denen es durchsetzt ist, das, was man in der Bezeichnung „Borke" zusammenfaßt. Von Nährstoffen sind die Gewebe der Borken entleert und führen nur Nebenprodukte des Stoffwechsels, die aber als solche vielfach wirksame Schutzmittel gegen Tierfraß darstellen. Die Oberfläche älterer Stämme kann je nach der Pflanzenart ein recht verschiedenes Aussehen darbieten, entsprechend der Art und Weise, wie die Peridermbildung sich vollzieht. Umfassen die Peridermlagen nur begrenzte Teile der Stammoberflächen, so schneiden sie schuppenförmige Gewebestücke aus ihr heraus. Dabei setzen die neuerzeugten Peridermlagen mit ihren Rändern an die älteren an. In solcher Weise erzeugte Borke wird in Schuppenform abgeworfen und daher „Schuppenborke" genannt. So an den oberen Stammteilen der Kiefern und auffälliger noch an nicht zu alten Platanen, weil an diesen die sich ablösenden Borkenschuppen zunächst grüngelbliche Flecke an dem grauen Stamm hinterlassen, der wie ein Pantherfell gezeichnet erscheint. Am Weinstock wie am Kirschbaum gibt es „Ringelborke", weil die Peridermlagen in geschlossenen Zylindern am Stamme entstehen. Schwer sich abtrennende Borke, die am Stamm verharrt, wird während seiner Dickenzunahme nur rissig. Das ist das häufigste Bild, das sich uns bei Betrachtung alter Stämme darbietet. So zeigen sich auch die unteren Stammteile der Kiefern, so auch die Oberfläche alter Platanen. Bei solchen Stämmen, welche ihre Borke abwerfen, geschieht das nicht in rein mechanischer Weise, sondern durch Vermittlung besonderer, zu diesem Zwecke vorgebildeter Trennungsschichten. Es sind das unverkorkte Lamellen, die den Kork durchsetzen. Sie können dünnwandig sein und werden in solchem Falle infolge hygroskopischer Spannungen der Borke durchrissen, oder sie zeigen sich dickwandig und verholzt und widerstehen dem Zuge, während die Trennung sich in angrenzenden, dünnwandigen Korklagen vollzieht. Die braunrote Färbung, die bei Borken so verbreitet ist, rührt von ähnlichen Gerbstoffderivaten her, wie es jene sind, welche die Kernhölzer imprägnieren. Die antiseptischen Eigenschaften dieser Körper erhöhen in nicht geringem Maße die Widerstandsfähigkeit der so stark exponierten Gewebe.

Abwerfen von Borke.

Färbung der Borke.

An Wurzeln, die mit Dickenwachstum ausgestattet sind, geht die Peridermbildung nicht von dem äußeren Gewebe der Rinde aus, vielmehr von der Oberfläche des Zentralzylinders, vom Perizykel, den wir bereits als bevorzugten Ort von Neubildung bei der Anlage von Seitenwurzeln kennen gelernt haben. Die ganze primäre Rinde ist damit sofort dem Tode geweiht. Spätere Korkkambien, wo solche folgen, stellen sich dann wie im Stamme in den Parenchymen des sekundären Zuwachses ein.

Peridermbildung an Wurzeln.

Die Phanerogamen beschränken sich nicht darauf, ihren Stämmen und in die Dicke wachsenden Wurzeln Korkschutz zu gewähren, sie überdecken mit diesem so widerstandsfähigen Gewebe auch die Schuppen ihrer Winter-

Korkschutz anderer Pflanzenteile.

knospen, außerdem unterirdische Reservestoffbehälter, wie die Kartoffelknollen und so manche Früchte, beispielsweise die Äpfel. An derartigen Pflanzenteilen stellt, wenn ihr Wachstum vollendet ist, das Korkkambium seine Tätigkeit ein, wobei seine Zellen selber zu Kork werden.

Die Peridermlagen schließen den Pflanzenteil, den sie decken, gegen die Atmosphäre ab. Für die Durchlüftung des Pflanzeninnern muß aber in entsprechender Weise gesorgt werden. Das geschieht nun bei einer Anzahl von Holzgewächsen, z. B. den Weinreben (*Vitis*) und Waldreben (*Clematis*), dem Geißblatt (*Lonicera*) und Pfeifenstrauch (*Philadelphus*) u. a. auf einfachem Wege dadurch, daß sich die luftführenden Interzellularen der an die Peridermlagen stoßenden Markstrahlen durch diese hindurch bis zur Oberfläche des Stammes fortsetzen. Doch das ist nicht das gewohnte Verhalten. Vielmehr werden bei den meisten Holzgewächsen, im besonderen den Dikotylen, zu Beginn der Peridermbildung sog. „Rindenporen" oder „Lentizellen" (Fig. 74) erzeugt. Entsteht das erste Periderm in sehr peripherischer Lage, so treten die Rindenporen unter den Spaltöffnungen der Oberhaut auf. Das die Atemhöhle umgebende Parenchym beginnt sich zu teilen und erzeugt ein Kambium, das als „Verjüngungsschicht" (*pl*) bezeichnet wird. Von ihm gehen Zellen nach außen ab, die man „Füllzellen" (*l*) nennt, während nach innen zu etwas Korkrinde (*pd*) entsteht. Die Füllzellen einer solchen Rindenpore runden sich gegeneinander ab und bilden Interzellularen. Sie durchbrechen alsbald die Epidermis und heben sie lippenförmig empor. Ist ein zeitweiliger Verschluß bei Rindenporen erwünscht, so wird ein Zwischenstreifen festverbundener Zellen durch die Verjüngungsschicht erzeugt und sobald nötig wieder gesprengt. Die Verjüngungsschichten und das angrenzende Korkkambium verbinden sich alsbald zu einem zusammenhängenden Ganzen. Um Rindenporen in größerer Tiefe der Stämme anzulegen, werden einzelne Stellen der Korkkambien als Verjüngungsschichten verwertet.

Zwischenzellräume im Kork für Durchlüftungszwecke.

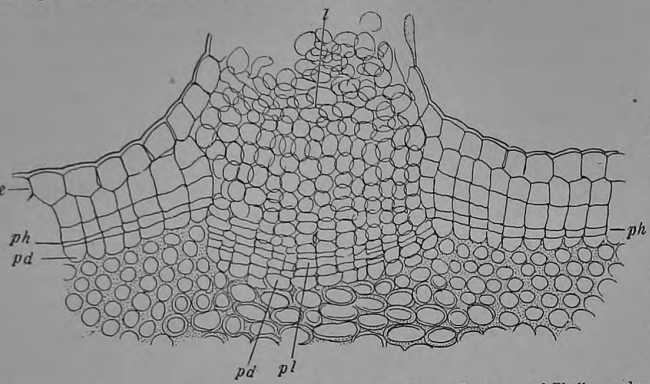



Fig. 74. Querschnitt durch eine Lentizelle von Sambucus nigra. *e* Epidermis, *ph* Phellogen des Periderms, *pd* Phelloderma, *pl* Verjüngungsschicht der Lentizelle, *l* Füllzellen. Vergr. 90.

Rindenporen.

Allen farnartigen Gewächsen geht noch echte Korkbildung ab; sie ist ein Vorrecht der Phanerogamen. Baumfarne, die einen ausdauernden Stamm bilden, imprägnieren die Zellwände seiner peripherischen Gewebe mit einem braunen Stoff, durch den sie äußerst widerstandsfähig werden.

Auch der Schutz, dessen die durch Verwundung freigelegten Stellen am Körper eines farnartigen Gewächses bedürfen, wird ihnen durch Imprägnierung mit einem antiseptischen Stoff erteilt. Im einfachsten Falle schließen phanerogame Landpflanzen gleichfalls eine kleine Wunde dadurch ab, daß sie das angrenzende Gewebe mit einem Schutzstoff durchtränken, unter Umständen dessen Wirkung noch durch Ausscheidung von Suberinlamellen in den einzelnen Zellen verstärken. Im übrigen ist Kork das Vernarbungsgewebe der Phanerogamen, ein Kork, der als „Wundkork" bezeichnet wird. Unter jeder größeren Wunde bildet sich ein Korkkambium, das in gewohnter Weise in Tätigkeit tritt. Bei Holzgewächsen geht diesem Vorgang für gewöhnlich die Bildung eines „Kallus" voraus. Es ist das eine Gewebewucherung, an der alle an die Wunde grenzenden, lebendigen Zellen sich beteiligen. Verkorken die Zellen dieses Kallus, so genügt auch wohl, ohne weitere Korkbildung, der durch diesen gewährte Schutz. Wundverschluß.

Wunden am Stamm gymnospermer und dikotyler Holzgewächse, die bis in den Holzkörper hineinreichen, werden „überwallt". Es wächst in solchen Fällen das Kambium des Stammes an den Wundrändern wulstig hervor. Der Wulst grenzt sich durch Kork nach außen ab, während in seinem Innern sich im Anschluß an das Stammkambium eine Kambiumschicht sondert, die wie ersteres nach innen Holz, nach außen Bast bildet. Die Überwallungswülste vergrößern sich infolge dieses Wachstums; sie werden über die Wundfläche hinweggeschoben und decken sie allmählich. War die Wunde nicht allzugroß, so gelingt es den Überwallungswülsten, sich schließlich mit ihren Rändern zu erreichen. Diese verwachsen, und damit ist die Wunde äußerlich verheilt und kann mit der Zeit ganz unkenntlich werden. Eine Verwachsung des neu erzeugten Holzes mit jenem, das die Verwundung bloßgelegt hatte, ist aber nicht möglich. Das alte Holz liegt gebräunt und abgestorben unter dem neuen. Daher kann es geschehen, daß beim Spalten eines gefällten Baumes, in den einst tiefe Zeichen eingeschnitten wurden, diese plötzlich zum Vorschein kommen. So besitzen wir in unserer Sammlung ein Stammstück der Rotbuche, das in 15 cm Entfernung von dem völlig normal erscheinenden äußeren Periderm, auf einer beim Kleinmachen des Holzes zufällig bloßgelegten, tangentialen Spaltungsfläche ein großes, dunkelbraunes Kreuz zeigt. Durch Überwallung vom Kambiumring aus werden auch Aststumpfe mehr oder weniger vollständig abgeschlossen, ein Vorgang, der wohl jedem gelegentlich auffallen mußte. Das über den Wunden erzeugte Holz ist in seinem Bau vom normalen zunächst verschieden und wird daher als „Wundholz" unterschieden. Seine Zellen sind fast isodiametrisch und nehmen erst allmählich gestreckte Formen an. Überwallung.

Die Wunden, die der Blattfall an unseren laubwerfenden Gewächsen im Herbste verursacht, werden auch mit Kork abgeschlossen. Der Blattfall selbst geht von parenchymatischen Trennungsschichten aus, die am Grunde des Blattstiels angelegt wurden, und in welchen die Mittellamellen der Zellwände verschleimen. Innerhalb der Zone, die für Anlage einer Trennungsschicht vorbestimmt ist, sind alle prosenchymatischen Gewebe von Anfang an sehr reduziert und mit Ausnahme der trachealen Formelemente unverholzt. Vor dem Blattfall.

Blattfall runden sich die Zellen der Trennungsschicht gegeneinander ab, ja, sie stoßen sich unter Umständen ab, indem sie sich schlauchförmig strecken. Die trachealen Formelemente werden dabei durchrissen. Der Schutz der Blattnarben wird im ersten Augenblick durch Verholzung und Verkorkung der freigelegten Zellwände erreicht, worauf die Ausbildung der Korkschicht folgt. Die freien Enden der Wasserbahnen in den durchrissenen Gefäßbündeln stopft die Pflanze mit Schutzgummi und mit Thyllen zu, die Enden der Siebröhren werden zusammengedrückt, worauf sie verholzen.

Regeneration. Die Leichtigkeit, mit der es pflanzlichen Geweben, die noch lebendigen Inhalt führen und nicht für ganz extreme Leistungen umgestaltet wurden, gelingt, in den embryonalen Zustand zurückzukehren, bedingt es, daß eine direkte Ergänzung verloren gegangener Organteile, im Gegensatz zum Tierreich, nur ganz selten vorkommt. Aus einem Blattstiel, der seine Spreite einbüßt, wächst nicht eine neue Spreite hervor, die Blattspreite, die eine ihrer Hälften verlor, wird diese nicht ergänzen. Wohl aber wird eine Pflanze, die durch Raupenfraß ihrer Blätter beraubt wurde, sofort neue Blätter aus den vorhandenen Vegetationspunkten bilden, und wo diese nicht genügen, aus Dauergewebe neue Vegetationspunkte und aus ihnen die nötigen Sprosse erzeugen. Die Wechselwirkung der Teile, die auch im pflanzlichen Körper durch die Plasmodesmen gewährleistet ist, wird es bedingen, daß es stets die notwendig gewordenen Teile sind, die dann entstehen. Da diese Art der Regeneration durch Bildung neuer Vegetationskegel vermittelt wird, läßt sie sich als „indirekte" bezeichnen. Diese Fähigkeit zu indirekter Ergänzung ist es, welche es gestattet, Pflanzen aus Stecklingen, ja selbst einzelnen Gewebestücken zu erziehen. Diese Fähigkeit reicht so weit, daß man beispielsweise aus einzelnen Stücken eines Begonienblattes auf feuchtem Boden neue Pflanzen hervorwachsen sieht. Jede Oberhautzelle des Blattstücks ist befähigt, in Teilung einzutreten und embryonales Gewebe zu erzeugen, das Vegetationspunkten des Sprosses und der Wurzel den Ursprung gibt.

Phylogenie der Gewebesonderung. Die Höhe, welche die Thallophyten in ihrer histologischen Sonderung erreichen, bleibt weit hinter der Vollkommenheit zurück, bis zu der sie in ihrer äußeren Gliederung emporsteigen. Diese beiden Gestaltungsvorgänge sind unabhängig voneinander in der phylogenetischen Entwicklung fortgeschritten.

Schlauchalgen. Das trat uns recht auffällig bei den Schlauchalgen (*Siphoneen*) entgegen, als wir uns mit ihrem Bau beschäftigten. Hat es doch die Gattung *Caulerpa* unter ihnen zu einer ähnlichen Gliederung gebracht, wie sie den kormophyten Pflanzen zukommt, während sie gleichzeitig einzellig blieb. Für weitgehende innere Sonderungen fehlten bei solchen untergetaucht lebenden Pflanzen die nötigen Bedingungen. Immerhin mußte auch bei ihnen, wenn sie vielzellig wurden und der Umfang ihres Körpers zunahm, sich eine gewisse Arbeitsteilung unter den Geweben einstellen. Sie äußert sich zunächst in der Weise, daß den oberflächlichen Zellschichten besonders die Aufgaben des äußeren Abschlusses, der Entnahme gelöster Nährsalze aus dem umgebenden Wasser und der Kohlen-

Gewebesonderung bei Meeresalgen.

stoffassimilation im Licht zufielen, die inneren Gewebe das Geschäft der Leitung und Speicherung der Assimilate übernahmen. Demgemäß weisen die äußeren Zellschichten mehr oder weniger isodiametrische Zellen auf und führen Chromatophoren, die inneren entbehren dieser und sind in der Längsrichtung gestreckt. Zur Ausbildung einer typischen Epidermis fehlt bei solchen Pflanzen noch die Veranlassung, da sie im Wasser eines Schutzes gegen Austrocknung nicht bedürfen. Soweit aber Meeresalgen bei der Ebbe an die Luft gelangen, wie wir das an Nord- und Ostsee oft beim braunen Blasentang (*Fucus*) sehen, sorgen Schleimüberzüge dafür, daß die Verdunstung an der Oberfläche nicht zu groß sei. Für die mechanische Festigung des Thallus der in der Brandung wachsenden Arten, die dem Anprall der Wellen zu widerstehen haben, mußte durch besondere Verdickung der Wände in den äußeren Zellagen gesorgt werden. Um die Festigkeit dieser Wände noch zu steigern, inkrustierte sie die Alge zudem oftmals mit kohlensaurem Kalk. Der schon erwähnte Blasentang hat es sogar zur Ausbildung besonderer mechanischer, durch die Dicke, große Dehnbarkeit und Elastizität ihrer Wände ausgezeichneter Zellen gebracht. Den verhältnismäßig höchsten Grad innerer Sonderung erlangten die ebenfalls zu den Braunalgen zählenden Laminarien. Einige antarktische Vertreter dieser Gruppe weisen riesenhafte Dimensionen auf. Die *Macrocystis pyrifera* pflegt in Tiefen von 15 bis 25 m zu gedeihen. Aus dickerer Basis wächst ihre stammartige Achse in Taustärke fort, nacheinander große, blattartige Thalluslappen erzeugend, die mit Hilfe von Schwimmblasen sich an der Wasseroberfläche halten. So kann diese Alge eine Länge bis zu 200 m erreichen. Die Laubmassen, die gesellig wachsende Pflanzen dieser Art darstellen, sind so bedeutend, daß sie, mit den Fluten auf und ab sich senkend, förmlich wie Wellenbrecher wirken. Manche Arten der Gattung *Lessonia* nehmen gar Baumhabitus in den Tiefen des Meeres an und scheinen dort unterseeische Wälder zu bilden. Ihr „Stamm" erreicht Schenkeldicke und wächst 3 bis 4 m empor; dort trägt er blattartige Thalluslappen, die vielfach gespalten gleich gefiederten Palmenblättern zierlich überhängen. So ist es denn nicht erstaunlich, daß in den Wasserstraßen des Feuerlandes die *Macrocystis*- und *Lessonia*-Arten immer wieder die Bewunderung der Reisenden erweckt haben. Man begreift es wohl, daß bei diesen Riesen des Meeres auch weitergehendere Gewebesonderungen im Thallus notwendig wurden, die freilich noch immer recht unvollkommen erscheinen müssen, wenn man sie mit jenen der höher organisierten Landpflanzen vergleicht. Das Gewebe ihrer stammartigen Achsen läßt eine „Rinde" und einen „Zentralkörper" unterscheiden. Die erstere besteht aus fast isodiametrischen Zellen, der Zentralkörper baut sich aus langgestreckten Zellen auf. Der mittlere Teil des Zentralkörpers ist locker und wird noch besonders als Mark unterschieden. Die Rinde führt zahlreiche Chromatophoren, zudem vermehrt sie ihre äußerste Zellage dauernd durch tangentiale und radiale Teilungen. Die innersten Lagen der Rinde gehen allmählich in den Zentralkörper über, dessen Mark durch Verschleimung der Zellwände locker wird. In dem gelockerten Gewebe wachsen schlauchartige Zweige aus den vorhandenen Zellen hervor und durch-

setzen den Schleim. Den Querwänden aller Markzellen kommt die Eigentümlichkeit zu, daß sie siebplattenartig durchbrochen sind. Sie stehen wohl im Dienst der Stoffleitung. Im besonderen muß das der Fall sein für die in der Peripherie des Markes angebrachten, durch ihre größere Weite auffallenden Zellen, die in geraden Zügen abwärts laufen, und die nach ihrem Bau direkt mit den Siebröhren der kormophyten Pflanzen verglichen worden sind. Eine anhaltende Vermehrung der äußersten Rindenschicht durch tangentiale und auch radiale Teilungen führt schließlich zur Bildung jener dicken Thallusachsen, die wir eben besprochen haben. Da diese Teilungstätigkeit Periodizität zeigt, zudem einige Verschiedenheit in der Weite der zu verschiedenen Zeiten erzeugten Zellen besteht, so führt das zur Markierung der Zuwachszonen, die sich mit den Jahresringen phanerogamer Holzgewächse vergleichen lassen. Bei bestimmten Laminarien hört in älteren Achsen die Teilungstätigkeit der äußersten Rindenschicht auf, und eine mehr nach innen zu gelegene übernimmt ihre Aufgabe. Um das Bild zu vervollständigen, sei schließlich noch hinzugefügt, daß den Laminarien auch Schleimgänge zukommen, die als anastomosierende Kanäle die inneren Rindenteile durchsetzen. Sie entstehen in der äußersten Teilungszone, später wird diese weiter nach innen verlegt, so daß sie an ihre Außenseite zu liegen kommen und nicht mehr tiefer in das Achsengewebe einrücken.

Gewebesonderung bei Pilzen.

Die Pilze waren bei ihrer saprophytischen, bzw. parasitischen Lebensweise nicht dazu angetan, weitgehende Sonderungen in ihren Geweben zu erfahren. Die Hauptaufgabe des vegetativen Körpers blieb ja auch bei den höchstentwickelten Pilzformen die Nahrungsaufnahme. Nur das Auftreten vegetativer Dauerzustände machte die Ausbildung besonderer, dem Schutz und der Festigkeit dienender Strukturen bei ihnen notwendig. Derartige und andere Ansprüche machten sich in erhöhtem Maße bei den großen Fruchtkörpern geltend, die einzelne Abteilungen der Pilze erlangten, im besonderen dann, wenn solche Fruchtkörper länger funktionieren sollten. Auch die massigsten Produkte des Pilzkörpers sind aber auf die Verflechtung ihrer schlauchartigen Zellen, d. h. „Hyphen" zurückzuführen, und alle Sonderung kann somit nur eine mehr oder weniger starke Verdickung der Wände dieser Hyphen, ihre engere oder lockerere Verbindung, in bestimmten Fällen auch Verschiedenheit im Zellinhalt bedeuten. Die seitliche Vereinigung der Hyphen wird unter Umständen so innig, daß sie, wie wir früher schon erfuhren, auf Querschnitten den Eindruck eines parenchymatischen Gewebes hervorruft. Bei einigermaßen stärkerer Verdickung der Zellwände in solchen „Pseudoparenchymen" kommt es im Extrem sogar zur Ausbildung von Tüpfeln, die von benachbarten Hyphen ausgehend aufeinander treffen. In Fruchtkörpern verschiedener Feuerschwämme, denen recht lange Lebensdauer zukommt, und die in sehr exponierter Lage an Baumstämmen den Einwirkungen der Atmosphärilien zu trotzen haben, werden die peripherischen Hyphen fast bis zum Schwinden ihres Lumens verdickt. Zugleich stellen sie dicht gedrängt ihre Enden senkrecht zur Oberfläche des Fruchtkörpers ein, so daß sie an ihm ein palisadenförmiges Hautgewebe zu bilden scheinen. So sorgen

Bei Flechten.

auch am Körper der Flechten, deren Thallus ebenfalls nur das Produkt einer

Hyphenverflechtung darstellt, die Hyphen durch sehr dichte Verfilzung und überaus starke Verdickung für die Bildung schützender Rinden. Im Fruchtkörper zahlreicher Hut- und Bauchpilze führen bestimmte, besonders lange und stark angeschwollene Hyphen einen stark lichtbrechenden, homogenen oder trüben, in manchen Fällen gefärbten Inhalt und dienen augenscheinlich Leitungszwecken.

Bei Moospflanzen.

Bei Moospflanzen (*Bryophyten*) schreitet die Gewebesonderung wesentlich weiter als bei den Algen fort, was mit ihrem Landleben zusammenhängt. Die äußere Gliederung des Körpers hingegen steht dem, was die Meeresalgen bei höchster Ausgestaltung erreichen, entschieden nach. Die *Bryophyten* zeigen auch von neuem, daß innere Gewebesonderung und äußere Gliederung durchaus nicht übereinstimmend fortzuschreiten brauchen, denn gerade gewisse laubartige Lebermoose, so die bei uns sehr verbreitete *Marchantia*, brachten es in der Differenzierung ihrer Gewebe weiter, als andere, die eine sproßähnliche Ausbildung erlangten, so die artenreiche Gattung *Jungermannia*.

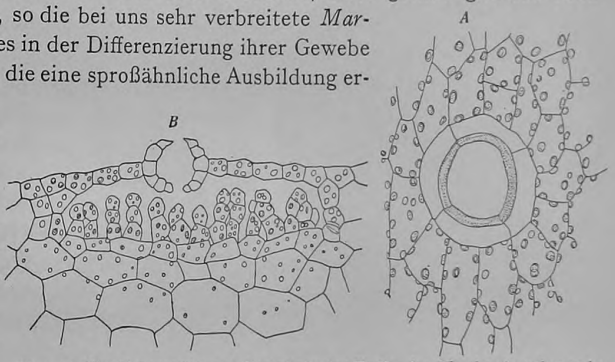


Fig. 75. Oberflächenansicht und Querschnitt des Thallus der Marchantia polymorpha. In *A* eine Atemöffnung von oben, in *B* im Querschnitt. Vergr. 240.

Bei den *Bryophyten* ist es noch die ursprüngliche haploide, geschlechtliche Generation, welche die Oberherrschaft behielt und das vorstellt, was wir „Moos" nennen. Für sie gelten die angeführten Gewebesonderungen. Die Gattung *Marchantia* hat es dabei zur Abgrenzung einer äußeren Gewebeschicht an der Oberseite ihres Thallus gebracht, die sehr wohl den Namen Oberhaut verdient. Diese Oberhaut ist von Öffnungen durchsetzt (Fig. 75), die als „Atemöffnungen" bezeichnet werden, aber ganz anderen Ursprungs sind, wie die Spaltöffnungen der Kormophyten. Ihren Anfang nehmen sie von einem kleinen Interzellularraum, der sich in der Mitte zwischen acht zum Würfel angeordneten Zellen bildet, die aus der Teilung einer peripherischen Thalluszelle hervorgingen. Dieser Interzellularraum erweitert sich zur „Luftkammer". Die vier über ihm befindlichen Zellen werden durch Teilung in mehrere Stockwerke zerlegt, dann weichen sie in der Mittellinie auseinander, um die nach außen mündende Atemöffnung zu bilden. Sie stellen zusammen ein tonnenförmiges Gebilde um diese Atemöffnung dar (Fig. 75 *B*). In die große Luftkammer, die unter der Atemöffnung liegt, wachsen chlorophyllhaltige Zellfäden hinein und vollziehen dort fast die ganze Assimilationsarbeit. Darunter liegt im Thallus ein chlorophyllarmes Gewebe, das der Speicherung der Assimilate dient, zudem in der Mittellinie der gabelig sich verzweigenden Thalluslappen sich zu Leitungszweigen streckt und deutliche Mittelrippen bildet. Außerdem kommen den Marchantiaceen noch mit Schleim erfüllte Zellen

zu, die bei *Fegatella conica Raddi* zu Schleimgängen sich vereinigen, die als Streifen im Gewebe der Mittelrippen verlaufen. Bei den Torfmoosen (*Sphagnaceen*) ist im Dienste der Wasserversorgung ein eigenartiger Kapillarapparat zur Ausbildung gelangt (Fig. 76). Die Rinde ihrer Stämmchen (*C*, *w*) besteht aus drei bis vier Schichten inhaltsfreier Zellen, deren Quer- und Längswände mit runden Löchern versehen, zudem ring- und schraubenförmig verdickt sind, und die begierig Wasser aufsaugen. In den Blättern dieser Pflänzchen (*A*) bilden langgestreckte, chlorophyllhaltige Zellen (*a*) ein einschichtiges Netz, dessen Maschen von je einer inhaltsleeren, kapillar wirksamen Zelle (*w*) eingenommen werden, die ebensolche Löcher und dieselbe Wandverdickung wie die Rückenzellen besitzt. Die Stämmchen mancher der höchststehenden, zu den Bryineen gehörenden, Laubmoose (Fig. 77) haben zur Erlangung eines Wasserleitungssystems den nämlichen Weg wie die Kormophyten eingeschlagen, welche letzteren dies aber erst im Gegensatz zu den Moosen, in der folgenden diploiden Generation taten. Sie weisen ein sehr einfach gebautes, zentrales „Leitbündel" (*l*) auf, besitzen auch in der einschichtigen Blattspreite einen mehrschichtigen Mittelnerv, der ein Leitbündel enthält, in manchen Fällen auch mechanische Formelemente, die langgestreckt und zugespitzt sind und Sklerenchymfasern tatsächlich sehr gleichen. Die Leistungen der Wasserbahnen, deren Bildung bei den Laubmoosen also schon versucht wird, bleiben dort bei alledem sehr unvollkommen, wie das kaum anders bei Pflanzen, die noch keine Wurzeln besitzen und das Wasser mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehmen, zu erwarten steht. Daher sieht man bei manchen Laubmoosen, so den Mniumarten, die mit einfachen Leitbündeln in den Blättern ausgestattet sind, diese blind in der Rinde des Stämmchens enden, ohne dessen zentrales Leitbündel zu erreichen. Eine auffällige Erscheinung ist es, daß an dem Sporogon verschiedener Laubmoose, also an ihrer diploiden, ungeschlechtlichen Generation, deren Aufgabe ganz darin liegt, der Sporenbildung zu dienen, an der oft etwas anschwellenden Basis der grünen Sporenkapsel, dem „Kapselhals", Spaltöffnungen von derselben Entwicklung und von dem nämlichen Bau auftreten, wie sie den Blättern der diploiden Generation der Kormophyten zukommen. Das ist eine auffällige

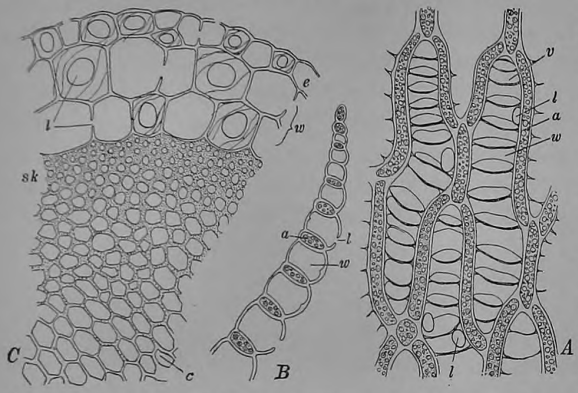



Fig. 76. *A* aus dem Blatt von Sphagnum cymbifolium. *a* chlorophyllhaltige Zellen, *w* wasserleitende Zellen mit Verdickungsleisten *v* und Löchern *l*, von der Fläche. Vergr. 300. *B* Querschnitt durch das Blatt von Sphagnum fimbriatum, dieselben Buchstaben wie in *A*. Vergr. 300. *C* Teil eines Querschnitts durch den Stengel von Sphagnum cymbifolium, *c* Mitte, *sk* sklerenchymatische Rindenzellen, *w* wasserleitende Zellen mit Löchern und Verdickungsleisten, *e* Epidermis. Vergr. 120.

Analogie, die den manchen andern ähnlichen Erscheinungen hinzuzufügen ist, die uns schon begegnet sind.

Ursprung der Kormophyten.

Die Gewebesonderungen, die wir an der diploiden Generation der kormophyten Pflanzen im Laufe dieser Darstellung kennen gelernt haben, lassen sich, wie aus diesem phylogenetischen Überblick hervorgeht, nicht von analogen Entwicklungsanläufen bei den Thallophyten ableiten, sie stellen vielmehr eine besondere Entwicklungsreihe fortschreitender Ausgestaltung dar. Moosähnliche Gewächse mögen irgendwo bei den Algen ihren Ursprung gefunden haben, doch jedenfalls tief unten, so daß ihnen schwerlich die von höher organisierten Algen erreichten Gewebesonderungen schon als Erbteil zufielen. Sollten moosartige und farnartige Gewächse einer gemeinsamen Quelle entsprungen sein, wofür der übereinstimmende Bau ihrer Geschlechtsorgane zu sprechen scheint, so müßte diese Quelle bei uns unbekannten Wesen gelegen haben, von welchen aus die Weiterentwickelung in zwei völlig verschiedenen Bahnen sich vollzog, der einen, in welcher die haploide Generation begünstigt blieb, der anderen, in der sie gegen die mächtig aufstrebende, diploide Generation zurücktrat. Diese diploide Generation bestimmte schließlich den Charakter unserer ganzen Landvegetation.

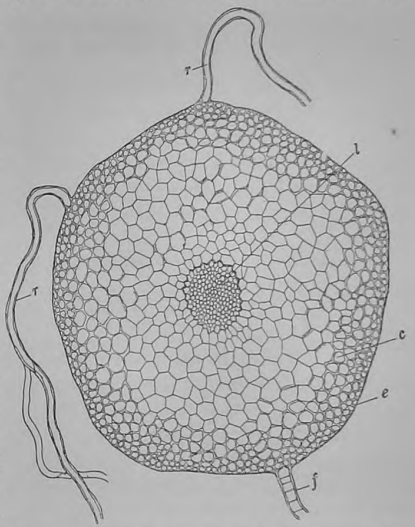



Fig. 77. Querschnitt durch das Stämmchen von Mnium undulatum. *l* Leitbündel, *c* Rinde, *e* die äußerste Zellschicht der letzteren, *f* Blattflügel, *r* der Befestigung im Boden dienende, haarförmige Rhizoïden. Vergr. 90.

Bonn, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1912.

## Literatur und Anmerkungen.

Der in Betracht kommende Abschnitt der Botanik verfügt über eine so ausgedehnte Literatur, daß ihre vollständige Aufzählung für sich allein Bände füllen würde. Doch eine solche Vollständigkeit hätte an dieser Stelle weder Zweck noch Berechtigung. Vielmehr kann es hier nur auf die Nennung von Werken ankommen, an die sich ein besonderes historisches Interesse in der Entwicklung unserer Wissenschaft knüpft, und von Lehr- und Handbüchern, sowie sonstigen zusammenfassenden Darstellungen, aus welchen weitere Literaturangaben sich schöpfen lassen.

In einzelnen Fällen sind den Angaben im Text hier noch einige Ergänzungen oder Erläuterungen hinzugefügt worden.

Im Text sind die Stellen, auf die sich die Literaturangaben oder Anmerkungen beziehen, mit einem * kenntlich gemacht.

S. 2. ROBERT HOOKE stellte sich bei seinen hierbezüglichen Untersuchungen nicht die Aufgabe, den inneren Bau der lebendigen Wesen zu erforschen, es kam ihm vielmehr darauf an, zu schildern, was alles mit Hilfe seines von ihm selbst hergestellten Mikroskops zu sehen sei. Der Titel seines Werkes lautet: Micrographia, or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses. With observations thereupon, London 1667.

S. 2. Der Name „Protoplasma" reicht auf das Jahr 1846 zurück. Den Vergleich des pflanzlichen Protoplasmas mit dem tierischen, das unter dem Namen Sarkode bekannt war, stellten zuerst FRANZ UNGER und FERDINAND COHN an. Einheitlich begründete diese Übereinstimmung dann vornehmlich MAX SCHULTZE 1863, in seinem Werke: Das Protoplasma.

S. 3. Das Kugeltierchen wurde durch den niederländischen Naturforscher ANTONIUS VON LEEUWENHOEK am 30. August 1698 entdeckt und zuerst von ihm in einem Briefe an JOHANNES SLOANE zu London am 1. Januar 1700 geschildert.

S. 4. Einen lehrreichen Einblick in die Stoffwechselvorgänge im organischen Reich gewinnt man aus dem Buch von A. NATHANSOHN: Der Stoffwechsel der Pflanzen, 1910.

S. 12. Vergleiche hierzu die Pflanzenphysiologie von W. PFEFFER, II. Aufl. 1897—1904, und die Vorlesungen über Pflanzenphysiologie von LUDWIG JOST, II. Aufl. 1908.

S. 13. In den Zellen der Grasknoten sind mit Hilfe der Plasmolyse osmotische Druckhöhen bis zu 40, in manchen Wüstenpflanzen, die sich das nötige Wasser nur mit größtem Kraftaufwande zu verschaffen vermögen, bis zu 100 Atmosphären nachgewiesen worden. — Bahnbrechend war auf diesem Gebiete die 1884 in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. XIV, veröffentlichte Arbeit von HUGO DE VRIES: Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.

S. 15. Das Nähere wäre zu vergleichen bei M. WEBER in dem von M. NUSSBAUM, G. KARSTEN und ihm bearbeiteten Lehrbuch der Biologie für Hochschulen, 1911, S. 331.

S. 17. Vergleiche hierzu die Pflanzenphysiologie von W. PALLADIN, deutsche Übersetzung 1911, und EMIL ABDERHALDEN, Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier, 1912.

S. 17. Der Nachweis von Zyanwasserstoff in zahlreichen Pflanzen auf Java und Versuche, die Bedeutung dieser Erscheinung aufzuklären, gehören zu den letzten Veröffentlichungen des inzwischen verstorbenen Direktors des botanischen Gartens zu Buitenzorg, MELCHIOR TREUB. Erschienen in den Bänden VI und VIII der Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 1907—1909.

S. 19. Die Kenntnis der Chondriosomen verdanken wir für das Tierreich besonders FR. MEVES, dann wurden sie von ihm auch an einzelnen Stellen im Pflanzenreich beobachtet. Neuerdings suchte G. LEWITSKY ihre allgemeine Verbreitung auch in embryonalen, pflanzlichen Zellen zu erweisen und leitete die Chromatophoren von ihnen ab. Ber. der Deutsch. Bot. Gesell. 1910, S. 538, und 1911, S. 685 u. 697. Das hatte zuvor in gewissem Sinne auch ANTONIO PENSA, Anat. Anz., 1910, S. 325, schon angenommen, und neuerdings wurde es durch A. GUILLIERMOND, Comptes rendus, Bd. 153, 1911, und 154, 1912 weiter begründet.

S. 25. Es sind L. MARCHLEWSKI, M. TSWETT und R. WILLSTÄTTER, die sich die größten Verdienste um die Chemie des Chlorophylls erworben haben.

S. 26. WALTER LÖB, Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, S. 541. Vergleiche auch JULIUS STOCKLASA und WENZEL ZDOBNICKY, Stzber. der Wiener Akademie, Bd. 119, Abt. II, 6, 1910, S. 1123 und Biochemische Zeitschrift Bd. 30, 1911, S. 433.

S. 28. Im besonderen wäre die Abhandlung von TH. N. ENGELMANN über Farbe und Assimilation in der Botanischen Zeitung von 1883, S. 1, hervorzuheben.

S. 32. Für den Uneingeweihten sei bemerkt, daß ein solcher Anhang hinter einem Pflanzennamen, wie er hier auf Canna gigantea folgt, den verkürzten Namen des Autors, der die Pflanze so benannte, angibt. Da es vorgekommen ist, daß verschiedene Pflanzen von verschiedenen Autoren denselben Namen erhielten, so ist die Hinzufügung des Autornamens notwendig.

S. 33. Nach Angaben von G. MALFITANO und A. N. MOSCHKOFF: Sur la purification de l'amidon, in den Berichten der Pariser Akademie, Bd. 151, 1910, S. 817.

S. 36. Es sei hier nochmals auf die anregenden Werke von A. NATHANSOHN, PALLADIN und ABDERHALDEN hingewiesen.

S. 42. Nach den letzten diesbezüglichen Veröffentlichungen von SERGIUS IWANOW, in den Beiheften zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXVIII, I. Abt. 1912, S. 159, den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, 1912, S. 375, und den Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1911, S. 595.

S. 43. Die Literatur über Befruchtung ist enorm und kann hier nicht einmal gestreift werden. Eine Übersicht würde man finden bei EMIL GODLEWSKI jun., Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, 1909.

S. 44. Die Bezeichnung Fermente kann nur noch gleichbedeutend mit Enzyme verwendet werden, nachdem eine Unterscheidung von „geformten" Fermenten und „ungeformten" Enzymen nicht mehr zulässig ist. Daher habe ich auch stets nur das Wort Enzyme benutzt.

S. 45. Vergleiche J. ROSENTHAL, Die Enzyme und ihre Wirkung, im Biologischen Centralblatt von 1911, Bd. XXXI, S. 185 und 214.

S. 50. WIESNER und MOLISCH, Unters. über die Gasbewegung in der Pflanze, Stzber. d. Wiener Akad., Bd. XCVIII, I. Abt. 1889.

S. 52. Es kann hier nicht der Anteil vorgeführt werden, der den einzelnen Forschern auf pflanzlichem und tierischem Gebiete bei der Förderung der Kern- und Zellteilungsvorgänge zufällt. Eine Übersicht der betreffenden Literatur gibt mein Aufsatz: Die Ontogenie der Zelle seit 1875, in Progressus rei botanicae, Bd. I, 1907, S. 1.

S. 57. Für die Individualität der Chromosomen, ihre Verschiedenheit und die Verschiedenheit ihrer Abschnitte, ist besonders TH. BOVERI eingetreten und suchte sie durch Versuche zu stützen.

S. 61. Eine eingehende Zusammenstellung aller diesbezüglichen Arbeiten findet man bei VICTOR GRÉGOIRE in der Zeitschrift „La Cellule", den Bänden XXII und XXVI, von 1905 und 1910.

S. 66. E. STRASBURGER, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884.

S. 66. OSCAR HERTWIG, Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies eine Theorie der Vererbung, 1884.

S. 67. Meine Ansichten über Ausbildung des Geschlechts und den Generationswechsel habe ich zuletzt entwickelt in dem Aufsatz über geschlechtbestimmende Ursachen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910, S. 430ff.

S. 71. GREGOR MENDEL, Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandl. des naturwiss. Vereins zu Brünn, Bd. IV, 1865. Wegen aller späteren Arbeiten auf diesem Gebiete verweise ich auf W. JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1909.

S. 72. HUGO DE VRIES, Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, S. 225. Bastarde von Oenothera gigas, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1908, S. 756.

S. 78. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, S. 246.

S. 86. Für Gewebe und alles an sie Anschließende sei ganz allgemein hingewiesen auf G. HABERLANDT, Pflanzenanatomie, IV. Aufl., 1909, und auf unser Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, XI. Aufl., 1911. Dort sind alle nötigen Literaturangaben aufzufinden.

S. 104. C. CORRENS, Über die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1892, S. 143.

S. 105. G. HABERLANDT, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, 1905; Zur Physiologie der Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 377; M. NORDHAUSEN, Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite, Zeitschr. f. Bot., 2. Jahrgang, 1910, S. 465.

S. 106. Zuerst von W. PFEFFER beschrieben: Zur Kenntnis der Kontaktreize, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1885, S. 525.

S. 118. CHARLES DARWIN, Insectivorous Plants. Außerdem K. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen, II, 1891, S. 181; C. A. FENNER, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren, Flora, Bd. 93, 1904, S. 336.

S. 123. G. HABERLANDT, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, II. Aufl., 1906.

S. 134. Über die Lichtlage der Laubblätter wären im besonderen die zahlreichen Arbeiten von J. v. WIESNER zu vergleichen. Eine übersichtliche Zusammenstellung der Ergebnisse enthalten die beiden zuletzt erschienenen Aufsätze: Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter in den Stzber. der Wiener Akad. math. naturwiss. Klasse, Bd. CXX, Abt. I, 1911, S. 119 und Über fixe und variable Lichtlage der Blätter, in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft von 1911, S. 304.

# MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER PFLANZEN.

Von

W. Benecke.

## I. ALLGEMEINER TEIL.

Umgrenzung der Aufgabe

„Betrachten wir eine Pflanze, insofern sie ihre Lebenskraft äußert", — so sagt Goethe in seiner „Metamorphose der Pflanze", — „so sehen wir dies auf doppelte Weise geschehen, zuerst durch das Wachstum, indem sie Stengel und Blätter hervorbringt, und sodann durch die Fortpflanzung, welche in dem Blüten- und Fruchtbau vollendet wird." Und in der Tat, es ist allbekannt, daß wir bei Beobachtung der Pflanzengestalten, die uns auf Erden vor Augen treten, in der Mehrzahl der Fälle unschwer zweierlei Glieder an ihnen wahrnehmen können; die einen Glieder dienen dem Pflanzenindividuum selbst, besorgen seine Ernährung, verleihen ihm Festigkeit, stählen es im Kampf ums Dasein, das sind diejenigen, welche die Wissenschaft als die vegetativen Glieder, die Vegetationsorgane des Pflanzenkörpers bezeichnet. Die andern, von jenen hervorgebracht und ihre Entwicklung krönend, stehen im Dienste der Fortpflanzung, es sind die fruktifikativen Glieder, die Fruktifikationsorgane des Pflanzenkörpers. — Wenn es nun unsere Aufgabe ist, auf den folgenden Blättern die Lehre von der Pflanzengestalt in großen Zügen zu behandeln, so müßten wir, um vollständig zu sein, die vegetativen und die fruktifikativen Teile in gleicher Weise berücksichtigen. Tatsächlich aber wollen wir den ersteren unser Hauptaugenmerk zuwenden, denn wir können sie darstellen, ohne daß wir uns allzusehr in Einzelheiten verlieren, während eine eingehende Behandlung der letzteren leicht allzuweit von allgemeinen Fragen abführen und auf eine Darstellung des ganzen Pflanzensystems mit seinen zahlreichen Klassen, Reihen, Familien hinauslaufen müßte.

Freilich, eine scharfe Grenze zwischen vegetativen und fruktifikativen Gliedern vermögen wir ebensowenig zu ziehen, als die Natur selbst es tut. Bemerkt doch auch der Laie, daß es Übergangsformen zwischen beiden gibt, und redet er doch von „vegetativer Fortpflanzung", wenn er sieht, daß eine Erdbeerpflanze, statt sich durch Samen fortzupflanzen, Ausläufer treibt, an deren Ende neue Pflänzchen entstehen, oder wenn er die Bildung von Brutzwiebeln an einer Zwiebel zu beobachten Gelegenheit hat. Auch werden wir selbst im Verlaufe unserer Darstellung noch hören, daß es oft nur von

zufälligen äußeren Bedingungen oder von experimentellen Eingriffen abhängt, ob die jugendliche Anlage eines Organs endlich in den Dienst des vegetativen Lebens oder der Fortpflanzung tritt. Somit werden wir denn, wenngleich die Vegetationsorgane uns in erster Linie interessieren sollen, doch auch die Fortpflanzungsorgane, allerdings nur ergänzungsweise, zu behandeln haben.

Wenn wir dann noch betonen, daß wir auf den folgenden Blättern im wesentlichen nur diejenigen Pflanzengestalten besprechen, welche man mit bloßem Auge erkennen kann, daß wir die mikroskopisch kleinen Pflänzchen aber nur insoweit berücksichtigen, als es nötig ist, um die Gestalten der höheren, größeren Gewächse von jenen ableiten zu können, und im übrigen die genauere Betrachtung der mikroskopischen Pflanzenwelt der „Zellen- und Gewebelehre" der Pflanzen überlassen, haben wir unser Thema umgrenzt.

Weitgehende Entwicklung der Körperoberfläche bei den Pflanzen.

Auch ein naturwissenschaftlicher Laie, der sich nur behufs oberflächlicher Aneignung biologischer Kenntnisse der Beobachtung der lebenden Formen zuwendet und die verschiedenen Gestalten der Pflanzenwelt betrachtet, wird schon bald zu der Einsicht geführt werden, daß ein besonderes Bauprinzip die meisten pflanzlichen Formen beherrscht: Das Prinzip möglichst weitgehender Entwicklung der Körperoberfläche; und er wird auch ohne weiteres einsehen, daß hier ein grundlegender Gegensatz zwischen der Ausgestaltung der Pflanzen und der Organisation der höheren Tiere mit ihren massigen Gliedmaßen vorliegt. Und jenes Streben, — dieser Ausdruck ist hier wie später natürlich nur bildlich gemeint, — nach möglichst vollkommener Entwicklung der Oberfläche gilt, wie sich weiter zeigt, für Pflanzen von ganz verschiedener Entwicklungshöhe und für Pflanzen von denkbar verschiedenen Standorten. Mag man, am Meeresstrand wandelnd, den zierlichen, rotgefärbten Röhrentang *(Polysiphonia)*, den schon etwas kräftiger entwickelten, gleichfalls den Rotalgen zuzurechnenden Rippentang *(Delesseria)* (Fig. 1), mag man den weitaus derberen braunen Blasentang *(Fucus vesiculosus)* oder ein Exemplar des mächtigen Blattanges *(Laminaria)* von den zur Ebbezeit trocken liegenden Felsen abpflücken und betrachten, oder ist man gar in der glücklichen Lage, jene gewaltigen, aus braunen Algen bestehenden Tangwälder der antarktischen Meere in Augenschein nehmen zu können, das genannte Prinzip der Oberflächenentfaltung wird einem nicht weniger deutlich entgegentreten, als bei der Betrachtung einer Flechte, die als dünnes, blatt- oder krustenförmiges Lager Steine und Baumrinden überzieht oder als Sträuchlein am Boden wächst, oder bei der Untersuchung eines Moospflänzchens des Waldbodens. Und was für alle die eben genannten, im Pflanzensystem an niedriger Stelle stehenden Gewächse gilt, trifft nicht minder zu für höhere, komplizierter organisierte Pflanzen, für die Kräuter und Stauden, die Sträucher und Bäume unserer Wiesen und Wälder. Mehr oder minder lange Streckung der Glieder, reichliche Verzweigung, blattförmige Ausgestaltung bestimmter Teile wirken allein oder miteinander vereint darauf hin, das besagte Ziel in mehr oder

minder vollkommener Weise zu erreichen. Und was wir soeben für die unserem Auge ohne weiteres zugänglichen oberirdischen Teile der Pflanzen sagten, hat auch Gültigkeit für die Wurzeln, zeigen doch auch sie das Streben nach weitgehender Zerteilung ihres Körpers und Vergrößerung der äußeren Oberfläche.

Allerdings, nicht ganz im selben Maß ist die mächtige Entwicklung der Oberfläche im Vergleich zum Rauminhalt bei allen Teilen einer Pflanze durchgeführt. Wir brauchen ja nur auf knollen- oder rübenförmige Organe hinzuweisen, brauchen nur an die massigen Stämme der Kakteen oder die fleischigen Blätter der Fettkräuter oder anderer Kinder heißer Gegenden uns zu erinnern; es genügt der Anblick eines gewaltigen Baumriesen, um zu zeigen, daß hier jenes Prinzip nicht für alle Teile, in erster Linie für die Krone, weniger für den Stamm gilt. Und wenn wir, um noch ein Beispiel aus einer ganz anderen Gegend des Pflanzenreichs zu wählen, an einen Hutpilz denken, so könnten wir meinen, daß von einem Streben nach Vergrößerung der äußeren Körperoberfläche hier fast gar nichts zu merken sei, wenn wir uns nicht darüber belehren ließen, daß der massige Hut nur der Fruchtkörper des Pilzes ist, während das vegetative Leben sich in einem äußerst fein verzweigten Fadensystem abspielt, welches im Erdboden oder in dem vom Pilz befallenen Baumstamm dahinkriechend, das Prinzip der Oberflächenvergrößerung in um so höherem Maße zur Schau trägt, als der Hut es vermissen läßt. Tatsächlich wird man nur in einer verhältnismäßig geringen Zahl von Fällen im strengen Gegensatz zu dem eben Ausgeführten finden, daß der gesamte Körper einer Pflanze eine möglichst geringe Körperoberfläche bei gegebenem Rauminhalt aufweist, d. h. sich der Kugelgestalt annähert. Das gilt, um nochmals auf die Meeresalgen zurückzukommen, beispielsweise von einigen grünen Algen, die der Besucher des Mittelmeers kennen zu lernen Gelegenheit hat und die ihm in der Form mehr oder minder rundlicher Polster oder ähnlicher Gebilde erscheinen.



Fig. 1. Delesseria sanguinea, der Rippentang oder Wasserampfer. ½ der nat. Gr. Nach STRASBURGER.

Somit dürfen wir daran festhalten, daß jene Fälle, in welchen lediglich massige Körperentwicklung bei einer Pflanze oder ihren Teilen sich zeigt, zu den Ausnahmen gehören; es wird später noch eine unserer wichtigsten Aufgaben sein, zu untersuchen, inwieweit wir solche Ausnahmen als Ausfluß einer eigenartigen Organisation hinnehmen müssen, inwieweit wir sie andererseits, als durch besondere Standortsverhältnisse bedingt, unserm Verständnis näher

Beziehungen zwischen Körpergestalt und Lebensweise (Ernährung) der Pflanzen.

bringen können. — Vor dieser Frage erhebt sich aber naturgemäß die andere, ob jene bei der Mehrzahl der Pflanzen sich uns aufdrängende mächtige Oberflächenentwicklung in Beziehung gesetzt werden kann zu den Lebensbedürfnissen der Pflanzen, und es gehört nur ein geringes Maß von naturwissenschaftlichen Kenntnissen dazu, um diese Frage mit ja beantworten zu können: Die Bedeutung der grünen Pflanze für den Kreislauf der Stoffe in der Natur besteht ja darin, daß sie aus anorganischen Stoffen, d. h. aus den Nährsalzen, welche der Boden ihren Wurzeln darbietet, und aus der Kohlensäure (Kohlendioxyd), welche die Atmosphäre ihren Blättern zuträgt, organische Stoffe aufbauen, von welch letzteren alle anderen Wesen sich ernähren, und jene anorganischen Nährstoffe pflegen in der Umgebung der Pflanze recht dünn gesät zu sein. Je größer ihre Oberfläche ist, um so leichter wird sie offenbar in der Lage sein, sich diese ihre Nährstoffe in genügender Menge einzuverleiben. Denn anders als höhere Tiere besitzen die Pflanzen nicht nur eine einzige Eingangspforte für die Nahrung, vielmehr sind ihre Blätter mit tausenden solcher besetzt, und die ganze Oberfläche der gesamten Spitzen ihrer Saugwurzeln, die noch durch die Ausbildung von Wurzelhaaren eine mächtige Vergrößerung erfährt, ist befähigt zur Resorption der Nährsalze des Bodenwassers. Gleiches gilt auch für die untergetaucht lebenden Wasserpflanzen, die vermittels ihrer gesamten Oberfläche Nährstoffe aus dem Wasser aufnehmen. — So ist denn der Sinn der Gestalt der höheren Pflanzen einmal darin zu suchen, daß eine tunlichste Vergrößerung der Nährstoffe aufnehmenden Oberfläche angestrebt wird; wie jedermann weiß, kommt aber noch ein weiterer wichtiger Punkt hinzu, die Blätter der Pflanzen bedürfen des Lichtes zu ihrer Ernährung, sie müssen durchstrahlt werden, um, ihrer Funktion nachkommend, die Energie des Lichtes umzusetzen in die chemische Energie der organischen Stoffe, welche sie aus der Kohlensäure bilden, und auch diesem Bedürfnis wird offenbar durch möglichst wenig massige Entwicklung am besten Rechnung getragen. Und wenn wir sehen, daß jener oben genannte Hutpilz an seinen oberirdischen Organen keinerlei Streben nach möglichster Entwicklung der Oberfläche zeigt, so ist das damit zu erklären, daß er, anders als grüne Pflanzen, das Licht nicht zur Ernährung braucht; für ihn ist es nicht erforderlich, daß die Zellen seines Körperinneren durchleuchtet werden, ihm kommt es vielmehr nur auf Vergrößerung der die Nährstoffe aufnehmenden Teile an, und wir hörten schon, daß diese Aufnahme von den unter weitgehender Zerteilung im Boden dahinkriechenden Pilzfäden besorgt wird. — So kommen wir denn zu dem Schlusse, daß es das Streben nach Vergrößerung der Nährstoffe resorbierenden Flächen einerseits, das Streben nach günstigen Beleuchtungsbedingungen bei den auf das Licht angewiesenen Pflanzen andererseits ist, welches uns die Ausgestaltung der Pflanzen verständlich macht; ein Streben, das begreiflicherweise mit andern Bedürfnissen, dem Bedürfnis nach Festigkeit, nach Schutz vor Verwelken usw. vielfach in Widerstreit tritt und sich uns darum, je nach der Organisation und dem Standort der Pflanze, mehr oder weniger rein und ungetrübt zeigt.

Mit der eben kurz geschilderten Anpassung der Gestalt an die Nahrungsaufnahme erklärt sich auch eine weitere allbekannte Besonderheit, die den meisten Pflanzen im Gegensatz zu den höheren Tieren eignet: Bei ihrer enormen Oberfläche können sie ohne Schaden die Nährstoffe „an sich herankommen" lassen, ein Aufsuchen derselben findet nur in beschränktem Maße statt, insofern z. B., als die Wurzeln durch ihr fortschreitendes Längenwachstum den Boden nach Nährsalzen absuchen. Tiere andererseits, die auf das Verschlingen fester Nahrungsbrocken angewiesen sind, müßten, abgesehen von einigen Ausnahmen, verhungern, wenn sie wie die Pflanzen festgewurzelt wären und ihrer Beute nicht nachstellen könnten.

Sproßpflanzen oder Kormophyten. Stengel, Blatt, Wurzel.

Wir können hier solchen Gedankengängen, die uns zu weit in das Gebiet der Ernährungslehre hinüberführen würden, nicht weiter folgen. Fragen wir statt dessen, nachdem wir uns in ganz allgemeinen Zügen über die Gestaltung der Pflanzen in ihrer Gesamtheit unterrichtet haben, ob jene von uns festgestellte Ähnlichkeit im Aufbau auch dann zu Recht bestehen bleibt, wenn wir, etwas tiefer eindringend, den Bau der Pflanzen genauer analysieren und zuerst einmal die Frage aufwerfen, ob wir die Glieder, die den Pflanzenleib aufbauen, in verschiedene Kategorien einteilen können und ob sich diese Kategorien bei allen Pflanzen, seien es einfacher, seien es komplizierter gebaute, wiederfinden können. Rufen wir uns also den Aufbau der Vertreter der verschiedenen großen Klassen des Pflanzenreichs ins Gedächtnis zurück! Jedermann weiß, daß man am Körper aller oder doch der meisten höheren Gewächse als Glieder erstens den Stengel, zweitens die seitlich daran sitzenden Blätter und drittens die Wurzeln beobachten kann. Indem man Stengel und Blätter unter der Bezeichnung Sproß (Kormus) zusammenfaßt, nennt man die höheren Gewächse, denen die besagte Gliederung zu eigen ist, auch die Sproßpflanzen oder die Kormophyten. Man wird vielleicht geneigt sein, als vierte Kategorie von Gliedern neben Stengel, Blätter, Wurzeln noch die Blüten zu stellen. Doch wird man sich darüber belehren lassen, daß die Blüte nichts weiter ist als ein, meistens freilich stark gestauchtes, Stengelstück mit seitlich daran sitzenden Blättern besonderer Art, die von den grünen Laubblättern sich gestaltlich stark unterscheiden, wie sie denn auch eine ganz andere Aufgabe im Haushalt der Pflanzen zu erfüllen haben, als jene. Der Laie redet ja schon von Kelchblättern und Kronblättern und wird darum wohl auch damit einverstanden sein, daß man die anderen Glieder der Blüte, also vor allen die Staubgefäße und den Stempel, gleichfalls als Blätter von eigenartig abweichender Gestalt auffaßt und als Staubblätter bzw. als Fruchtblätter bezeichnet.

Zu den Kormophyten würden wir nun zu rechnen haben zunächst alle Blütenpflanzen, oder, wie wir auch sagen können, Samenpflanzen, sodann die Farnkräuter, bei welchen man die genannten Glieder meistens ebenfalls ohne Schwierigkeiten unterscheiden kann. Von einfacher gebauten Pflanzen rechnen wir dann noch zu den Kormophyten viele Moose mit ihren Stämmchen und Blättern, die den Sproß bilden und ihren feinen Haarwürzelchen,

die wir mit den Wurzeln der Blütenpflanzen vergleichen können. Drängt sich uns somit eine weitgehende Ähnlichkeit im Bau der verschiedenen Kormophyten auf, so werden wir, wie gleich hier betont sein mag, in vielleicht noch höherem Maße gefesselt durch die weitgehenden Abwandlungen, die uns die genannten drei Grundformen bei den verschiedenen Vertretern der Kormophyten zeigen. So schon durch die oft so gewaltigen Größenunterschiede. Wenn man zunächst ein Moos und irgend eine Blütenpflanze vergleicht, und dabei braucht man nicht einmal ein besonders kleines Laubmoos einerseits und eine kalifornische Riesenzypresse andererseits ins Auge zu fassen, so wird man sich vielleicht angesichts der Unterschiede in der Gestalt und Organisationshöhe nicht mit Unrecht fragen, ob jene bei beiden sichtbare Gliederung in Stengel, Blätter und Wurzeln nicht eine, sagen wir kurz „zufällige", Ähnlichkeit ist. Aber auch, wenn wir uns innerhalb der Blütenpflanzen selbst umsehen, bei welchen die Wiederkehr jener drei Grundformen doch sicher nicht zufällig ist, sondern auf ein geheimes „Gesetz" deutet, das wir später kennen lernen werden, nimmt uns die weitgehende Plastizität der Gestalten in Anspruch. Man braucht nur das Stämmchen einer Vogelmiere mit dem Stamm eines Mammutbaumes, diesen mächtigen Strebepfeiler mit dem seilartig dünnen Stengel einer Liane, etwa einer Schlingpflanze des Tropenwaldes und diesen hinwiederum mit der gestauchten Achse eines Löwenzahns oder einer anderen sogenannten stengellosen Pflanze zu vergleichen, um sich vor Augen zu führen, wie weitgehend die Natur die Grundform des Stengels ummodeln kann. — Bei manchen Kormophyten können bestimmte Organkategorien unterdrückt sein. Bei bestimmten Wasserpflanzen können die Wurzeln fehlen, desgleichen bei gewissen Schmarotzerpflanzen diese oder die Blätter. Auch bei Kakteen fehlen flächenförmig entwickelte Blätter, weitere Beispiele dafür wären leicht zu finden. Trotz alledem aber ist es meistens leicht zu sehen, daß ein einigendes Band den Körperbau der Kormophyten umschlingt.

Lagerpflanzen oder Thallophyten.

In Gegensatz zu den Kormophyten treten die Thallophyten, welche sich im Pflanzensystem an jene nach unten anschließen. Hier vermissen wir in den meisten Fällen eine so typische Gliederung des Körpers in Stengel, Blätter und Wurzeln, wie sie uns bei den Kormophyten entgegentrat; statt ihrer sehen wir vielfach eine lagerförmige Ausbildung des Körpers, einen sogenannten Thallus, daher der eben genannte Name für diese niederen Pflanzen.

Zu den Thallophyten werden gerechnet die im einzelnen so überaus mannigfach ausgestalteten Pilze und Algen sowie die Flechten, deren genauere Betrachtung uns später noch obliegen wird.

Vergleichende Betrachtung des Körperbaues der Kormo- und Thallophyten.

Einen besonderen Reiz gewährt es nun zu verfolgen, daß ungeachtet der Verschiedenheit im Aufbau der Thallophyten und Kormophyten doch eine stattliche Zahl der ersteren in ihrem Körperbau deutliche Anklänge an den der Kormophyten zeigt; betrachten wir z. B. von Thallophyten abermals die Meeresalgen, und sehen wir uns etwa den oben schon genannten Rippen-

tang (*Delesseria*) an, so können wir bei ihm ohne Schwierigkeiten, nicht anders wie bei einem Kormophyten, stengelartige im Querschnitt mehr oder minder genau runde Teile wahrnehmen, an welchen flache, d. h. blattartige Gebilde daran sitzen; ähnliches würden wir, nur in größeren Dimensionen bei einem Blattang, *Laminaria*, wahrnehmen. Bei anderen Algen, etwa beim Röhrentang oder bei den bekannten durch ihre ebenmäßige Ausbildung uns auffallenden Armleuchteralgen (Fig. 2), deren Wiesen wir im süßen oder Brackwasser in einiger Entfernung unter der Oberfläche zu beobachten so oft Gelegenheit haben, fehlen zwar blattähnlich verbreiterte Anhangsorgane der Stengel, gleiches begegnet uns aber auch bei bestimmten, von der Norm abweichenden Kormophyten, etwa dem Spargelkraut, bei welchem flächenförmige Blätter bis fast zum Schwinden reduziert sind. Andererseits fehlen umgekehrt bei anderen Algen, so beim Blasentang, walzenförmige Glieder, und der ganze Thallus ist abgeflacht; aber auch dafür bieten uns die Kormophyten Gegenstücke, z. B. im Feigenkaktus. Und auch wurzelähnliche Organe fehlen bei Thallophyten nicht; sitzen doch die genannten Tange mit wurzelartigen Klammerorganen an Felsen so fest, daß man beim Versuch, sie loszureißen, meist eher die Pflanze durchreißen wird, als daß es gelingt, sie von ihrer Unterlage zu trennen. Echte Wurzeln, das wollen wir hier indes gleich betonen, welche gleiche Gestalt und Funktion wie die Wurzeln der höheren Kormophyten haben, fehlen allerdings den Thallophyten, — haben wir solche doch auch schon bei den einfachsten Kormophyten, den mit Stengel und Blättern ausgestatteten Moosen, vermißt.




Fig. 2. Die Armleuchteralge Chara crinita. Links Ende eines Sprosses in natürlicher Größe. Rechts ein Kurztrieb, 6fach vergr. *o* Oogonien. *a* Antheridienstände. Nach Schenck.

So kann man denn, wie sich zeigt, unschwer Parallelen ziehen zwischen dem Bau von größeren Algen und Kormophyten, wird aber vielleicht des Glaubens leben, daß keine so weitgehenden Ähnlichkeiten aufzufinden sein könnten zwischen anderen Thallophyten, nämlich den Pilzen mit ihrer so weit abweichenden Organisation und Lebensführung und zwischen Kormophyten. Diese Meinung trifft nun wohl insofern zu, als kein Pilz sich dazu aufschwingt, seinen Körper in Wurzel, Stengel und Blätter zu gliedern, eine Gliederung, die für ihn auch keine Bedeutung haben würde. Um so interessanter aber ist es, konstatieren zu können, daß manche Blütenpflanzen, deren Ver-

wandte kormophytisch gebaut sind, gestaltlich bis zu den Pilzen hinabsinken, d. h. ihre Vegetationsorgane vollkommen thallusartig, und zwar in Form von Strängen, ähnlich dem Körper von Pilzen ausbilden; das sind eigenartige, in Holzgewächsen schmarotzende höhere Pflanzen, auf die uns der Schluß unserer Betrachtungen wieder zurückführen wird, und deren vegetative Teile den Körper ihrer Wirtspflanzen durchwuchern nicht anders als die Pilzfäden eines Pilzes den von diesem befallenen Baumstamm.

„Sondergebilde" am Körper der Thallo- und Kormophyten.

Aber noch weiter können wir die Vergleichung des Baues der Kormophyten und Thallophyten treiben. Sehen wir uns die ersteren nochmals genauer an, so fällt uns auf, daß wir mit Anführung von Stengel, Blatt und Wurzel die Organe, die sie ausbilden, offenbar noch nicht erschöpfend benannt haben. Wer sich einmal an einem Rosenstachel verletzt hat, kennt anderweitige Teile der Kormophyten aus eigener Erfahrung, und wer versucht, eine Schmarotzerpflanze, vielleicht die Flachsseide, vom Stengel ihres Wirts loszulösen, kann sich unschwer davon überzeugen, daß sie demselben mit Saugorganen aufsitzt, die ebenfalls weder Wurzeln, noch Stengel, noch Blätter sind, vielmehr Teile von besonderem Bau und besonderer Funktion. Man hat solche Teile als Sondergebilde, Emergenzen oder Anhangsorgane den Stengeln, Blättern, Wurzeln gegenübergestellt. Zu ihnen kann man auch gewöhnliche Haare, Wollhaare, Brennhaare usw. rechnen, wenn man will. Beobachten wir nun aufmerksam den Körper von Meeresalgen oder anderen Thallophyten, so können wir uns davon überzeugen, daß auch diesen Haare oder ähnliche Sondergebilde nicht fehlen, sondern in den Dienst der verschiedensten Funktionen treten und in ihrer Ausbildung ganz von den Außenbedingungen abhängen. Ebenso wie bei gewissen Kormophyten die Dichte des Haarkleides, das sie tragen, von der Eigenart des Standortes abhängig ist, z. B. auf trockenen, heißen Standorten dichter sein kann, als bei derselben Pflanze, die in feuchter Umgebung wächst, kann auch bei Meeresalgen der Haarbesatz sehr verschieden stark ausgebildet sein, und zwar zumal mit der größeren oder geringeren Durchstrahlung des Wassers, in dem sie leben, wechseln.

Es sei noch erwähnt, daß man solche „Sondergebilde" zumal auch in der fruktifikativen Region der Pflanze in großer Menge und mannigfacher Ausgestaltung antrifft, worauf wir später noch kurz zurückkommen.

Ähnlichkeit der Pflanzengestalten bedingt durch Verwandtschaft einer-, Ähnlichkeit in der Lebensführung andererseits.

So dürfen wir denn, wenn wir sämtliche Pflanzen in unsere Betrachtung mit einbeziehen, zwar nicht das bekannte Wort wiederholen: „Alle Gestalten sind ähnlich", dürfen aber mit vollem Recht statt alle, viele Pflanzengestalten sagen. Bei naiver Betrachtung der Thallophyten einerseits, der Kormophyten andererseits gewinnt man den Eindruck, als ob die Natur an jenen zuerst einmal ihre Gestaltungskraft erprobt hätte, um allmählich jenen Typus herauszufinden, der dann bei den Kormophyten der herrschende geworden ist und offenbar den Bedürfnissen der Pflanzen am meisten Rechnung trägt. Näher kommen wir aber der modernen wissenschaftlichen Anschauung, wenn wir als Fazit unserer Betrachtungen, wie oben schon geschehen, sagen, daß die Ähnlich-

keit im Bau vieler Pflanzen sich häufig mit der Ähnlichkeit ihrer Lebensführung erklärt und ergänzend nun noch hinzufügen, daß in vielen anderen Fällen die Ähnlichkeit im Aussehen auf wirklicher Verwandtschaft beruht. Wir werden später noch hören, daß man zweifellos mit Recht annimmt, daß die unbekannten Ahnen der Kormophyten ähnlich gebaut gewesen sein mögen, wie manche heutigen Tages noch lebende Thallophyten, und daß man auch mit einem gewissen Erfolg versucht hat, klarzustellen, wie sich aus dem Thallus allmählich im Verlauf von Äonen jene feste bestimmte Gliederung des Körpers in Sproß mit Blättern und Wurzel entwickelt haben mag, die den Kormophyten zu kommt. — Wenn wir soeben die Frage aufgeworfen haben, inwieweit Ähnlichkeiten der Gestalt auf Verwandtschaft oder, was ungefähr dasselbe sagt, auf Vererbung beruhen, inwieweit sie andererseits durch die gleichen Lebensbedürfnisse herausgemodelt worden sind, so befinden wir uns in dem Grundproblem der ganzen Lehre von der Pflanzengestaltung schon mitten darin. Um dies Problem in seinen allgemeinen Zügen befriedigend behandeln zu können, wird es sich empfehlen, daß wir den Faden der Darstellung zunächst fallen lassen, um einen kurzen geschichtlichen Abriß der Lehre von der Pflanzengestalt zu geben. Das wird uns auch die erwünschte Gelegenheit verschaffen, die Stellung dieser Lehre innerhalb der anderen Sonderwissenschaften der Botanik etwas genauer zu kennzeichnen.

Geschichtlicher Rückblick. „Grundformen" der Pflanzengestalten und ihre Abwandlung.

Haben wir soeben gesehen, daß die Naturwissenschaft von heute nicht achtlos an der großen Ähnlichkeit im Bau der verschiedenen Pflanzengestalten vorübergeht, so wird es uns auch nicht wundernehmen zu hören, daß schon die frühere wissenschaftliche Betrachtung der Pflanzengestalt, deren Resultaten jetzt vielfach nur noch geschichtliches Interesse innewohnt, zu dem Ergebnis kam, es müsse ein „Grundplan" vorhanden sein, nach welchem die Pflanzen gebaut seien; man postulierte, daß sie aus Grundformen bestünden, die ihren Leib aufbauen sollten, vielfach ohne sich klar darüber zu werden oder zu äußern, was eigentlich „Grundform" bedeuten solle; durch die mannigfachen Abwandlungen dieser Grundformen sollte der große Gestaltenreichtum, die Formenfülle zuwege kommen, welche die Pflanzenwelt zur Schau trägt, und dem wissenschaftlichen Bedürfnis war vielfach damit Genüge geleistet, daß es gelungen zu sein schien, verschiedene Formen, welche die Natur zeigte, in Gedanken auf eine nur im menschlichen Gehirn vorhandene Grundform zurückzuführen. Die ältere Geschichte von der Lehre der Pflanzengestalten seit dem 16. Jahrhundert ist im Grunde genommen kaum etwas anderes als die Geschichte des Suchens nach solchen Grundformen und ihren Umwandlungen, des Forschens nach einem sogenannten „Architypus", und das ist um so begreiflicher, als wir hören, daß sich die Wissenschaft von der Gestaltungslehre der Pflanzen zuerst fast ausschließlich oder doch hauptsächlich den höheren Pflanzen, die wir oben als Kormophyten bezeichnet haben, zugewendet hat; die mannigfaltiger gestalteten Thallophyten aber mehr oder minder zur Seite schob, deren genauere Betrachtung ohne weiteres

gezeigt haben würde, daß sich nicht alle Pflanzengestalten in ein Schema einzwängen lassen. Versuchen wir nun zuerst einen Augenblick unsere Aufmerksamkeit zu schenken jenen Bestrebungen aus früheren Zeiten, in welchen die Forschung nur allzusehr dazu neigte, vorgefaßte Ideen in die Natur hineinzutragen, anstatt sich Ideen erst zu bilden aus der Natur. Fragen wir sodann, was sich von jenen Bestrebungen, die uns heutigen Tages vielfach sehr seltsam anmuten, in den Besitzstand der heutigen Wissenschaft hinübergerettet hat.

Cesalpino. Malpighi. Linné.

Beginnen wir, ohne irgendwie den Anspruch auf Vollständigkeit in unseren geschichtlichen Ausführungen zu machen, mit dem bekannten italienischen Botaniker, Physiologen und Arzt des 16. Jahrhunderts, Andrea Cesalpino (1519—1603), so tritt uns sofort schon das Bestreben nach Unterordnung der Pflanzenglieder unter bestimmte Kategorien entgegen: er will Blumenkronblätter als Blätter bezeichnet wissen, ordnet also Laub- und Blütenblätter dem Begriff des „Blattes“ unter. Marcello Malpighi (1628—1694), einer der Begründer der Histologie der Gewächse, auch als „Vater der Entwicklungsgeschichte“ bekannt, bezeichnet ebenfalls Kelch und Blumenkrone als aus „Blättern“ bestehend. Auch K. v. Linné vertrat die Anschauung, daß Kelch, Blumenkrone, Staubfäden, Stempel Blätter seien. „Das «Wesen» der Blüten und der Blätter ist das gleiche.“ Er verglich die Blüten mit Laubknospen und glaubte, veranlaßt durch die Beobachtung, daß ein Baum, der bei reichlicher Nahrungszufuhr Zweige mit Laubblättern getrieben haben würde, bei schmaler Kost blüht, daß „die Blüte nichts weiter sei, als das gleichzeitige Erscheinen von Blättern, die eigentlich den Knospenbildungen von sechs aufeinanderfolgenden Jahren angehören, derart, daß die Blätter der fürs zweite Jahr der Pflanze zur Entwicklung bestimmten Knospen zu Deckblättern, die Blätter des dritten Jahres zum Kelch, die des vierten zur Blumenkrone, des fünften zu Staubfäden, des sechsten zum Stempel würden“, eine Spekulation ohne tatsächlichen Untergrund, die unter dem Namen der Prolepsistheorie nur noch in der Geschichte unserer Wissenschaft einen Namen hat.

K. F. Wolff. Evolution und Epigenesis.

Wir kommen zu den Anschauungen Kaspar Friedrich Wolffs, des „Begründers der modernen Entwicklungslehre“. Als solcher wird er mit Recht bezeichnet, da er die Entstehung und Entwicklung der Organe an der Stengelspitze, die er den „Vegetationspunkt“ taufte, zuerst in prinzipiell richtiger Weise dargestellt hat. Er entdeckte, daß an dem Vegetationspunkt wirkliche Neubildung von Teilen stattfindet, indem die Blätter und die Seitenzweige als seitliche Höcker, „propulsiones trunci“, erst angelegt werden, um dann auszuwachsen (vgl. Fig. 29 S. 89). Das ist die Theorie, — richtiger die Beobachtung der „Epigenesis“ der Organe, welche ein Ende machte der sogenannten „Evolutionstheorie“, welche Malpighi und Cesalpino vertraten, und welche keine Neubildung von Organen annahm, sondern glaubte, alle Teile seien im Keim von Anfang an vorhanden, und brauchten sich während der Entwicklung des Individuums nur zu entfalten und nicht erst neu zu entstehen. „Damit“, so sagt Goebel treffend, „war eine der fundamentalsten

Tatsachen in der Entwicklung der Pflanze klargelegt und der auf unvollständigen Beobachtungen und angeblich philosophischen Betrachtungen beruhenden Evolutionstheorie der Boden unter den Füßen weggezogen."

Wolff kam auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß es zwei Grundorgane seien, der Stengel und die Blätter, welche, der mannigfachsten Ausbildung fähig, die Pflanze zusammensetzen sollen. „In der Tat bedarf es keines großen Scharfsinns, um besonders bei gewissen Pflanzen zu erkennen, daß der Kelch, um es kurz zu sagen, nichts als eine Sammlung mehrerer kleiner unvollkommener Blätter ist. Nicht weniger deutlich ist die Fruchthülle aus mehreren Blättern zusammengesetzt... Daß aber auch die Blumenkrone und die Staubgefäße nichts weiter als modifizierte Blätter sind, wird aus einzelnen Beobachtungen wenigstens sehr wahrscheinlich, man sieht nämlich nicht selten die Blätter des Kelchs in Blumenblätter und umgekehrt diese in Kelchblätter übergehen. Auf ähnliche Weise sieht man auch die Staubfäden häufig in Blumenblätter sich verwandeln und umgekehrt, woraus sich ergibt, daß auch die Staubgefäße ihrem Wesen nach Blätter sind... Mit einem Wort, in der ganzen Pflanze, deren Teile auf den ersten Blick so sehr voneinander abweichen, sieht man, wenn man alles reiflich erwägt, nichts als Blätter und Stengel, indem die Wurzel zu diesem gehört", — so führt Wolff aus, und kommt zu dem Schluß, daß alle Teile der Pflanze, der Stengel ausgenommen, auf die Form des Blattes zurückgeführt werden können, und nichts als „Modifikationen" desselben sind. Auch darüber suchte Wolff sich Rechenschaft zu geben, wodurch jene Modifikationen der Blätter hervorgerufen werden und kam zu der Überzeugung, daß es in einer allmählichen Abnahme der Vegetationskraft begründet sei, wenn ganz jugendliche Blätter, — wir nennen sie heute „Blattanlagen", nicht zu Laub-, sondern zu Blütenblättern werden; er spricht von einer „vegetatio languescens"; die Vegetationskraft, sagt er, vermindere sich in dem Maße, als die Vegetation länger fortgesetzt wird und verschwinde endlich ganz. Das Wesen all dieser Abänderungen der Blätter soll also eine unvollkommenere Ausbildung sein.

Goethe.

Kaspar Friedrich Wolff wird von Goethe als sein trefflicher Vorarbeiter bezeichnet; so kommen wir denn jetzt zu des Dichters Metamorphose der Pflanze und wollen einige Gedankengänge aus derselben wiedergeben, soweit sie sich anschließen an die jetzt von uns behandelten Probleme. „Ein jeder", so lesen wir bei Goethe, „der das Wachstum der Pflanzen nur einigermaßen beobachtet, wird leicht bemerken, daß gewisse äußere Teile derselben sich manchmal verwandeln und in die Gestalt der nächstliegenden Teile bald ganz, bald mehr oder weniger übergehen. Es mag nun die Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch immer nur dieselben Organe, welche in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten die Vorschrift der Natur erfüllen. Dasselbe Organ, welches am Stengel als Blatt sich ausdehnt, und eine höchst mannigfaltige Gestalt angenommen hat, zieht sich nun im Kelch zusammen, dehnt sich im Blütenblatt wieder aus, zieht sich in den Geschlechtswerkzeugen wieder zusammen, um sich in der

Frucht zum letzten Mal wieder auszudehnen. So wie wir nun die verschieden scheinenden Organe der sprossenden und blühenden Pflanze alle aus einem einzigen, nämlich dem Blatt, welches sich gewöhnlich in jedem Knoten entwickelt, zu erklären gesucht haben, so haben wir auch diejenigen Früchte, welche ihre Samen fest in sich zu verschließen pflegen, aus der Blattgestalt herzuleiten gewagt." So werden denn alle die verschiedenen Organe der Pflanze auf „das Blatt" zurückgeführt, durch dessen Umgestaltung — „Metamorphose" — die verschiedenen Organe, seien es solche der vegetativen oder solche der fruktifikativen Sphäre, wie sie in die Erscheinung treten, zu erklären sind. „Es versteht sich von selbst", so lesen wir weiter, „daß wir ein allgemeines Wort haben müßten, wodurch wir dieses in so verschiedener Weise metamorphosierte Organ bezeichnen und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnten, vorläufig müssen wir uns damit begnügen, daß wir uns gewöhnen, die Erscheinung vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten, denn wir können ebensogut sagen, ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatt sagen können, es sei ein Staubgefäß im Zustand der Ausdehnung. Ebenso läßt sich vom Stengel sagen, er sei ein ausgedehnter Blüten- und Fruchtstand, wie wir von diesem prädiziert haben, er sei ein zusammengezogener Stengel."

Nehmen wir die Ausführungen Goethes wörtlich, so erwecken sie den Anschein, als ob er unter dem Begriff der Metamorphose eine wirkliche Umbildung im wahren Sinn des Wortes, ein Umkneten eines fertigen Organs in ein anderes verstünde. In Wirklichkeit handelt es sich aber natürlich nur um ein begriffliches Umkneten. Das „Blatt" ist ihm eine „begriffliche Verallgemeinerung", wie Goebel ausführt, eine Idee, und er sagt, — um hier einen Satz aus der Metamorphose der Pflanzen zu zitieren, der wohl in jeder Darstellung der Goetheschen Metamorphosenlehre wiedergegeben wird: „daß das, was der Idee nach gleich ist, in der Erfahrung entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich und unähnlich erscheinen kann, darin besteht eigentlich das bewegliche Leben der Natur."

Während Wolff bei seiner Diskussion der Modifikation der Grundform des Blattes sich ganz als Naturforscher erweist, indem er darunter die Tatsache begreift, daß ein jugendliches Organ sich, je nachdem die Vegetationskraft schwächer oder stärker ist, zum Laubblatt oder Blütenblatt entwickelt, ist Goethe mit seinem Begriff der Metamorphose vorwiegend Dichter; er verlegt den Begriff der Metamorphose aus der Natur „in das Gebiet des Begriffes der Idee". Der Vorgang der Entwicklung eines jugendlichen Organs in der einen oder anderen Richtung lag Goethe, wie wir wiederum Goebel entnehmen, schon darum nicht, weil er von der Betrachtung der fertigen Pflanze ausgeht, sich um die Entwicklung nicht kümmert. Er erkennt zwar die entwicklungsgeschichtliche Methode Wolffs als „vortrefflich" an, meint aber, „der treffliche Mann habe nicht daran gedacht, daß es ein Unterschied sei zwischen Sehen und Sehen, daß die Geistesaugen mit den Augen des Leibes in stetem lebendigem Bund zu wirken haben, weil man sonst in Gefahr ge-

rät, zu sehen und doch vorbeizusehen". — Auch in dem Punkt besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Wolff und Goethe, als ersterer die Blütenbildung, wie oben gesagt, als Folge einer Schwächung der Vegetation ansieht, Goethe sich aber auf den entgegengesetzten Standpunkt stellt: „Die regelmäßige Metamorphose von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht ist eine fortschreitende, sie steigt gleichsam auf einer geistigen Leiter zum Gipfel der Natur, der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter empor". Nach ihm beruht die Bildung der Blütenblätter auf einer Verfeinerung der Säfte, Wolff aber, so meint er, habe nicht beachtet, „daß bei der besagten Metamorphose das Organ sich veredle, und schrieb daher den Weg zur Vollendung widersinnig einer Verkümmerung zu".

Begriff der „Metamorphose" bei Goethe und seinen Vorgängern.

Bei seiner Analyse der eben in aller Kürze skizzierten Metamorphosenlehre Goethes kommt J. Sachs zu dem Schluß, daß sie vorwiegend an folgender Unklarheit leide: Von Metamorphose redet Goethe einmal in solchen Fällen — die auch Wolff heranzieht —, in welchen bestimmte Organe einer Pflanze im Vergleich zu den entsprechenden ihrer Eltern umgewandelt sind, dann z. B. wenn eine Rose, deren Eltern einfache Blüten mit normalen Staubfäden hatten, gefüllte Blüten mit zu Blütenblättern umgewandelten Staubfäden zur Schau trägt. Einen ganz anderen schlechterdings nur bildlich zu verstehenden Sinn hat der Begriff Metamorphose aber dann, wenn Goethe aus den verschiedenen Erscheinungsformen der seitlichen Organe einer Pflanze den Begriff Blatt abstrahiert und, statt von einer Metamorphose dieses Begriffes zu reden, dessen einzelnen Erscheinungsformen eine Metamorphose unterschiebt, die also in diesem Fall vollkommen unwirklich ist. — Insofern, so führt Sachs aus, ist der Begriff der Umwandlung, wie er uns schon längst vor Goethes Zeit bei Cesalpino und Linné entgegentritt, ein klarerer, welche Forscher, die, wie wir oben hörten, der Evolutionstheorie huldigten, an die alte Anschauung, daß das Mark die Seele der Pflanze sei, anknüpfend, ausführen, daß durch Umbildung, d. h. reale Metamorphose der Marksubstanz, die Samen hervorgingen, ebenso wie die Blätter, Blütenhülle usw. durch eine wirkliche Umbildung der Rindensubstanz entstehen sollten.

Differenzierungstheorie Hansteins, Wigands u. a.

Fragen wir nun zunächst, wie sich der rein idealistische Goethesche Begriff der Metamorphose weiter ausgestaltet hat, so kommen wir zur kurzen Besprechung der sogenannten Differenzierungstheorie, unter welcher Bezeichnung K. Goebel, dem wir hier folgen, die Anschauungen mehrerer verdienter Morphologen zusammenfaßt. J. v. Hanstein (1822—1880) ein Vertreter dieser Theorie führt aus, daß alle Formen des Blatts, Nieder-, Laub-, Hoch-, Blütenblätter, die am Stengel von unten nach oben aufeinanderfolgen, durch mannigfache Übergänge verbunden, daß alle somit von ursprünglich übereinstimmender morphologischer Natur und als „Wandelformen eines und desselben organischen Typus" aufzufassen seien, eine Wandlung, die aber, wie ausdrücklich betont wird, als ein mehr „theoretischer denn tatsächlicher" Vorgang aufzufassen sei. Und in ähnlicher Weise sprechen sich Nachfolger des eben genannten Forschers aus: Staubblätter,

Laubblätter usw. sind „Phyllome“ — das ist wiederum eine begriffliche Abstraktion — die wegen verschiedener Funktion auch gestaltlich sich unterscheiden; eine tatsächliche Metamorphose, etwa eines Laubblatts in ein Staubblatt aber wird nicht angenommen. Von einer „reellen Metamorphose“ aber redet A. Wigand (1821–1886); auch dieser Forscher geht davon aus, daß die ersten Anlagen der seitlichen Organe am Stengel gleich sind oder doch ganz gleich aussehen; indem er verfolgt, wie diese ersten Anlagen sich in verschiedener Weise zu den fertigen Organen differenzieren, spricht er von tatsächlicher Umbildung ursprünglich gleicher Anlagen zu verschiedenen Endgestalten. Eine entwicklungsgeschichtliche Umwandlung eines blattartigen Organs in ein anderes, also eine im strengsten Sinne „reelle Metamorphose“, nimmt er aber ebensowenig an wie seine Vorgänger.

A. Braun. „Verjüngung“.

Einen Augenblick länger gilt es zu verweilen bei dem Forscher, der allgemein als Goethes Nachfolger genannt wird in der Behandlung der Frage, welche und wieviele sich abwandelnde Grundorgane es seien, aus welchen der Körper der höheren Pflanzen sich aufbaut, bei Alexander Braun (1805–1877). Nach Sachs verdienen die morphologischen Bestrebungen Brauns schon darum unsere Beachtung, „weil in ihnen die ungeklärten Anschauungen Goethes zu ihren letzten Konsequenzen durchdringen: Er vereinte die Ergebnisse induktiver Forschung mit den Theoremen der idealistischen Philosophie“. Der Begriff der Verjüngung der Pflanzenorgane, ein Begriff, der in den Braunschen Werken eine hervorragende Stellung einnimmt, ist nach Sachs nichts weiter als ein sozusagen erweiterter Begriff der Metamorphose; er soll widerspiegeln das der Pflanze innewohnende Aufgeben bereits erreichter Gestaltung, das Zurückgehen auf einen neuen Anfang, ein erneutes Erfassen des typischen Urbildes, mit anderen Worten er stellt eine Umschreibung der rhythmischen Erscheinungen im Wachstum des Pflanzenkörpers vor. — Nach Braun ist die sichere Unterscheidung von Stengel, Blatt und Wurzel die „Grundfeste der Morphologie“, auf eine dieser drei Grundformen gilt es in allen Fällen, wenn irgend tunlich, die dem Beschauer entgegentretenden Teile einer Pflanze zurückzuführen. Diese Bestrebungen sind, wie wir schon oben gesehen haben, vielfach als zu schematisch und als undurchführbar bekämpft worden, ja Braun und seine Schule selbst hat dies anerkannt durch Schaffung einer „Rumpelkammer“ in welcher alle keiner der drei genannten Kategorien zuzurechnenden Teile untergebracht und als Organe „sui generis“ bezeichnet werden. — Auch hat man gegen die Braunschen Bestrebungen geltend gemacht, daß sie dem Bedürfnis nach Vereinfachung noch nicht genügend entgegenkommen und drei statt noch weniger Grundformen des Pflanzenkörpers annehmen; hat hierin sogar einen Rückschritt gegen ähnliche Bestrebungen der Zeiten vor Braun gesehen. Tatsächlich zeigt uns auch die Betrachtung gleichsinniger Versuche, die der Folgezeit angehören, daß man vielfach bestrebt ist, mit einer geringeren Zahl auszukommen. Ohne Einzelheiten zu erwähnen und ohne Anspruch auf irgendwelche Vollständigkeit zu machen, erwähnen wir von solchen Versuchen noch, daß Gaudicheau

Gaudicheau. Begriff des „Phyton“.

im Jahre 1841 den Begriff Phyton für „das“ Grundorgan einführte und daß ähnliche Bestrebungen folgten, wie man z. B. bei H. Potonié nachlesen mag. Phyten sollen sich in steter Wiederholung verbinden und stockwerkartig die Pflanzen aufbauen. Auf gleichgerichtete Bestrebungen der neueren und neuesten Zeit kommen wir noch zurück.

Begriff der „Metamorphose“ in der heutigen Pflanzenmorphologie.

Wir sind am Ende der kurzen geschichtlichen Skizze von dem Ringen um die Frage nach den pflanzlichen Grundformen und dem Begriff von der Metamorphose, der, wie wir sahen, selbst so mannigfacher Metamorphose unterworfen war, und zweifeln nicht daran, daß gar mancher den Eindruck hat, daß wir gänzlich veraltete für die moderne Naturwissenschaft nutzlose Streitfragen haben wieder aufleben lassen. Und zweifellos hat es ja für die heutige Naturwissenschaft keinen Zweck nach Grundformen zu suchen, die, wie Goethe sagt, der Idee nach gleich, in der Erfahrung aber entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich erscheinen können und die Umwandlungen dieser Grundform als Nachbilder ewiger Ideen aufzufassen, und so statt Naturforschung platonische Ideenlehre zu treiben. Hat man doch mit Recht darauf hingewiesen, daß, wenn man die Grundform, etwa des Blattes, sucht und von jeglicher besonderen Ausbildungsweise absieht, nichts weiter übrigbleibt, als ein wesenloses Schemen, eben nur die „Idee“, und daß der Naturforscher, der am Stoff kleben muß, damit nichts anfangen kann: die Idee entgleitet ihm und nichts bleibt übrig. — Und doch hat es seinen besonderen Reiz, der Frage nachzuspüren, wie es zu erklären ist, daß nicht nur in dichterischer Intuition sondern auch in der nüchternen Gedankenwelt des Pflanzenmorphologen von heutzutage der Begriff der pflanzlichen Grundformen und ihrer Metamorphose seinen Platz in Ehren behauptet, gegen früher geklärt durch vorurteilsfreie Naturbetrachtung sowie durch die siegreich durchgedrungene Erkenntnis von der Stammesverwandtschaft der Lebewesen.

Phylogenetische Grundlage der „Metamorphose“.

Welch helles Licht das Vorwärtsdringen des deszendenztheoretischen Gedankens, die Anerkennung der Verwandtschaft der Lebewesen, auch auf die oben behandelten Fragen wirft, lehrt bereits folgende kurze Auseinandersetzung: Gelingt es uns, nachzuweisen, daß zwei verschiedene Anhangsorgane ein und derselben Pflanze hervorgegangen sind aus Gliedern ihrer Ahnen, die bei diesen gleich gebildet waren, so haben wir mit einem Schlag eine, zwar in sehr langen Zeiträumen erfolgte, darum direkt nicht zu beobachtende, aber doch eine wirkliche, tatsächliche Umbildung eines Organes in andere vor uns, eine Umbildung, der nicht der geringste metaphysische Beigeschmack anhaftet. Und ganz dasselbe ist der Fall, wenn es gelingt, zu beweisen, — in vielen Fällen wird man sich allerdings damit begnügen, es wahrscheinlich zu machen — daß die Ahnen zweier Pflanzen, deren eine heutigen Tages dickfleischige Blätter, deren andere dünne, zerteilte Blätter aufweist, solche Blätter besessen haben, die in gestaltlicher Beziehung zwischen denen ihrer Deszendenten etwa die Mitte hielten. In beiden Fällen

zeigt das Laubblatt der Ahnen die „Grundform", die sich im Laufe langer Zeiten in dieser oder jener Richtung metamorphosiert hat und die wir ihrerseits natürlich auch wieder auf frühere, noch weiter zurückliegende Grundformen zurückzuführen bestrebt sein müssen. Grenzen setzt solchen Untersuchungen der Grundformen und ihrer Umwandlung naturgemäß der mangelhafte Stand der Kenntnisse der pflanzlichen Stammbäume, der Phylogenie der Gewächse; und es leuchtet ohne weiteres ein, daß eine der wichtigsten Hilfswissenschaften der Lehre von der Pflanzengestaltung die Paläophytologie ist.

Die Klärung des Begriffs „Grundform" und „Metamorphose" durch das Studium der Ahnenreihen der heute lebenden Gewächse ist nun natürlich nicht urplötzlich vom Himmel gefallen, deszendenztheoretische Gesichtspunkte drangen vielmehr allmählich in die Lehre von der Pflanzengestalt ein, und das ist nicht zum geringsten Teil auch das Verdienst solcher zum Teil oben genannten Forscher, die oft geradezu qualvoll nach klarer Erkenntnis des Metamorphosenbegriffs rangen und zu vollkommener Klarheit gleichwohl nicht durchdringen konnten, da sie unter dem Bann des Dogmas von der Konstanz der Arten standen. In der Geschichte der Botanik ist wohl das Jahr 1851 als Wendepunkt zu betrachten, in welchem durch die „vergleichenden Untersuchungen" W. Hofmeisters die Verwandtschaft der großen Gruppen des Pflanzenreichs, somit ihr stammesgeschichtlicher Zusammenhang erwiesen wurde.

Als ein Botaniker, der besonders energisch zur Klärung des Metamorphosenbegriffs durch Hinweis auf die Stammesverwandtschaft beitrug, ist sodann auch C. v. Naegeli zu bezeichnen. Wenn Naegeli — damit knüpfen wir nochmals an den oben wiedergegebenen Streit um die Grundorgane an — die Ansicht vertritt, daß die heutigen Pflanzen lediglich aus einer einzigen Art von solchen, nämlich aus aufeinanderfolgenden Achsen bestünden, so ist das eben derart zu verstehen, daß der Körper ihrer Ahnen lediglich aus solchen Achsen bestanden habe, aus denen im Laufe der Stammesgeschichte die Organe der Pflanzen, wie sie sich den Augen der Jetztwelt präsentieren, entstanden seien. — Gleiches gilt von der der Jetztzeit angehörigen Perikaulomtheorie Potoniés, die ebenfalls im scharfen Gegensatz zu den Anschauungen Brauns von der Wesensverschiedenheit von Wurzel, Stengel, Blatt alle Teile der Pflanze auf ein Grundorgan zurückführt, indem sie sich bestrebt, diese morphologischen Anschauungen durch die Zeugen der pflanzlichen Entwicklungsgeschichte, die fossilen Pflanzengestalten, soweit sie zugänglich sind, zu belegen. Wir kommen auf die letztgenannte Theorie noch zurück.

Metamorphose in der Ontogenie.

Neben den phylogenetischen, auf die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt sich gründenden Metamorphosenbegriff tritt nun aber ein anderer, mit ihm allerdings eng verknüpfter, der sich auf das Studium der Entwicklungsgeschichte nicht der Pflanzenwelt, sondern des Pflanzenindividuums gründet; wir haben ihn als ontogenetisch bedingten zu bezeichnen und als seinen energischsten Vertreter unter den heutigen Pflanzenmorphologen K. E. Goebel zu nennen. Um ihn zu erläutern, erinnern wir daran, daß aus gleich

gestalteten seitlichen Anlagen am Stengel im Lauf der Entwicklung des Individuums verschiedene Endprodukte, Nieder-, Laub-, Hoch-, Blütenblätter sich herausdifferenzieren; das war ja der wesentliche Inhalt der oben kurz berührten „Differenzierungstheorie" Hansteins und anderer Morphologen. Und zwar ist es nicht ausschließlich vom Entwicklungsstadium der Pflanze abhängig, was sich herausdifferenziert, vielmehr kann man auch durch künstliche Eingriffe der verschiedensten Art erreichen, daß jene Anlagen sich zu anderen Gebilden entwickeln, als sie ohne künstliche Beeinflussung geworden wären. Bekannt ist, daß unter Umständen auch Pilze die Rolle des experimentierenden Forschers übernehmen können, insofern Pilzinfektion z. B. bewirken kann, daß sich die Anlagen von Staubblättern in den Blüten zu Blütenhüllblättern entwickeln. Aus diesen Erfahrungen heraus hat man denn solche jugendliche Anlagen auch als „indifferente" bezeichnet, nicht, um damit auszudrücken, daß sie sich zu allem und jedem entwickeln können, sondern im Sinne von „noch nicht differenziert", um eine, zumal für den experimentierenden Morphologen bequeme Umschreibung für die Tatsache zu haben, daß erst die während des weiteren Wachstums herrschenden Bedingungen darüber entscheiden, welche von den in der Anlage vorhandenen Entwicklungs- und Differenzierungsmöglichkeiten (sog. „prospektiven Potenzen") sich verwirklichen. Gegen den Ausdruck „indifferente" Anlagen, „indifferente" Blattanlagen hat nun Goebel Stellung genommen, um zu dem Begriff einer ontogenetisch realisierten Metamorphose durchzudringen, und zwar auf Grund folgender Erwägungen: Die Pflanze, sagt Goebel, bildet keine Blätter, denn „Blatt" ist nichts in natura Vorkommendes, sondern nur eine Abstraktion; sie bildet vielmehr Laubblätter, Niederblätter, Hochblätter, Staubblätter und Fruchtblätter aus, also Blattarten, die man mit Rücksicht auf ihre Funktion definieren kann. Wollte man versuchen, Laubblatt nicht funktionell als Kohlensäure assimilierendes, Staubblatt nicht mit Rücksicht auf seine Bedeutung für die Pflanze als Pollen bringendes Blatt zu definieren, sondern rein formal, gestaltlich, so wäre Laubblatt, Staubblatt usw. natürlich ebensowohl eine Abstraktion, wie „Blatt" schlechthin; denn kein Laubblatt gleicht auf Erden dem anderen, kein Staubblatt dem anderen. — Die Pflanze bildet also nach Goebel stets Blätter bestimmter Funktion, keine Blätter schlechthin, und zwar entwickeln sich dieselben, wie unser Autor weiter ausführt, nicht aus indifferenten Anlagen, sondern immer aus Laubblattanlagen — wir müssen einschalten, daß unter den Begriff der Laubblätter hier auch die Wedel der Wurm- oder Adlerfarne fallen, die sowohl der Ernährung als auch der Fortpflanzung dienen (sog. Trophosporophylle) — und die reale, ontogenetisch zu beobachtende Metamorphose besteht eben darin, daß sich, sei es im Lauf der normalen, sei es im Lauf der durch experimentelle Eingriffe alterierten Entwicklung des Individuums nicht alle Laubblattanlagen zu Laubblättern, sondern immer ein Teil derselben zu anderen Blättern, seien es Knospenschuppen, Blütenblätter usw., ausbilden. — Nun wäre man versucht zu glauben, daß in dieser Anschauung, die sich mit

Bestimmtheit gegen die idealistischen, unwirklichen Anschauungen der Naturphilosophie wendet, ebenfalls ein gut Teil Philosophie darin stecke, da sie ja auch Anlagen, die endlich gar nicht zu Laubblättern werden, doch als „Laubblattanlagen" bezeichnet, also sich in Gegensatz zur Wirklichkeit stellt.

Doch begründet Goebel die Berechtigung seiner Anschauung durch genaue Beobachtung des Entwicklungsganges der Anlagen bis zur definitiven Ausbildung, kombiniert mit zweckentsprechenden Versuchen. Betrachtet man beispielsweise eine Anlage während ihrer Ausbildung zu einer Knospenschuppe, so sieht man bei manchen Pflanzen, daß sie tatsächlich zuerst einen Anlauf nimmt, zu einem Laubblatt zu werden; die grüne Spreite, von der man später an der Schuppe nichts oder kaum etwas wahrnimmt, wird angelegt, ihre weitere Ausbildung aber unterdrückt und nur der Blattgrund entwickelt sich weiter zur Schuppe. Hier ist also wirklich zuerst ein jugendliches Laubblatt zu beobachten, eine Laubblattanlage, die später zur Schuppe wird. Bei anderen Pflanzen wird das ganze, jugendliche Laubblatt gehemmt in der Entwicklung und schuppenartig ausgebildet. Durch geeignete Eingriffe kann man, wie Goebel zeigte, diese Umbildung verhindern: Entblättert man einen Zweig, so kann man erreichen, daß die Blattanlagen, die sonst zu Knospenschuppen geworden wären, nunmehr zu grünen Laubblättern auswachsen.

Bei der Betrachtung der ontogenetischen Metamorphose, die wir soeben an einem Beispiel geschildert haben, können wir nun aber, wie oben schon kurz angedeutet, nicht von der phylogenetischen abstrahieren; im Gegenteil jene wird nur durch diese verständlich; sie ist sozusagen eine verkappte phylogenetische Metamorphose: Die Entwicklung der Blattanlagen zu Knospenschuppen zeigt offenbar Sonderfälle jenes so heiß umstrittenen „biogenetischen Grundgesetzes", welches besagt, daß in bestimmten Fällen die Entwicklung eines Lebewesens oder eines Organs die stammesgeschichtliche Entwicklung desselben, freilich in verkürzter oder veränderter Weise wiederholt. Auf unser oben angeführtes Beispiel angewendet: Die Betrachtung der Ontogenie der Knospenschuppen deutet darauf hin, daß sie sich im Lauf der Stammesgeschichte aus grünen Laubblättern entwickelt haben, daß sie „Hemmungsbildungen" solcher sind.

„Umdifferenzierung".

Nun gibt es noch eine andere Art der ontogenetischen Metamorphose, auf die im Vorübergehen hingewiesen sei, — man bezeichnet sie als „Umdifferenzierung"; dieser begegnen wir dann, wenn ein Organ angelegt und ausgebildet wird und im Dienste der Pflanze funktioniert; alsdann sich nachträglich umbildet, „umdifferenziert" wird und nunmehr anderes für die Pflanze leistet. So werden wir später noch hören, daß die Keimblätter oft zunächst als Saugorgane dienen, indem sie das Nährgewebe des Samens aussaugen und die Stoffe aus demselben dem Keimling zuführen; dann bilden sie sich um in grüne, die Kohlensäure assimilierende Laubblätter. Diese Umbildung erfolgt während des normalen Entwicklungsganges. Eine andere Umdifferenzierung künstlich zu bewirken, gelang H. Vöchting: indem er

Ausläufern einer bestimmten Sauerkleeart die Triebspitzen raubte, konnte er erzielen, daß die allerdings noch nicht ganz fertig ausgebildeten Niederblätter solcher Ausläufer nachträglich zu Reservestoffspeichern sich umbildeten. H. Winkler konnte erreichen, daß die Stiele ausgewachsener und von der Mutterpflanze abgetrennter Blätter von *Torenia*, auf deren Spreite sich ein Sproß mit Blättern, an deren Blattstielbasis aber sich ein Wurzelsystem regenerativ entwickelte, -- Stiele also, welche künstlich in das Achsensystem der Pflanze eingeschaltet worden waren, nachträglich Form und Struktur von Stengeln annahmen. Auch beobachtete dieser Forscher nachträgliche Umdifferenzierung von Blüten- in Laubblätter bei einem *Chrysanthemum*.

Soviel über phylogenetische und ontogenetische Metamorphose. Es wird wohl auffallen, daß bislang fast nur von Metamorphose von Blättern, nicht aber von Stengeln oder Wurzeln die Rede war; das ist historisch bedingt, denn die Umbildungen von Blattorganen treten deutlicher in die Erscheinung als die Metamorphose von Stengeln oder Wurzeln; A. Braun, dessen Verdienste wir oben kurz beleuchteten, war sogar der Meinung, daß die Wurzeln überhaupt keine Metamorphose besäßen. Daß aber tatsächlich auch ganze Sproßanlagen oder Wurzeln, ganz ebensogut wie die Blattorgane metamorphosieren, wird später noch mit zahlreichen Beispielen belegt werden.

Experimentelle Morphologie als Sonderdisziplin der Gesamtmorphologie.

Während, wie wir früher gesehen haben, die Pflanzenmorphologie zur Erkenntnis der phylogenetischen Metamorphose der Paläophytologie als wichtiger Hilfswissenschaft bedarf, ergibt sich aus dem eben Erörterten, daß zum Studium der ontogenetischen Metamorphose die experimentelle Beeinflussung der Pflanzengestalt seitens des Forschers unerläßlich ist, daß also die experimentelle Morphologie, wohl auch Entwicklungsphysiologie, Entwicklungsmechanik genannt, ein besonders wichtiger Zweig der Gesamtmorphologie ist. — Schildern wir in aller Kürze die Arbeit des experimentellen Morphologen, um daran die Erläuterung einiger weiteren Begriffe zu knüpfen, die in der Lehre von der Pflanzengestalt eine große Rolle spielen. Besagter Forscher wird Pflanzen oder Teile von Pflanzen in verschiedene, gut definierbare äußere Bedingungen bringen und beobachten, welche Veränderungen sich als Folge davon im Bau und Entwicklung der Teile zeigen, ob Metamorphosen eintreten; er wird ferner Pflanzen verwunden, verstümmeln, und untersuchen, wie die Pflanzen auf diese Schädigungen reagieren.

Experimentelle Beeinflussung der Art und des Orts von Neubildungen.

Einige Beispiele von künstlich hervorgerufener Metamorphose von Laubblättern und anderen Blättern sind oben schon genannt. Wir wollen ferner darauf hinweisen, daß Vöchting durch geeignete Versuchsanstellung — Verdunkelung der basalen Partien der Kartoffelpflanze — erreichen konnte, daß über dem Erdboden befindliche Knospen, also Sproßanlagen insofern modifiziert werden, als sie nicht zu normalen mit grünen Laubblättern versehenen Laubsprossen, sondern zu knollentragenden Sprossen werden. Derselbe Forscher konnte ferner auch am Licht Knollenbildung erzwingen dann, wenn er dafür sorgte, daß die unterirdischen Teile seiner

Versuchspflanze keine Knospen führten und deshalb keine knollentragenden Sprosse ausbilden konnten. Durch solche und analoge Versuche, die in sehr großer Zahl vorliegen, kann man also einmal erreichen, daß der Ort, an welchem der Pflanzenkörper bestimmte Teile ausbildet, verändert wird, und kann daraus Rückschlüsse ziehen auf die Faktoren, welche den Ort unter normalen Verhältnissen bedingen. Man kann aber ferner auch metamorphe Gebilde künstlich erzielen, welche die Pflanze unter normalen Bedingungen nicht zur Schau trägt. Denn jene soeben erwähnten, am Licht gebildeten Kartoffelknollen unterscheiden sich von den normalen unterirdischen dadurch, daß sie kleiner, verzweigt, grün sind, daß sie ferner Laubblätter statt der Knospenschuppen bilden. Es sind also Mitteldinge zwischen normalen grünen Laubsprossen und normalen Knollen, denen wir hier als Produkten einer künstlich bewirkten, ontogenetischen Metamorphose begegnen.

Äußere Bedingungen der Fortpflanzung.

Statt weitere Beispiele zu bringen — wir könnten die Zahl schier ins ungemessene steigern —, erwähnen wir nur noch kurz, daß ein Sondergebiet dieser experimentellen Morphologie sich vornehmlich damit beschäftigt, die fruktifikative Sphäre zu beeinflussen, d. h. Blüten- und Fruchtbildung höherer und niederer Pflanzen in Abhängigkeit von der Außenwelt zu studieren; zumal die Arbeiten von G. Klebs sind hier zu nennen. Hatten sich schon Goethe und Wolff die Frage vorgelegt, warum Pflanzen nach einem über kürzere oder längere Zeit sich erstreckenden vegetativen Wachstum zum Blühen und Fruchten schreiten und hatte ersterer in einer „Verfeinerung der Säfte", letzterer in einer „Vegetatio languescens" die Ursache dafür zu finden geglaubt, so lag hierin schon die richtige Erkenntnis, daß es „innere Bedingungen", wie wir heute sagen würden, sind, deren Wechsel die Fruktifikation auslöst, und Klebs wies durch zahlreiche Versuche, deren Objekte Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen waren, nach, daß diese inneren Bedingungen durchaus im Bann der äußeren Lebenslage stehen, daß der Forscher somit durch Veränderung der letzteren darüber entscheiden kann, ob ein Gewächs vegetiert oder zur Fortpflanzung sich anschickt. Durch richtige Wahl der Kulturbedingungen, gute Beleuchtung, Entzug von Wasser und Nährsalzen, passende Temperatur gelingt es, Pflanzen zum Blühen zu veranlassen, durch andere Bedingungen werden sie daran verhindert; Gewächse, die im normalen Verlauf der Dinge im ersten Lebensjahr blühen, fruchten und sterben, kann man durch geeignete Eingriffe, z. B. wiederholte Stecklingsbildung beliebig lange im vegetativen Zustand ausdauern lassen; an dem Gundermann, dem Ehrenpreis, der Hauswurz und vielen anderen Blütenpflanzen konnten solche und noch manche andere „willkürliche Entwicklungsänderungen" ausgelöst werden; in noch höherem Maße erwiesen sich verschiedene Algen und Pilze „wie Wachs in den Händen des Forschers". —

Die Ergebnisse der experimentellen Morphologie, die übrigens zum Teil schon in frühe Zeiten zurückreichen, zeigen somit, daß die äußeren Bedingungen, deren Veränderung der Experimentator in der Hand hat, ihrerseits auf den inneren Zustand der Zellen und Gewebe, auf die sogenannten inneren

Bedingungen einwirken und diese verändern, welche Veränderung endlich jene Wachstums- und Gestaltungsmetamorphosen nach sich zieht, die der Forscher als Resultat seiner Versuche beobachten kann. Besonders eindringlich aber führen besagte Ergebnisse dem Forscher eine Erscheinung vor Augen, die sich allerdings auch schon ohne Experiment aus der denkenden Betrachtung der Natur ergibt, die Tatsache, daß die Teile einer Pflanze, wir können auch sagen: die inneren Bedingungen, in steter Verbindung und Wechselwirkung miteinander stehen, und daß Veränderungen eines Teils Veränderungen eines anderen, räumlich oft weit entfernten bei ein und demselben Individuum nach sich ziehen. Man sagt, die Teile einer Pflanze stehen miteinander in Korrelation. Übrigens schwankt die Definition von „Korrelation" in der Geschichte der Wissenschaft. Ursprünglich versteht man darunter lediglich das Nebeneinandervorkommen, das Verkoppeltsein mehrerer Merkmale, ohne daß ein direkter Kausalnexus zwischen beiden bestehen müßte. In der experimentellen Morphologie tritt aber an Stelle des „nebeneinander vorkommend" mehr und mehr das: „durcheinander bedingt"; die Korrelation wird zur „physiologischen Wechselbeziehung", derart, daß direkte künstliche Beeinflussung des einen Merkmals Veränderungen des anderen nach sich zieht. Korrelation der Teile. Kompensation.

Infolge der als Korrelation bezeichneten Beziehungen kann also durch Beeinflussung eines Teils einer Pflanze ein anderer zu qualitativ veränderter Tätigkeit angeregt, z. B. Fruktifikation an Stelle des vegetativen Wachstums ausgelöst werden. Es kann aber auch durch Beeinflussung eines Pflanzenteils ein anderer bloß zur Hemmung, Unterdrückung oder Förderung seiner Gestaltungstätigkeit angeregt werden; dann spricht man statt von qualitativer von quantitativer Korrelation oder auch von Kompensation.

Als Folge der Korrelation bezw. Kompensation haben wir beispielsweise die oben angezogene Tatsache zu betrachten, daß unter bestimmten Bedingungen die Verhinderung der Bildung unterirdischer Kartoffelknollen Luftknollenbildung nach sich zieht; gleichfalls als bedingt durch Korrelation, und zwar zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung ist die Erscheinung zu deuten, daß Förderung des vegetativen Wachstums die Blütenbildung hemmen kann, und umgekehrt. Hierher wären u. a. auch zu rechnen die Anschwellung des Blattgrunds und Vergrößerung der Blattflächen, die Vöchting und Hansen durch Entfernung der Seitenknospen und Blütenknospen beim Kohlrabi und der Sonnenrose erreichen konnten.

Solche Korrelationen sind wie alle anderen später der reinen Wissenschaft verfallenen Dinge längst geahnt und erkannt worden, ehe man sie mit diesem Namen belegte. — Die Kartoffel wurde, wie wir bei Vöchting lesen können, schon im Jahre 1765 von Gleditsch nach den Grundsätzen experimenteller Morphologie untersucht, was bei einer praktisch so bedeutsamen Pflanze durchaus begreiflich erscheint, und T. A. Knight (1759—1838), ein späterer trefflicher Bearbeiter des gleichen Themas, suchte nachzuweisen, daß bei ihr eine Wechselbeziehung der Organbildung, also eine Korrelation vor-

Sachs vertritt die Anschauung, daß in den Laubblättern der Pflanzen nicht nur die verschiedenen Stoffe, welche die übliche chemische Analyse in ihnen nachweisen kann, gebildet werden, sondern auch Stoffe, die allerdings gänzlich hypothetisch sind und von ihm als organbildende Stoffe benannt werden; so entstehen wurzelbildende Stoffe, blütenbildende Stoffe usw. in den Blättern, wandern aus dem Blatt aus und modellieren an den Stellen des Pflanzenkörpers, an dem sie sich anhäufen, diejenigen Organe heraus, die wir an diesen Stellen beobachten, indem sie dazu die dort vorhandenen Stoffe, wie Eiweißkörper, Kohlehydrate, Salze usw., die natürlich allein keine derartigen spezifischen, organbildenden Qualitäten besitzen, benutzen. Man kann, um sich ein wenigstens leidlich brauchbares Bild vom Wesen dieser organbildenden Stoffe zu machen, sich vielleicht vorstellen, sie stünden zu den Baustoffen der Organe in ähnlichem Verhältnis, wie die dem Physiologen als Enzyme (Fermente) bekannten Stoffe zu denjenigen chemischen Körpern, welche von den Enzymen in der diesen eigenen spezifischen Weise umgestaltet werden. Wie das Enzym Diastase Stärke in Zucker überführt, wie das als Lipase bezeichnete Öl spaltet oder aus seinem Spaltungsprodukte aufbaut, so sollen die organbildenden Stoffe die in der Pflanze gebildeten und aufgestapelten sogenannten plastischen Stoffe zu Organen umbilden. — Sie sollen in der unverletzten Pflanze tätig sein; wenn eine Pflanze unter bestimmten Bedingungen nicht blüht, so soll das daran liegen, daß unter besagten Bedingungen vom Laubblatt keine blütenbildenden Stoffe gebildet werden; zumal wird ihre Tätigkeit aber herangezogen zur Erklärung der Vorgänge am verletzten Pflanzenkörper, zur Erklärung von Regenerationserscheinungen: Schneidet man Sproßstücke ab, so beobachtet man die bekannte Erscheinung, daß Wurzelanlagen sich hauptsächlich an dem der Wurzel zugekehrten Pol des Sproßstückes entwickeln, Sproßanlagen aber am andern Pol auftreten, eine Erscheinung, die man als Folge der jeder Pflanze und auch jedem abgetrennten Achsenteil, ja, wie Vöchting zeigte, auch jeder Zelle einer Pflanze zukommenden Polarität betrachtet. Sachs versuchte diese Erscheinung damit zu erklären, daß in der unverletzten Pflanze aus den Blättern wurzelbildende Stoffe dem Wurzelpol, sproßbildende dem Sproßpol zuströmen, sich somit an einem abgeschnittenen Sproßstücke an den Polen stauen und dort die besagten Organe als Ersatz ausbilden. In den Laubblättern strömen normalerweise, wie eben gesagt, die organbildenden Stoffe stets basalwärts; damit erklärt es sich auch, daß Neubildungen an abgetrennten Blättern meistens an deren Basis, bezw. der Basis ihrer Leitbahnen sich bilden, wo die organbildenden Stoffe sich ansammeln.

Polarität.

Gegen die Annahme spezifischer, je nach dem Organ, das sie bilden sollen, qualitativ verschiedener Stoffe hat man eingewendet, daß sie gänzlich hypothetisch und unfaßbar seien, daß ihre Tätigkeit auch durch Bezug auf Enzymwirkung nicht erklärt werde, da sie doch ganz unvergleichlich viel komplizierter ist, und daß es somit vorzuziehen sei, nicht derartige Stoffe, sondern das lebende Protoplasma selbst als den „deus ex machina“ zu bezeichnen, welcher je nach den wechselnden physikalischen Bedingungen, und je nach den

an den verschiedenen Orten des Pflanzenkörpers verschiedenen Reservestoffen und deren wechselndem gegenseitigen Mengenverhältnis diese oder jene Organe aufbaut. In der Tat konnte Klebs nachweisen, daß das gegenseitige Mengenverhältnis chemischer Stoffe in der blühbaren Pflanze ein anderes ist als in der vegetativ wachsenden. Auch das sog. „Sachssche Phänomen", daß Pflanzen, die an abgetrennten Blättern, z. B. der Begonien, entstehen, früh blühen, wenn die abgetrennten Blätter jugendlich sind, andernfalls aber längere Zeit vegetativ wachsen, wird damit erklärt, daß den Blättern, welche das Regenerat mit Nahrung versorgen, Stoffe von quantitativ verschiedener Zusammensetzung entströmen, je nachdem sie älter oder jünger sind; ältere Blätter sind verhältnismäßig arm an organischen, jüngere vergleichsweise arm an anorganischen Stoffen, und Überwiegen der organischen, Mangel der anorganischen Nährstoffe soll das Protoplasma zur Blütenbildung anregen.

Hier liegt also der Versuch vor, die Vöchtingsche These, daß in erster Linie „der Ort" einer jugendlichen Anlage darüber entscheidet, wohin ihre Entwickelung steuert, auf chemischem Boden zu erklären. — Auch Goebels Annahme, daß im Sproß andere Baumaterialien von oben nach unten als in umgekehrter Richtung wandern und daß auf ihrer Verschiedenheit die differente Organbildung am basalen und apikalen Pol eines Stecklings beruhe, steht offenbar den letztgenannten Erklärungsversuchen näher als der Annahme von spezifischen organbildenden Stoffen.

Und doch ist zu betonen, daß die Wissenschaft, um sich von den durch Korrelation bedingten Fernwirkungen, von der gegenseitigen Beeinflussung der Organe auch nur ein „Bild" zu machen, nicht auskam mit der Annahme eines in den Zellen festgebannten, spezifisch wirkenden Protoplasmas, daß sie vielmehr immer wieder zu Annahmen greifen mußte, die als ungeformte Lehren der Sachsschen Hypothese von den organbildenden Stoffen aufgefaßt werden können: Stoffe, die ihrer Natur nach nicht genauer bekannt sind, und von denen man nicht etwa anzunehmen braucht, daß sie in den Laubblättern gebildet würden, wandern, so nimmt man an, im Organismus und fungieren als „chemische Sendboten", indem sie an den Zielen ihrer Wanderung angelangt, dort charakteristische Gestaltungen oder sonstige Vorgänge bewirken; man hat sich vorzustellen, daß ihre Wirkung eine umfassendere sein muß, als die der Sachsschen organbildenden Stoffe, indem nicht lediglich Entstehung und Neubildung von Organen an bestimmten Orten, sondern auch andere auf der Wechselwirkung der Teile beruhende Entwicklungsvorgänge durch sie bedingt werden. „Chemische Sendboten".

Solche Stoffe hat man nun im tierischen Körper bereits vor geraumer Zeit nachgewiesen und mit dem Namen Hormone bezeichnet. Schon längst sind in der Physiologie „Reizstoffe" bekannt, d. h. Stoffwechselprodukte, welche keinen Nährwert enthalten, sondern an den Stellen ihrer Wirksamkeit irgendwelche Stoffwechselprozesse oder mit Stoffwechselprozessen gepaarte Vorgänge durch ihre Gegenwart auslösen, und als Hormone würden wir somit Hormone.

diejenigen Reizstoffe zu benennen haben, welche Entwicklungsvorgänge besonderer Art bedingen und zwar auch an Orten, die weit entfernt sein können von den Orten der Entstehung der Hormone. — Die Hormone bedingen die „chemische Koordination der Funktionen des Körpers". Zu ihnen gehört das in der Schilddrüse entstehende Jodothyrin, bestimmte Stoffe ferner, welche die Sekretionstätigkeit der Bauchspeicheldrüse wecken. Häufig zitiert, – man vergleiche z. B. die Darstellung von Palladin, wird sodann der Nachweis von Stoffen, die in den Geschlechtsdrüsen der Tiere entstehen und, von dort auswandernd, charakteristische Veränderungen in den anderen Teilen des Organismus hervorrufen. Was die Chemie dieser Hormone anlangt, so genügt es hervorzuheben, daß sie nachweislich keine Enzyme sind; vielmehr sind sie, anders als diese, hitzebeständig. Der Ausdruck „Wuchsenzyme" für sie ist also nicht passend, früher hoben wir ja schon hervor, daß auch der Vergleich der blütenbildenden Stoffe mit Enzymen eben nur ein Vergleich sein soll.

Vielleicht spielen solche Hormone nun auch bei den Entwicklungsvorgängen in der Pflanze eine große Rolle. Zitieren wir ein Beispiel aus der neuesten Literatur, welches die Frage nach pflanzlichen Hormonen anschneidet. Durch die Bestäubung treten in den verschiedenen Blütenteilen, z. B. bei Orchideen, eine Reihe verschiedener Entwicklungsvorgänge auf, Verkürzung oder Verlängerung der Lebensdauer der Blütenhülle, „Verschwellung" der Griffelsäule, Verlängerung der Lebensdauer des Fruchtknotens, Vergrünung desselben usw.; und es gelang J. Fitting, eine Anzahl der fraglichen Erscheinungen nicht allein durch die lebenden, wachsenden Pollenschläuche, sondern auch durch Belegen der Narbe mit einer chemischen Verbindung hervorzurufen, die schon den ungekeimten Pollenmassen anhaftet und in chemischer Hinsicht mit den Hormonen der Tiere gemein hat, daß sie kein Enzym ist. Ob freilich diese Verbindung als „chemischer Sendbote" von der Narbe ausgeht, oder irgend eine Reizleitung ganz anderer Art von der Narbe zu den umzubildenden Blütenorganen bedingt, ist vollständig ungewiß, — wie denn überhaupt die „Hormonenlehre" ihre Befähigung zur Erklärung anderer Entwicklungsvorgänge bei Pflanzen erst wird zu erweisen haben.

Soviel geht jedenfalls aus unseren Ausführungen hervor, daß man neuerdings davon abgekommen ist, korrelative Wachstumserfolge als dynamisch bedingt zu erklären, wie es z. B. Knight tat, der glaubte, daß ein und derselbe Saft je nach der Richtung, in der er strömt, heterogene Erfolge bedingt, oder rein mechanisch wie Naegeli, der die wechselseitige Beeinflussung der Teile auf Übertragung von Schwingungen zurückführte, die sich von einem zum anderen Organ fortpflanzten, daß man vielmehr an eine chemische Beeinflussung der Teile eines Organismus glaubt, und diesem Glauben wird wohl auch die Zukunft der entwicklungsphysiologischen Forschung gehören. — Allerdings wird die fortschreitende Untersuchung der Hormone, die genaueste Erkenntnis ihrer chemischen Zusammensetzung, der Orte ihrer Entstehung, der Wege, in denen sie wandern, der Bedingungen, unter denen sie wirken, niemals zu einem vollen Einblick in die Frage führen können, wie nun diese toten

Produkte der inneren Sekretion gestaltend wirken; die Frage der Beziehung zwischen Stoff und Form wird auch dann ungeklärt bleiben, und die Forscher werden entweder sich damit begnügen, weitere Beobachtungen anzustellen, um die tatsächlichen Kenntnisse der Gestaltungsvorgänge und ihrer Bedingungen zu fördern, oder aber durch Annahme eines „nisus formativus" oder ähnlich benannter Kräfte, die sie in dem Protoplasma oder seinen Hormonen wirksam werden lassen, die Gestaltungstätigkeit der lebenden Substanz dem menschlichen Auffassungsvermögen näher zu bringen suchen und so jene Bestrebungen fortsetzen, die, bereits aus dem Altertum überkommen, in der Dominantenlehre J. Reinkes ihren neuesten Ausdruck gefunden haben.

Wir schließen hiermit diesen entwicklungsphysiologischen Exkurs und nehmen den Faden unserer Darstellung da wieder auf, wo wir ihn vorhin nach Besprechung des phylogenetischen und des ontogenetischen Metamorphosenbegriffs haben fallen lassen, um uns jetzt der Diskussion einiger Bezeichnungen zuzuwenden, die in der Gestaltungslehre eine gewaltige Rolle spielen, den Bezeichnungen homolog und analog. Was sind homologe, was analoge Teile einer Pflanze?

Homologie und Analogie. Phylogenetische und Organisationshomologie.

Als homolog bezeichnet man diejenigen Pflanzenteile, welche man durch Untersuchung der stammesgeschichtlichen Entwicklung, oder auch durch Untersuchung ihrer Ontogenie, insoweit diese jene Entwicklung widerspiegelt, auf eine und dieselbe Grundform zurückführen kann, ganz gleichgültig welche Form und Funktion die betreffenden Teile am heutigen Pflanzenkörper haben. Homolog sind z. B. Laubblätter und Knospenschuppen eines und desselben Gewächses, da wir annehmen können, daß letztere sich aus Blättern durch Metamorphose entwickelt haben, homolog sind auch die Laubblätter zweier nahe verwandter Pflanzen, weil sie bei deren Vorfahren identisch waren. Dies ist die sogenannte phylogenetische Homologie. Nun hat aber Goebel darauf hingewiesen, daß neben diese phylogenetische noch eine andere Homologie tritt und das Problem verwickelt, das wir jetzt besprechen: Wir müssen annehmen, daß die Blätter der Pflanzen, also Anhangsgebilde von gleicher oder ähnlicher Ontogenese, „morphologisch gleiche" Gebilde, wie man auch – etwas unklar – gesagt hat, während der Entwicklung der Pflanzenwelt mehrfach unabhängig voneinander an verschiedenen Punkten des Stammbaumes entstanden sind. Sind nun die Blätter der verschiedenen Reihen, auch soweit sie nicht auf dieselbe Urform zurückgehen, homolog? Offenbar nicht. Da sie sich aber ontogenetisch auf gleiche oder ganz ähnliche Weise am Sproßscheitel entwickeln, schlägt Goebel vor, sie im Gegensatz zu stammesgeschichtlich homologen Organen als organisations-homolog zu bezeichnen. Übrigens hat auch diese Organisationshomologie einen phylogenetischen Einschlag; denn wenn sich in den verschiedenen Reihen gleichartige Organe als seitliche Anhangsgebilde aus dem Thallus herausdifferenziert haben, so ist das damit zu erklären, daß die Thalli dieser verschiedenen Reihen ihrerseits homolog waren und darum gleiche Entwicklungsmöglichkeiten in sich trugen. Wir werden

später nochmals auf ähnliche Fragen zurückkommen müssen, wenn wir uns darüber zu entscheiden haben, ob wir den beblätterten Sproß eines Mooses und eines Farnkrautes homologisieren dürfen.

Es ist scharf zu betonen, daß unter keinen Umständen aus gleicher Funktion auf Homologie geschlossen werden kann, homologe Organe können der Pflanze in ihrem Haushalt dieselben Dienste leisten oder gänzlich verschiedene. Im Gegensatz zu homologen redet man nun von analogen Teilen der Pflanze in den Fällen, in welchen zweierlei Organe, obwohl sie phylogenetisch auf verschiedene Glieder zurückgeführt werden müssen und darum auch ihre ontogenetische Entwickelung verschieden ist, doch dieselbe Funktion besitzen. So kann es vorkommen, daß Wurzeln sich abflachen, Konvergenz. Chlorophyll ausbilden und wie Blätter funktionieren. Solche Wurzeln sind Blättern analog. Analoge Teile einer oder verschiedener Pflanzen sind also nicht ähnlich infolge von gleicher Abstammung, sondern infolge von gleichgerichteter sogenannter konvergenter Anpassung. Diese Ähnlichkeit wird bezeichnet als: Konvergenzerscheinung.

Wir wollen nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die Frage nach der Homologie und Analogie der Teile eigentlich nur dann einen Sinn hat, wenn man sie für die Vertreter phylogenetisch einheitlicher, bestimmt umgrenzter Gruppen aufwirft, deren Anfangsformen bereits eine gewisse Differenzierung der Körpergestalt erreicht haben. Anderenfalls könnte man angesichts der oben berührten Anschauung, derzufolge sich Achse, Blatt und Wurzel aus ein und demselben Grundorgan, — Phyton, — herausdifferenziert haben, auch jene drei Organe miteinander homologisieren, und so den ganzen Unterschied zwischen homolog und analog verwischen.

P. de Candolle. In geschichtlicher Beziehung können wir, wenn wir Sachs folgen, in dem Genfer Botaniker Pyrame de Candolle (1778—1841) einen der ersten Männer der botanischen Wissenschaft sehen, welche einen Unterschied zwischen homologen und analogen Teilen machten, freilich ohne diese Bezeichnungen zu wählen. De Candolle „gebührt das Verdienst, zuerst auf den Unterschied der morphologischen und physiologischen Merkmale mit Nachdruck hingewiesen, die Diskordanz zwischen morphologischer Verwandtschaft und physiologischem Habitus deutlich hervorgehoben zu haben". Er führt mehrere Gründe an, welche die Feststellung der morphologischen Natur eines Organs (d. h. seine Homologisierung) erschweren, so die Erscheinung, welche er als Abortus bezeichnet, worunter er das Fehlschlagen bestimmter Teile versteht, ein Fehlschlagen, welches darin bestehen kann, daß ein Organ nur in seiner ersten Anlage sichtbar ist, sodann aber verschwindet, oder darin, daß ein Organ, welches bei Verwandten nachweisbar ist, überhaupt nicht mehr in Erscheinung tritt. Auch die Umbildung von bestimmten Organen z. B. von Blättern in Ranken wird als Abortus bezeichnet. In de Candolle haben wir, wie Sachs treffend hervorhebt, wieder einen Mann vor Augen, der ein Anhänger des Dogmas von der Konstanz der Arten war, aber durch seine Untersuchungen folgerichtig zu einem Deszendenztheoretiker hätte werden

müssen; denn die Annahme eines Abortus oder einer Umwandlung von Organen hat doch bloß dann einen wirklichen Sinn, wenn man sie phylogenetisch auf solche, die nicht fehlschlagen oder metamorphosieren, zurückleitet.

Formale Morphologie und Organographie.

Wir sind jetzt darauf vorbereitet, rückblickend die Aufgaben der Gestaltungslehre der Pflanzen zu definieren. Sie wird zunächst durch vergleichende Betrachtung aller, lebender oder fossiler Pflanzen deren Gestalt und Glieder ermitteln und beschreiben, sodann wird sie durch Betrachtung der Stammesgeschichte sowie der Entwickelungsgeschichte des Individuums die Homologien feststellen, den morphologischen Wert der Glieder ermitteln.

Dies etwa ist die Aufgabe der Gestaltungslehre der Pflanzen im engeren Sinn, der „rein formalen Morphologie", die somit, wie E. Strasburger sich ausdrückt, „keine Organe, sondern nur Glieder einer Pflanze kennt", mit anderen Worten, sich nicht um die Funktion der Teile kümmert. Wird dieser letzte Ausspruch den unbefangenen Leser auch etwas seltsam anmuten, so hat er doch Berechtigung, denn eine kritiklose Rücksichtnahme auf die Funktion könnte ganz offenbar der Morphologie, insofern sie Homologien feststellen will, gefährlich werden und könnte zu schweren Irrtümern führen.

In der Untersuchung der Pflanzenglieder und ihrer Homologien hat die formale Morphologie Hervorragendes geleistet, ja sogar die „idealistische" Morphologie, trotz ihrer vielen Auswüchse, denen wir verständnislos gegenüberstehen, wenngleich sie wegen mangelnder genetischer Verknüpfung der Pflanzen und Pflanzenglieder zu naturwissenschaftlicher Klarheit sich nicht durchzuringen vermochte. — Doch wäre es falsch zu glauben, daß diese formale Morphologie, die nur „Glieder" kennt, die gesamte Gestaltungslehre umschließt, im Gegenteil, will diese zu einer lebenswahren Wissenschaft werden, so muß neben sie treten jene andere Hälfte der Gestaltungslehre, die im Gegensatz zur formalen Morphologie als Organographie bezeichnet wird, die also die Teile der Pflanze als ihre funktionierenden Organe ansieht und zu verstehen trachtet. Ohne zu verkennen, daß viele Glieder der Pflanzen in ihrer Ausgestaltung nur historisch zu begreifen sind, sucht die Organographie nach Möglichkeit zu erforschen, inwieweit die Organe in ihrer Gestalt den jeweiligen Bedürfnissen angepaßt sind. Folgerichtig faßt sie auch — davon war oben schon die Rede, als von dem ontogenetischen Metamorphosenbegriff, wie ihn besonders Goebel vertritt, die Rede war — die Metamorphose funktionell auf: metamorphosierte Organe sind solche, die in ihrer Funktion von denjenigen Organen abweichen, aus denen sie sich im Laufe der Phylogenie entwickelt haben. Zumal für die Gestaltungslehre, insoweit sie Organographie ist, ist die experimentelle Morphologie eine besonders wichtige Hilfswissenschaft, indem sie durch Abänderung der Lebensbedingungen nicht nur den Formwechsel an sich studiert, sondern auch fragt, ob solcher Formwechsel von Bedeutung für die

Pflanze ist, ob er funktionelle Abänderungen vorstellt. Wie ersichtlich, befaßt sich die Organographie mit heißumstrittenen Problemen, die wir aber hier nur andeuten können: Daß eine Entwicklung der Pflanzen vom einfacheren zum komplizierteren stattgefunden hat, ist, wie wir wissen, heute Gemeingut aller Biologen. Wie sie stattgefunden hat, ist aber trotz der staunenswerten Fortschritte, welche die experimentelle Vererbungslehre in dem letzten Jahrzehnt aufzuweisen hat, noch in tiefstes Dunkel gehüllt. Wieweit können äußere Einflüsse als Entwicklungsreize fungieren und Anpassungen bewirken, inwieweit können sich solche Anpassungen vererben? — Das alles sind offenbar Fragen, deren Beantwortung zum großen Teil Sache der experimentellen Organographie sein wird. Sie wird mit dazu berufen sein, das Dunkel zu lüften, das die Rätsel der Entwicklung, die Probleme der Artenbildung umhüllt.

Beziehungen der Morphologie zur Systematik der Gewächse.

Wir können hier diese Grundfragen der gesamten biologischen Forschung nur flüchtig und andeutungsweise streifen und wollen nun zum Schlusse unserer allgemeinen Ausführungen über die Gestaltungslehre der Pflanzen teilweise Gesagtes in etwas anderer Form wiederholen, indem wir die Beziehungen dieser botanischen Sonderdisziplin zu einer anderen, die ebenfalls in ihren ganzen Anschauungen abhängt vom Stand des Problems der Artenbildung, erörtern, nämlich zur Lehre von der systematischen Anordnung der Gewächse.

Der Systematiker hat zweierlei Aufgaben zu bewältigen: er muß zunächst die Formen der Pflanzenwelt im einzelnen kennen lernen, er muß diese sodann in einer geeignet erscheinenden Weise anordnen. Soweit die erstere Tätigkeit in Frage steht, ist die Systematik offensichtlich nichts weiter als spezielle Morphologie. Die allgemeinen Gesetze, welche die Pflanzengestalt beherrschen, sind abstrahiert aus der Fülle spezieller Gestaltungserscheinungen. Umgekehrt findet der Jünger der speziellen Botanik in den Lehrbüchern dieser Disziplin zunächst die Grundtatsachen der allgemeinen Morphologie auseinandergesetzt, ehe er veranlaßt wird, sich in das Meer der Einzelerscheinungen hineinzustürzen. — Was die zweite Tätigkeit des Systematikers, die Anordnung der Formen angeht, so erfolgt diese auf Grund der Organisationshöhe, d. h. der Verwandtschaft, und so gilt es für den Forscher zunächst festzustellen, welche Merkmale die Organisationshöhe bedingen, welches die „Organisationsmerkmale“ sind, und dieselben zu trennen von der anderen Gruppe von Merkmalen, welche wir als „Anpassungsmerkmale“ bezeichnen, die für die Beurteilung der Entwicklungshöhe von minderer Bedeutung sind, daher bei der systematischen Gliederung möglichst auszuscheiden haben. Worin unterscheiden sich nun Organisations- von Anpassungsmerkmalen? Folgen wir zur Beantwortung dieser Frage der Führung R. v. Wettsteins.

Organisations- und Anpassungsmerkmale.

Organisationsmerkmale sind solche, die wir in erster Linie nur auf historischer Basis verstehen können, nicht aber auf Grund der Eigenart der heutigen Standorte, während für die Anpassungsmerkmale gilt, daß sie den Eigenarten der jeweiligen Lebensbedingungen Rechnung tragen. Es wäre

falsch, hieraus schließen zu wollen, daß die Organisationsmerkmale keine „Anpassungen" darstellen, im Gegenteil, in der großen Mehrzahl der Fälle sind auch sie für die Pflanze vorteilhaft; nur sieht man nicht ein, warum die Zweckmäßigkeit gerade auf die Art und Weise, die man beobachtet, und nicht auf andere Art zustande kommt. Ein Beispiel macht das deutlicher: Wenn eine Blüte eine größere Zahl, etwa zehn Staubblätter hat, so ist das eine vorteilhafte Eigenschaft, gleichgültig aber ist es in biologischer Beziehung, ob diese zehn Staubblätter in einem oder in zwei dicht aufeinanderfolgenden Kreisen stehen, derartige Unterschiede sind lediglich zu deuten als Folge der verschiedenen Organisation, welche die Pflanzen geerbt haben. Ob also Staubblätter in einem oder in zwei Kreisen stehen, ist ein Organisationsmerkmal, das der Systematiker verwerten kann. Anpassungsmerkmale andererseits, die Wettstein uns vorführt, sind z. B. die Großblütigkeit, der schöne Duft, der Rosettenwuchs von Alpenblumen u. a. m.

Nicht immer ist es leicht, beiderlei Merkmale auseinanderzuhalten; ist es doch oft Sache des subjektiven Befindens, was man als Anpassung deuten soll, auch wird man zu verschiedenen Ergebnissen kommen, je nachdem man größere oder kleinere systematische Gruppen betrachtet. Zur Unterscheidung aber kann herangezogen werden die Beobachtung der Bedingungen, unter denen die beiden Merkmalsarten sich ändern. Organisationsmerkmale werden „zäh" festgehalten, eine willkürliche Änderung derselben fällt schwer, ändern sie sich, so ist das gleichbedeutend mit der Entstehung einer neuen Art – und die Frage der Artbildung und ihrer Ursachen, wieweit Bastardierung, langsame oder sprungweise Veränderung usw. dabei beteiligt sind, wollen wir aus guten Gründen hier gar nicht erst anschneiden. Im Gegensatz dazu erweisen sich die Pflanzen mit Rücksicht auf ihre jeweiligen Anpassungsmerkmale plastisch; durch Änderung der Lebensbedingungen gelingt es, Anpassungsmerkmale zum Schwinden zu bringen, neue Anpassungsmerkmale zu erzeugen. So wird denn oft die Züchtung von Pflanzen unter bestimmten Bedingungen und die Beobachtung, welche Merkmale sich ändern, welche aber nicht, mit dazu beitragen können, zu entscheiden, ob der Systematiker gut daran tut, das betreffende Merkmal für seine Zwecke zu verwerten. Mit anderen Worten: die experimentelle Organographie kann zu einer bedeutenden Hilfswissenschaft des Systematikers werden. Oft wird es von besonderem Wert sein, darauf zu achten, ob Anpassungsmerkmale, die man künstlich einer Pflanze aufgezwungen hat, bei längerer Züchtung unter denselben Bedingungen, welche diese neuen Anpassungsmerkmale ausgelöst haben, stabilisiert werden können; ob auf diese Weise also Anpassungsmerkmale zu Organisationsmerkmalen werden, ob künstlich durch Vererbung aufgezwungener Eigenschaften neue Arten entstehen können.

Wir schließen hiermit die allgemeinen Betrachtungen über die pflanzliche Gestaltungslehre ab; wir haben ältere und neuere Anschauungen nebeneinander gestellt, um deutlich zu erkennen, wie Begriffe, die früher unklar

und verschwommen waren, allmählich fester und fester umrissen werden konnten durch die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen der Gewächse und durch die genaue Untersuchung ihrer Ontogenie. Wir haben uns bemüht, einige Probleme, die augenblicklich im Vordergrund des Interesses der Forscher stehen, etwas genauer zu behandeln; und endlich haben wir versucht die Stellung der Lehre von der Pflanzengestalt zu den anderen botanischen Einzeldisziplinen zu charakterisieren. Wir haben gesehen, daß eine wichtige Hilfswissenschaft für sie die Paläophytologie ist, die Entwicklungsphysiologie nicht minder, und wir haben endlich zu zeigen versucht, welche Bedeutung die Organographie für den Systematiker hat. Wenden wir uns nunmehr den einzelnen Pflanzengruppen zu, um in großen Zügen kennen zu lernen, wie die Gestalten auf den verschiedenen Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches aussehen. — Wir werden dabei noch einige allgemeine Probleme besprechen, wie Symmetrieverhältnisse, gegenseitige Stellungsverhältnisse der Glieder usw., die genau genommen in den allgemeinen Abschnitt gehören, die wir aber erst im folgenden bringen, da es sich der größeren Anschaulichkeit wegen empfiehlt, sie gleich mit speziellen Beispielen zu belegen.

## II. SPEZIELLER TEIL.

Wir wollen zunächst versuchen, uns einen Überblick über die Formenfülle thallophytischer Gewächse zu verschaffen, und beginnen in üblicher
Algen. Weise mit den Algen.

Zwar führen viele Vertreter der Algen an feuchten Standorten ein Landleben, die Mehrzahl aber ist, wie allbekannt, an das Leben unter Wasser angepaßt; sie bevölkern das süße und das salzige Wasser, im letzteren erreichen sie ihre gewaltigste und formenreichste Entwicklung, finden wir doch unter den Meeresalgen die längsten Gewächse, die es überhaupt auf Erden gibt: Die Braunalge *Macrocystis* (Fig. 8. S. 219) kann bis 300 Meter lang werden, während die höchsten Bäume eine Höhe von etwa 150 Meter erreichen. Neben solchen Algenriesen aber finden wir auch ganz besonders kleine Formen und zwar unter den niedrigsten einzelligen Algen, denn die neuere Forschung hat in Bestätigung älterer Angaben nachgewiesen, daß die kleinsten Algen nicht größer sind als kleine Bakterien, bei denen man gemeiniglich die kleinsten Pflänzchen zu suchen pflegt.

Ein kurzer Hinweis auf die Ernährungsverhältnisse der Algen, soweit er zum Verständnis ihrer Körperform unerläßlich ist, erinnert uns zunächst daran, daß die Algen wie die höher entwickelten Pflanzen von Kohlensäure leben; sie sind zum Teil wie jene grün gefärbt, zum Teil auch rot oder braun, so zumal viele Meeresalgen, auch blau, wie die aus mikroskopisch kleinen blaugrünen Algen bestehenden Überzüge an schmutzigen Mauern oder ähnlichen Standorten zeigen. Jedenfalls führen sie alle einen Farbstoff, der es ihnen ermöglicht, sich von Kohlensäure zu ernähren mit Hilfe der Energie der Licht-

strahlen. So haben sie es denn mit höheren Pflanzen des weiteren gemeinsam, daß sie des Lichts zum Leben bedürfen, wenn auch manche Formen der nördlichen und südlichen Meere gezwungen sind, einen großen Teil des Jahres ohne Licht zuzubringen. Weiter können wir auch bei ihnen ganz wie bei den höheren Pflanzen Sonnen- und Schattenpflanzen, d. h. solche, die viel, und solche, die wenig Licht beanspruchen, unterscheiden. Auch vermögen, wie noch zu zeigen sein wird, die Algen ihre Körperform den Beleuchtungsbedingungen ihrer Standorte in mannigfacher Weise anzupassen. — Abgesehen davon, daß die verschiedene Körpergestalt der Algen vielfach ihre verschiedenen Lebensbedürfnisse widerspiegelt, erregt die Untersuchung ihrer Morphologie zumal auch aus dem Grund Interesse, weil wir uns vorstellen dürfen, daß die höheren Pflanzen Ahnen besessen haben, die in manchen Eigenarten der Gestalt den Algen ähnlich gewesen sein mögen, wie auch ihre Standortsbedingungen ähnliche waren. Wir dürfen manche Algenformen sozusagen als Modelle der hypothetischen Ahnen höherer Pflanzen bezeichnen. — Darüber später noch ein Wort, wir wenden uns nach diesen Vorbemerkungen unserer eigentlichen Aufgabe zu.

Einzellige Algen.

Die niedrigsten, einfachsten Algenformen können wir hier nicht eingehend besprechen, da die Behandlung dieser einzelligen Wesen Sache der Zellenlehre ist. Nur soviel sei erwähnt, daß wir unter ihnen bald kuglige, bald stäbchenförmige, bald komplizierter gebaute Formen antreffen; letztere sind oft äußerst zierlich gebaut, gleichwohl ist häufig eine Anpassung der Gestalt an die Lebensbedingungen nur insofern zu verzeichnen, als die Kleinheit der Zelle die vollkommene Durchleuchtbarkeit gewährleistet. In anderen Fällen aber finden wir auch die prächtigsten Anpassungen der Körperform an die Standortsbedingungen; um ein Beispiel zu nennen, bei den Kieselalgen. Diese leben teilweise am Grund der Gewässer, auf dem sie dahinkriechen, und häufig ist dann die Zellform die eines kleinen Schiffchens, welches sich zwischen den mikroskopisch kleinen Steinchen und Sandkörnchen des Grundes hindurchwindet. Andere Kieselalgen gehören dem sogenannten Plankton an, schweben also im Wasser, sei es der Landseen, sei es der Meere, und deren Zellen sind durch stachelförmige Anhänge und auf mannigfache andere Weise derart konstruiert, daß sie im ruhigen Wasser nur sehr langsam in die lichtlose Tiefe hinabsinken. — Alle solche einzellige Algen sind mit wenigen Ausnahmen dem bloßen Auge nur dann sichtbar, wenn sie in großen Massen auftreten, Grunddiatomeen z. B. in Form brauner Belege, die wir am Grund von Bächen finden; Planktondiatomeen können, falls sie massenhaft auftreten, das Wasser förmlich mit einem braunen „Purée“ erfüllen, oder doch trüben; andere bilden Überzüge an der Wasseroberfläche, zu erinnern ist ferner an jene grünen Krusten an Baumstämmen, die aus einzelligen Algen bestehen; diesen wird flächenförmige Ausbildung, die mit Rücksicht auf die Ausnutzung des Lichts vorteilhaft erscheinen muß, und die bei höheren Formen Folge der eigenen, zweckentsprechenden Organisation ist, durch die Form des Substrates aufgezwungen.

Koloniebildende Algen.

Von diesen einzelligen Algen gelangen wir zu den sogenannten Koloniebildenden. Kolonien treten uns dann entgegen, wenn die Zellen sich nach der Teilung nicht trennen, sondern zu Fäden, Platten, Paketen oder in anderer Weise vereint bleiben, oder wenn sie durch Ausscheidung von Gallerte zusammengehalten werden, ohne daß im übrigen eine verschiedenartige Ausgestaltung der einzelnen Zellen einer solchen Kolonie sich bemerklich machte. Hierher gehören u. a. jene grünlichen, oft großen Gallertklumpen, die man auf feuchten Wegen und Äckern beobachten kann, und die von blaugrünen Algen gebildet werden, hierher auch jene gleichfalls den blaugrünen Algen angehörigen Formen, welche die sogenannte Wasserblüte bilden, schaumig gallertige Massen, die wir zu gewissen Jahreszeiten auf der Oberfläche stehender Gewässer beobachten.

Ganz besonders bekannt sind aber diejenigen Algen, welche Kolonien in Form von Algenfäden bilden, wozu viele unserer gemeinsten Süßwasseralgen zu rechnen sind; die Fäden bilden entweder mehr oder minder glatte Zöpfe, die im Wasser unter schraubigen Drehungen aufwärts wachsen, oder wirr durcheinander geflochten, jene allbekannten „Watten“, die man an warmen hellen Tagen an der Oberfläche von Teichen und Tümpeln treiben sieht, und die sich durch die bei der Assimilation ausgeschiedenen Sauerstoffbläschen, die sich zwischen den Fäden fangen, an der Oberfläche halten. Nicht selten wird durch seitliche Verwachsung der Fäden der Zusammenhalt noch verstärkt, und so führen uns solche Watten denn hinüber zu jener Alge, die vielleicht auch mancher Laie als das „Wassernetz“ kennt, eine Form, bei der die Zellen zu regelmäßigen hohlzylindrischen Netzen verwachsen sind. — In allen diesen Fällen finden wir, wenngleich etwas primitiv, schon dasselbe Bauprinzip, das uns auch bei höher organisierten Wassergewächsen aus gleichen biologischen Gründen entgegentritt: Die große Oberfläche ermöglicht eine allseitige Umspülung mit Wasser und den darin gelösten Nährstoffen (Kohlensäure, Salzen), sie bedingt einen ziemlich erheblichen Reibungswiderstand und verhindert so das rasche Sinken, der lockere Bau der Watten ermöglicht vollkommene Durchleuchtung. Fassen wir solche Watten an, so empfinden wir, daß sie weich und schleimig sind, sie werden also, wenn der Wind das Wasser kräuselt oder stark bewegt, weniger leicht geschädigt, als wenn sie starr wären; außerdem dient der Schleim dazu, die Schwebefähigkeit zu erhöhen und mag auch als Schutz gegen schädliche im Wasser gelöste Stoffe wirksam sein, vielleicht auch gegen Austrocknung beim Sinken des Wasserstandes.

Es wird uns nicht wundern, zu hören, daß auch jene oben schon kurz genannten Planktondiatomeen ganz besonders häufig zu solchen Kolonien zusammentreten, zu Fäden, Zellketten usw., die gerade gestreckt oder mannigfach gewunden und gebogen sind und als leicht begreifliche Anpassung an das Schwebeleben verständlich werden. — Auch Schleimbildung ist bei solchen Formen aus gleichem Grund sehr häufig.

Immerhin sind all die genannten Formen, trotzdem wir einen Fortschritt gegenüber einzelligen, mit denen sie übrigens durch viele Übergänge ver-

bunden sind, nicht verkennen können, ein „Spielball der Wellen", und so sehen wir denn bei denjenigen Algen einen weiteren Fortschritt verwirklicht, welche nicht frei leben, sondern sich auf die eine oder andere Weise festsetzen, z. B. auf anderen Algen. Wir würden sie dann als Epiphyten zu bezeichnen haben. Viele koloniebildende Algen leben epiphytisch, indem sie Gallertstiele ausbilden, vermittels deren sie an anderen Algen haften. Hier zeigen sich also die ersten Anfänge dessen, was wir einen polaren Körperbau nennen, ein Gegensatz zwischen oben und unten, Spitze und Basis.

Zellenstaaten bildende Algen.

Immerhin konnte aber doch ein wirklicher Fortschritt in der Gestaltung der Algen erst damit erzielt werden, daß die Koloniebildung aufgegeben wurde und an ihre Stelle die sogenannte Zellenstaatbildung trat: die Zellen, die bei der Kolonie in den typischsten Fällen ganz gleichartig sind, differenzieren sich nach Form und Funktion — Einzelheiten darüber bringt die Zellenlehre —; gleichzeitig tritt der polare Bau fast immer deutlich in die Erscheinung: Am basalen Pol bildet der Algenkörper wurzelähnliche Gebilde aus, welche als Haftorgane fungieren, nicht aber gleichzeitig, wie das bei den Wurzeln der höheren Pflanzen der Fall ist, auch zur Nahrungsaufnahme dienen. Mit diesen Haftorganen, die bei großen Arten die Form einer Haftscheibe oder krallenähnliche Gestalt haben können, bei kleineren aber zart ausgebildet sind als sogenannte Haarwurzeln oder Rhizoiden — wie wir sie später bei Moosen und auch Farnen noch wieder antreffen werden —, sitzt der Algenthallus an Felsen oder anderen Gegenständen, vielfach auch als Epiphyt auf anderen Algen fest; nur in ganz vereinzelten Fällen kommt es vor, daß Algen im Sande oder losem Grund am Boden der Gewässer wurzeln.

Auf die Wachstumsweise dieser Haftorgane im einzelnen einzugehen, würde uns zu weit führen; um so wichtiger ist es, daß wir uns jetzt, da wir uns dem übrigen Thallus zuwenden, zuerst über dessen Wachstumsweise orientieren.

Spitzenwachstum und Interkalarwachstum.

Die wesentlichste Tatsache, die wir beobachten, ist nun die, daß nicht alle Teile des Thallus gleichmäßig wachsen, daß vielmehr das Wachstum auf bestimmte Teile des Thallus beschränkt ist, während andere Teile ausgewachsen sind. Wir können somit Dauergewebe und wachsendes Gewebe am Thallus unterscheiden. Ist der Thallus z. B. ein scheibenförmiges Gebilde, so kann das Wachstum längs des Randes erfolgen. Stellt der Thallus ein im Querschnitt rundes oder flaches Band vor, so ist der typische Fall der, daß an der Spitze, am Scheitel, bzw. falls der Thallus verzweigt ist, an den Spitzen das Wachstumsgewebe lokalisiert ist. Wir sagen dann, indem wir eine, wie Goebel mit Recht sagt, merkwürdige, von K. F. Wolff geschaffene Bezeichnung (vgl. oben), die dieser auf den Scheitel der Sprosse höherer Pflanzen anwandte, auf die Algen übertragen, der „Vegetationspunkt" liegt an der Spitze. Es findet also Spitzenwachstum (Scheitelwachstum) statt. Es kann aber auch vorkommen, daß die Wachstumsregion mehr oder minder weit von den äußersten bzw. obersten Teilen des Thallus entfernt liegt, derart, daß sie nicht nur nach unten, sondern auch nach oben

an Dauergewebe angrenzt. Man redet dann von einer interkalaren Wachstumszone; der Thallus besitzt Interkalarwachstum. Jeder Versuch, auf den Bau der wachsenden Region des Algenthallus näher einzugehen, würde uns unvermeidlich tief in die Zellenlehre führen; wir verzichten daher darauf und wollen nur noch bemerken, daß wir dem Spitzen- wie dem Interkalarwachstum später auch bei den höheren Pflanzen wieder begegnen werden. Wo nun auch die Wachstumszone liegen mag, von ihr geht der Zuwachs, gehen die Neubildungen am Thallus aus, und typischerweise werden die seitlichen Neubildungen derart angelegt, daß eine jüngere stets spitzenwärts von der nächst älteren sich bildet. Die Anlage ist „akropetal", oder, wie man auch sagt, die Ausgliederung erfolgt progressiv. Ausnahmen von dieser Regel fehlen allerdings bei den Algen nicht. Sodann ist zu betonen, daß das Dauergewebe keineswegs unter allen Umständen seine Wachstumsfähigkeit eingebüßt hat, vielmehr zeigt sich, daß unter gewissen Umständen, bei Änderung der Lebenslage, in bestimmten Entwicklungsstadien, bei Verwundungen usw., auch Partien von Dauergewebe wieder in wachstumsfähiges Gewebe übergehen und zu Neubildungen Veranlassung geben können, die dann an Orten des Thallus auftreten, die sonst längst ausgewachsen sind.




Fig. 3. Euglena gracilis, ein Geißelpflänzchen. *g*: Geißel, *n*: Zellkern. Vergr. 360. Aus Schenck nach Zumstein.

Geißelpflänzchen als Übergangsformen zwischen Kolonien und Zellstaaten.

Somit ist für die Zellstaaten im Gegensatz zu den Zellkolonien, bei welch letzteren alle Zellen sich vermehren und am Wachstum der Kolonie sich beteiligen, charakteristisch: Die Lokalisierung des Wachstums auf bestimmte Zonen, die in Gegensatz zum ausgewachsenen Dauergewebe treten. Freilich sind keine scharfen Grenzen zwischen Zellstaaten und Kolonien vorhanden, wie ein Hinweis auf die Flagellaten oder Geißelpflänzchen, der hier zwischengeschaltet sei, uns zeigt. (Fig. 3.) Die Flagellaten gelten als Ahnen der Algen, bzw. man nimmt an, daß diese Ahnen ähnlich gestaltet gewesen sein mögen wie jene; es sind einzellige, mittels Geißeln sich bewegende oder koloniebildende Wesen, von denen man die grünen und die braunen Algen ableitet (während man die roten Algen mit Vorbehalt aus gewissen Gruppen der grünen Algen sich entwickeln läßt). Unter den Flagellaten nun gibt es eine Gattung *(Hydrurus)*, die zeitweilig in Form von verzweigten gallertigen Kolonien wächst; diese nehmen derart an Größe zu, daß lediglich die an der Spitze der Zweige liegenden Zellen sich teilen. Hier liegen also Übergänge zwischen Kolonien und Zellstaaten vor, Kolonien mit Spitzenwachstum, die uns versinnbildlichen, durch welcherlei Formen hindurch sich die Algen aus den Flagellaten herausgebildet haben mögen.

Gabelige und seitliche Verzweigung des Algenthallus.

Der Thallus der Algen kann unverzweigt sein, z. B. ein langes, rundes oder flaches, einfaches Band vorstellen; jedermann aber, der sich an dem oft so zierlichen Wuchs vieler dieser Gewächse erfreut hat, weiß, daß diese Eigentümlichkeit oft auf Verzweigung des Thallus zurückzuführen ist und ihr müssen wir uns nun zuwenden, um so mehr als wir am Algenthallus

bereits jene zwei Arten der Verzweigung kennen lernen, die uns auch in allen anderen Pflanzengruppen wieder entgegentreten, die gabelige und die seitliche Verzweigung.

Bei der gabeligen (dichotomen) Verzweigung teilt sich der Vegetationspunkt in zwei gleiche Vegetationspunkte, die dann weiter wachsen, der Erfolg ist also eine Gabelung des Thallus und indem sich dieser Vorgang mehrfach wiederholt, ergeben sich jene im Algenreich nicht selten vorkommenden Fälle mehrfacher Gabelung des Thallus, z. B. bei dem danach so genannten Gabeltang und anderen mehr. Hierbei bildet also das sich teilende Gewebe keine neuen Vegetationspunkte, die Seitengliedern den Ursprung geben, vielmehr löst es sich selbst in zwei neue Teilungsgewebe auf. Im einfachsten Fall, der z. B. beim eben genannten Gabeltang meistens realisiert ist, wachsen beide Gabeläste, die bei der Teilung entstehen, gleich kräftig weiter; bei anderen Formen aber kommt es vor, und der bekannte Blasentang und Verwandte sind ein gutes Beispiel dafür, daß ein Gabelast kräftiger auswächst wie der andere; der letztere wird vom ersteren, wie man sich ausdrückt, „übergipfelt". (Fig. 4.)

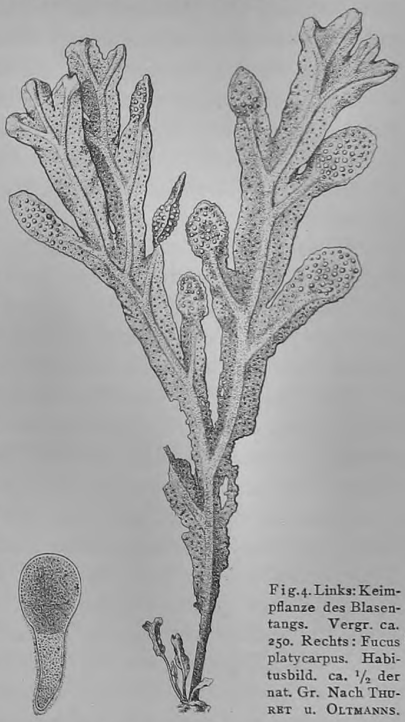


Fig. 4. Links: Keimpflanze des Blasentangs. Vergr. ca. 250. Rechts: Fucus platycarpus. Habitusbild. ca. $^1/_2$ der nat. Gr. Nach Thuret u. Oltmanns. Sympodium und Monopodium.

Das Maß dieser Übergipfelung kann ganz außerordentlich stark, d. h. der zurückbleibende Gabelast äußerst kümmerlich sein, und wenn sich dann der geförderte Gabelast genau in die Fortsetzung des vorherigen Thallusabschnitts stellt, resultiert ein Thallus, der ein gerades Band oder einen geraden Strang vorstellt, an dem in regelmäßigen Abständen die zurückgebliebenen Gabeläste als kleine seitliche Anhänge daran sitzen. Man hat dann den Eindruck einer einzigen durchlaufenden Hauptachse, die aber in Wirklichkeit aus aneinandergereihten Gliedern oder „Füßen" — so bezeichnet man jeden Thallusabschnitt zwischen zwei Gabelungen — besteht. Man nennt ihn ein Sympodium (πούς, der Fuß), und zwar ein aus Dichotomie resultierendes Sympodium. — Die Dichotomie dürfte als die phylogenetisch älteste Verzweigungsweise zu betrachten sein. Die zweite Art der Verzweigung, die als höhere Form der Verzweigung angesehen werden darf, ist die seitliche. Bei ihr werden seit-

lich unter dem Vegetationspunkt neue Vegetationspunkte angelegt, um zu Seitenästen auszuwachsen. Hier geht also die Hauptachse nicht nur scheinbar, sondern in Wirklichkeit von unten nach oben durch den ganzen verzweigten Thallus durch. Gute Beispiele für solche seitliche Verzweigung liefern unter den Algen u. a. die Armleuchtergewächse. (Fig. 2.) Wenn, wie bei diesen die Hauptachse gefördert ist und deutlich als solche kenntlich bleibt, die Seitenachsen aber zurückbleiben, so nennt man ein solches Produkt seitlicher Verzweigung ein „Monopodium". Doch kann diese seitliche Verzweigung auch in ganz anderer Ausbildung vorkommen. U. a. kann der Fall realisiert sein, daß zwei Seitenäste sich gegenüberstehen, beide gleich stark auswachsen und der Hauptast selbst sein Wachstum einstellt. Dann liegt offensichtlich scheinbare Gabelung vor. Oder aber es wird ein Seitenzweig angelegt und dieser überflügelt bald den Hauptsproß und stellt sich in seine Fortsetzung. Geschieht das mehrfach hintereinander, so entsteht offenbar wieder ein Sympodium, da der ganze Thallus nicht aus einer einzigen Hauptachse, sondern aus mehreren sich geradlinig aneinanderreihenden Gliedern besteht, dieses Mal aber ein aus seitlicher Verzweigung resultierendes Sympodium. Es ist klar, daß in vielen Fällen nur sehr genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung am Vegetationspunkt darüber wird aufklären können, ob gabelige oder seitliche Verzweigung vorliegt.

Radiär, symmetrisch, dorsiventral gebaute Algen.

Die Betrachtung des Algenthallus gibt uns sodann Gelegenheit, einfache Symmetrieverhältnisse des Pflanzenkörpers zu erörtern und zu benennen, welche wir später ebenfalls bei höheren Pflanzen wieder vorfinden. Stellen wir uns zuerst vor, wir hätten einen im Querschnitt runden, unverzweigten Algenthallus, und sehen wir ab von dem vielleicht recht unregelmäßig gestalteten Haftorgan desselben, so können wir offenbar durch dessen Längsachse beliebig viele, drei und mehr Ebenen legen, die ihn in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilen. Solch ein Gebilde nennen wir radiär gebaut. Denken wir uns den Thallus blattartig abgeflacht, mit oder ohne erhabenen Längsnerv, und wir würden in natura Gelegenheit haben, solche Thalli zu beobachten, so haben wir nun einen Thallus vor uns, durch dessen Längsachse nur noch zwei Symmetrieebenen gelegt werden können; solch ein Thallus ist symmetrisch gebaut (auch als isolateral wird er bezeichnet). Es könnte uns nun weiter der Fall entgegentreten, daß der Vegetationspunkt eines solchen Thallus eingerollt wäre, ein Vorkommnis, das uns nicht wundert, weil hierdurch offenbar das wachsende Gewebe an dem Scheitel einen wirksamen Schutz erfährt. Dieser Thallus, durch dessen Längsachse wir nur noch eine einzige Symmetrieebene legen könnten, würde als dorsiventral bezeichnet werden müssen. Analoge Bezeichnungen würden wir anwenden, wenn wir verzweigte Algen vor uns hätten. Nehmen wir eine dichotom verzweigte Form, deren Gabeläste alle in derselben Ebene liegen, so haben wir eine symmetrische Form vor uns. Haben wir eine monopodial verzweigte Alge, deren Seitenäste ungefähr gleichmäßig nach allen Seiten ausstrahlen, so ist diese Alge radiär, liegen aber die Seitenäste alle in einer

Ebene, ist also die Verzweigung fiederig, so haben wir wieder eine symmetrisch gebaute Alge vor uns; die Seefeder, *Bryopsis* (Fig. 5) ist ein bekanntes Beispiel dafür. Nicht selten würden wir auch vollkommen asymmetrische Formen antreffen, die überhaupt nicht in zwei gleiche Hälften zerlegt werden können. Interessant ist es zu sehen, daß äußere Einflüsse auf die Gestaltung der Algen und zwar insonderheit auch auf ihre Symmetrieverhältnisse mannigfachen Einfluß ausüben: Bei der Rotalgenfamilie der Ceramiaceen finden wir einmal Arten, die stets aus „inneren Gründen" ihre Seitenzweige in eine Ebene stellen. Bei der gleichfalls hierhergehörigen Gattung *Antithamnion* aber stehen, bei allseitig gleicher Beleuchtung, die Seitenzweige, die hier einander opponiert, „gegenständig" am Stengel sitzen, derart, daß sie alternieren, sie sind gekreuzt, man spricht von „dekussierter" Stellung (s. später). Beleuchtet man jedoch *Antithamnion* einseitig, so werden die Seitenäste nunmehr derart angelegt, daß sie alle in die zum Lichteinfall senkrechte Ebene zu stehen kommen. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß bestimmte Algen, die auf anderen, normalerweise fiederig verzweigten Algen schmarotzen, dadurch bewirken, daß die fiederige Verzweigung der Wirte in eine solche, bei der die Seitenäste allseitig ausstrahlen, umgewandelt wird.

Wirtelige und schraubige Stellung der Seitenachsen.

Verweilen wir noch einen Augenblick bei der Stellung der Seitenachsen, indem wir uns auf einige Fälle monopodialer Verzweigung beschränken, um einige Bezeichnungen einstweilen anzuführen, die auch später bei der morphologischen Betrachtung der höheren Pflanzen eine Rolle spielen: Die Seitenachsen können entweder zu mehreren auf gleicher Höhe am Tragsproß sitzen, das ist unter anderen der Fall bei den schon genannten Armleuchteralgen, bei welchen wir sechs- bis achtgliederige Wirtel von Seitenachsen in gleichen Längsabständen an der Mutterachse erblicken. Hier spricht man also von „wirteliger Stellung". Die Stellen der Mutterachse, an welchen die Seitensprosse stehen, nennt man Knoten, die dazwischen liegenden Glieder die Internodien, wiederum Bezeichnungen, die auch jedem Laien von höheren Pflanzen her vertraut sind. Schaut man von oben auf einen Sproß mit seinen wirteligen Seitensprossen, so fällt bei den Armleuchteralgen des weiteren auf, daß jeder Seitensproß in den Zwischenraum zwischen zwei Seitensprossen des nächst unteren Wirtels fällt, wir treffen somit hier, wie sonst so häufig, „alternierende Wirtel" an. In anderen Fällen aber stehen die Seitensprosse nicht wirtelig, sondern sie zeigen sogenannte Schraubenstellung, nicht ganz richtig auch spiralige Stellung genannt, z. B. bei bestimmten Rotalgen. Verbinden wir in diesem Fall die Basen der Seitensprosse, so erhalten wir eine den Tragsproß umlaufende Schraubenlinie. Projizieren wir zwei einander folgende Seitensprosse, indem wir von oben oder von unten auf den Hauptsproß blicken, auf eine Ebene, so können wir offenbar den Winkel, den beide miteinander einschließen, bestimmen. Beträgt derselbe $^1/_4$ des Kreisumlaufs, so sagen wir, die Divergenz beträgt $^1/_4$, in anderen Fällen würden wir $^1/_5$, in noch anderen $^2/_7$ usw. finden. Ganz ähnliche Dinge werden wir bei der Blattstellung höherer Gewächse zu beachten haben, und es nimmt

nicht wunder zu hören, daß ebenso wie bei diesen auch bei den Algen mit regelmäßig schraubiger Stellung der Seitenachsen von Schwendener die Frage aufgeworfen wurde, ob diese Stellung rein mechanisch, als Folge des Kontakts ihrer Anlagen in der Nähe des Scheitels, erklärt werden könne, oder ob sie auf innere Ursachen, ebenso wie so viele andere Organisationseigentümlichkeiten, zurückgeführt werden müsse, d. h. vorläufig jeglicher Erklärung spotte.

Lang- und Kurztriebe bei Algen.

Wir können uns nun nicht mehr allzuweit in die ungeheure Formenmannigfaltigkeit höherer und niederer, größerer und kleinerer Algen vertiefen, beschränken uns vielmehr auf die Diskussion einiger Punkte, die, wie die soeben abgehandelten, den Anschluß an die Gestaltungslehre der Kormophyten vermitteln. Schauen wir die Achsen einer reich verzweigten Alge an, so fällt uns nicht selten auf, daß die einen lang auswachsen, ja theoretisch gesprochen, unbegrenzt weiterwachsen können, die anderen aber, ohne daß äußere Eingriffe daran schuld wären, ihr Längenwachstum bald einstellen. Die ersteren nennen wir Langtriebe, die letzteren Kurztriebe. Wir bemerken weiter, daß die Kurztriebe oft nicht nur kürzer, sondern auch sonst weniger kräftig, z. B. am Querschnitt betrachtet, dünner sein können als die Langtriebe, und die Form verzweigter Haare haben, sogenannter Haartriebe; auch können sie von kürzerer Lebensdauer sein. Sodann zeigt sich manchmal, daß Lang- und Kurztriebe außerordentlich regelmäßig miteinander abwechseln und beide immer scharf auseinandergehalten werden können, in anderen Fällen aber ist das weniger der Fall, es zeigen sich die mannigfachsten Übergänge, wie denn auch durch experimentelle Eingriffe Kurz- in Langtriebe verwandelt werden können. Das interessiert uns, weil wir ganz den gleichen Erscheinungen begegnen werden, wenn wir uns später der Ausgestaltung der Krone unserer Bäume zuwenden werden. Die Langtriebe haben offenbar die Funktion, den ganzen Thallus zu vergrößern, die Kurztriebe füllen mehr den Raum zwischen den Langtrieben aus; sie dienen einmal der Assimilation der Kohlensäure, haben dann also etwa dieselbe Funktion wie die Laubblätter, und da sie mit diesen auch das aus „inneren“ Gründen begrenzte Wachstum gemeinsam haben, sind sie häufig direkt als Blätter bezeichnet worden. Diese Bezeichnung wird besonders in den Fällen einleuchten, in welchen sie blattartig abgeflacht erscheinen, was nicht selten der Fall ist. Immerhin wird man vorziehen, derartige thallöse Sprosse mit

Assimilatoren.

Reinke als Assimilatoren zu bezeichnen, womit man ihnen ja die gleiche Funktion, wie die Laubblätter sie haben, zuschreibt, ohne durch die Bezeichnung „Blatt“ eine Homologie auszudrücken. Neben der Funktion der Assimilation dienen bei den Algen Kurztriebe auch der Aufnahme von Nährsalzen aus dem Wasser und diese Funktion tritt dann in den Vordergrund, wenn, wie das z. B. bei den oben genannten Haartrieben manchmal der Fall sein kann, die Triebe farblos sind. Die Beobachtung hat erwiesen, daß solche farblose Kurztriebe oft bei starker Beleuchtung besonders reichlich entwickelt werden, woraus man geschlossen hat, daß sie auch als Licht-

schutz dienen. Diese Funktion könnte mit der anderen, der Aufnahme von Nährsalzen vereint sein; denn begreiflicherweise wird eine Alge, die gut beleuchtet wird und reichlich Kohlensäure assimiliert, auch reichlicher Nährsalzzufuhr bedürfen. Wie dem auch sei, wir haben wieder ein Beispiel, das uns Algen als geeignete Objekte der Entwicklungsphysiologie nachweist.

Noch in einer anderen Hinsicht kann man die Kurztriebe mit Blättern vergleichen. Greifen wir nochmals auf die Kurztriebe der Armleuchteralgen zurück, so sehen wir, daß aus der Achsel je eines dieser Kurztriebe ein Langtrieb als Seitensproß sich entwickelt, ganz ebenso, wie die Seitenzweige höherer Gewächse aus Blattachseln hervorgehen. Es findet sich also bei den genannten Algen „axilläre Verzweigung", wie der Terminus lautet. Doch gilt das keineswegs allgemein bei Algen, vielmehr ist bei ihnen diese Stellung der Seitenzweige als Ausnahme zu betrachten, während sie bei Blütenpflanzen die Regel ist.



Gliederung des Körpers bei nicht cellulären Algen.

Fig. 5. Die Seefeder Bryopsis abietina. Nat. Gr. Aus Oltmanns nach Kützing.

So finden wir denn, wie einleitungsweise schon angedeutet, als Folge ähnlicher Nahrungsaufnahme und gleicher Anpassung an das Licht bei Algen vielfach trotz ihrer ganz verschiedenen Organisation auffallende „Anklänge" an die Gestalt höherer Pflanzen, vielleicht bei kaum einer anderen Alge so auffallend, als bei der oft genannten *Caulerpa*, obwohl diese ganz besonders abweicht von der Organisation höherer Pflanzen, insofern ihr Thallus eine einzige große, reich gegliederte Zelle ist, wie das ja auch bei vielen anderen Algen, der Seefeder usw., der Fall ist (vgl. Fig. 26 a. S. 82). Die Zelle der *Caulerpa* zeigt uns verzweigte, im Querschnitt runde Achsen, die über den Meeresgrund dahinkriechen, ganz analog den Ausläufern höherer Pflanzen, welche nach oben sich erhebende blattähnliche, flache Assimilatoren aussenden, während sie nach unten mit wurzelähnlichen Ausgliederungen im Grund sich befestigen. *Caulerpa* ist also, wie die Erdbeere, um nur dies eine Beispiel statt vieler zu nennen, eine „Pflanze mit Wandervermögen" — im Gegensatz zu der übergroßen Mehrzahl der anderen, nicht frei beweglichen Algen.

So finden wir denn Organe am Algenkörper, welche wir mit den Achsen, Blättern und Wurzeln der Kormophyten vergleichen können. — Von Sonderorganen, die wir bei Algen antreffen, seien kurz noch Haarbüschel und ähnliche Gebilde genannt, auch solche, die nicht mit den oben genannten Kurztrieben (Haartrieben) identisch sind, die aber vielfach offenbar dieselbe dort geschilderte Funktion haben, unter anderen beim Blasentang, und dann endlich jene bekannten Blasen bei der eben genannten Form und vielen anderen Braunalgen, die insofern von Bedeutung sind, als sie bedingen, daß der Thallus im Wasser aufrecht steht, und verhindern, daß die Algenzweige im Wasser „pinselförmig zusammenfallen"; in anderen Fällen dienen sie auch als echte „Schwimm"-organe, dies bei manchen Formen nur zur Zeit der Ebbe (vgl. weiter unten).

Algen mit Wandervermögen.

Haben wir oben schon einige biologische Algentypen genannt, z. B. solche mit und ohne Wandervermögen, so wollen wir jetzt zur weiteren Illustration des Gesagten noch in Kürze auf einige sonstige Anpassungsformen im Anschluß an die Darstellung in F. Oltmanns' Algenbuch hinweisen.

Baum- und Strauchformen bei Algen.

Zunächst ist es klar, daß viele Algen, zumal solche mit monopodialer Verzweigung, seien es im übrigen zarte, grüne Formen des Süßwassers, seien es schon kräftiger entwickelte Rotalgen oder derbe Braunalgen der See, häufig nach demselben „Prinzip" gebaut sind, wie Bäume und Sträucher. Zumal dann, wenn bestimmte Sproßglieder als Assimilatoren abgeflacht sind, leuchtet das ohne weiteres ein. Bestimmte *Sargassum*arten unter den Braunalgen stellen vielfach die typischsten Büsche vor, die man sich denken kann. In anderen Fällen, wenn alle Glieder rund sind, wird man mehr an Spargelkraut oder analoge Gestaltungen unter den höheren Pflanzen erinnert. Baumform, d. h. deutliches Hervortreten der Hauptachse, kann unter Umständen die Seefeder haben, die direkt einer kleinen Zypresse verglichen wird. (Fig. 5.) In allen Fällen wird ganz wie bei jenen höheren Gewächsen erreicht, daß das Licht möglichst vollkommen von den assimilierenden Teilen ausgenutzt wird; durch Starrheit der Glieder, geringen Unterschied im spezifischen Gewicht des Algenthallus und des Wassers, oder in noch vollkommener Weise durch Blasenbildungen wird erreicht, daß die Äste nicht zusammenfallen. Als von besonderen Organen vieler solcher Algen war schon die Rede von Haarbüscheln und ihren Funktionen, sogenannten „Pinseln", die, wenn sie mächtig entwickelt sind, die Funktion der Ernährung fast allein tragen; man redet dann auch von Pinselalgen.

Peitschenformen bei Algen.

Ganz anders organisiert sind die sog. Peitschenformen, bei welchen der mehr oder minder rundliche, nicht oder spärlich verzweigte Thallus in seiner Form deutlich dem Wellenschlag angepaßt ist. Es sei an die sog. Meersaite, den Riementang (Fig. 6) erinnert. Häufig eignet solchen Formen eine ganz besonders schlüpfrige Oberfläche, eine weitere, leicht verständliche Anpassung an bewegtes Wasser. Bei der weitgehenden Anpassung an solches nehmen offensichtlich diese Formen den Nachteil in Kauf, daß ihre Gestalt anderen Funktionen, wie der Ernährung nicht in sehr vollkommener Weise Rechnung

Blattalgen.

trägt. — Von Blattalgen spricht man dann, wenn der Thallus eine mehr oder weniger deutlich gestielte Blattfläche darstellt, also abgeflacht erscheint im Interesse der Ausnutzung des Lichts. Hier finden wir mannigfache Einrichtungen, die bewirken, daß der Widerstand gegen Strömung und bewegtes Wasser herabgesetzt wird. Entweder sind die ganzen Flächen sehr nachgiebig, oder die beiden Längshälften sind längs des steifen Mittelnervs biegsam, oder aber der Thallus ist gitterartig durchbrochen, — so kommen wir zu jenem Bauprinzip der Gitteralgen, von dem oben schon die Rede war.

Flaggenalgen.

Die bekannten Zuckertange (Laminarien), soweit ihr Laub schmal und gestreckt ist, vermitteln zwischen Peitschen- und Blattalgen. Als besondere Formen der letzteren sind dann die sog. Flaggenalgen zu nennen, z. B. die oft gewaltigen, im antarktischen Meer und anderen Orten vorkommenden, mit den

Laminarien verwandten Lessonien, deren schenkeldicke Stämme, „biegungsfest gebaut, im Wasser aufrecht stehen und die ihre Flachsprosse bewegen etwa wie Espenlaub im Wind“ (Fig. 7).

Der sog. Bojentypus findet sich gleichfalls schön ausgebildet bei Verwandten der *Laminaria*, z. B. bei *Nereocystis*. Hier haben wir zugfeste Stiele, die in einer großen, auf der Oberfläche der See schwimmenden Blase endigen, an welcher das Laub daransitzt. Hierher ist auch die berühmte *Macrocystis pyrifera* (Fig. 8) zu rechnen: Ihre, in einer Tiefe von wenigen bis über 20 Metern

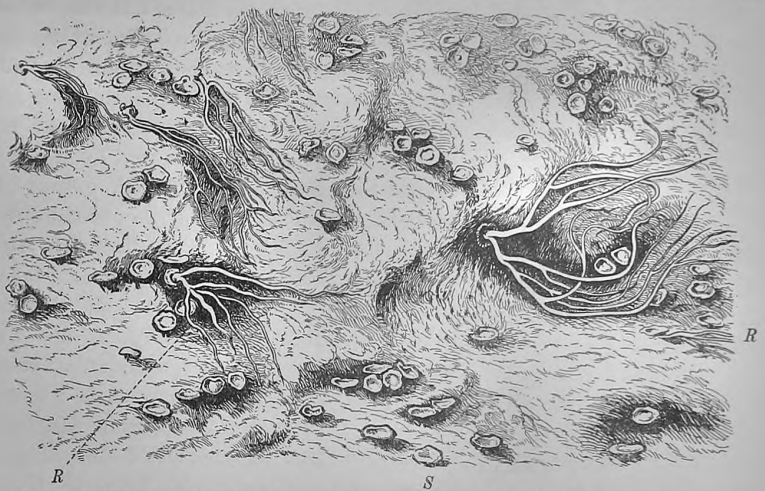



Fig. 6. Der Riementang, Himanthalia lorea. *R*: Riemen. *S*: Keimscheiben. Aus Oltmanns nach Börgesen.

festsitzenden Sprosse wachsen bis zur Wasseroberfläche, an welcher sie schwimmen, und sind einseitig mit Thalluslappen besetzt, die an der Basis je eine Schwimmblase tragen. Diese gewaltige Meerespflanze ist in Fig. 8 stark verkleinert dargestellt.

Damit wäre die Formenmannigfaltigkeit der Algen keineswegs erschöpft. Wir erinnern nur kurz an Krusten- oder Polsterformen, an sackförmig gebaute Algen. Ebenfalls nur mit wenigen Worten sei erwähnt, daß manche hoch organisierte Algen von der festsitzenden Lebensweise ihrer Vorfahren wieder abgekommen sind und wie Planktonalgen schweben, das gilt vor allem von *Sargassum bacciferum* in der so bekannten Sargassosee. Auch sonst beobachtet man häufig in der See runde Büsche solcher Algenarten, die normalerweise festsitzen, frei im Wasser schweben, und bald diese, bald jene Oberfläche dem Licht zukehren, im wahrsten Sinne also ein Spielball der Strömungen sind. Dem äußeren Anblick ist der polare Bau dieser Formen vollständig entzogen. — Gleiches gilt auch für die Kalkalgen der „Lithothamnionbänke“. Als Kalkalgen bezeichnet man solche, deren Zellwände vollständig mit kohlensaurem Kalk inkrustiert sind, sie erlangen ihre reichste Entwicklung in den Brandungszonen der tropischen Meere. Auf den ge-

nannten unterseeischen Bänken aber leben sie in ungeheuren Massen im flachen, mäßig bewegten Wasser in Form von Kugeln, die dauernd langsam umhergerollt werden und infolgedessen ebenfalls an allen Punkten ihrer Oberfläche gleichmäßig wachsen.

Schmarotzende Algen.

Eine zuletzt zu erwähnende, eigentümliche Abänderung des Körperbaues finden wir bei jenen Algen, die sich das Schmarotzertum angewöhnt haben. Wir können hier in den typischsten Fällen beobachten, wie der Körper vollständig in ein verzweigtes Fadensystem aufgelöst, den Körper des Wirts, z. B. eine andere Alge durchwuchert; nur die Teile, welche die Fortpflanzungsorgane tragen, ragen über die Oberfläche des Wirts nach außen. Diese Erscheinung hat aus zwei Gründen Interesse für den Organographen. Einmal weil der Körper solcher Schmarotzer ganz ähnlich gebaut ist, wie der der Pilze, welche ja ebenfalls die organischen Stoffe, deren sie bedürfen, von auswärts beziehen, sodann aber ganz besonders darum, weil wir dieselbe Konvergenz zu den Gestalten des Pilzkörpers, die wir eben für Algenschmarotzer schilderten, auch bei manchen derjenigen Blütenpflanzen wiederfinden, die ihrerseits dem Parasitismus huldigen. So sehen wir denn die schönsten Fälle analoger Körpergestaltung, „funktionell bedingter Konvergenz", in verschiedenen Teilen des Pflanzenreiches vor uns, die mit Homologie nichts zu tun hat.



Fig. 7. Die Braunalge Lessonia fuscescens. Habitusbild, stark verkleinert. Aus Oltmanns nach Hooker und Harvey.

Fortpflanzung der Algen.

Werfen wir nun einen Blick auf die Vermehrungs- und Fortpflanzungserscheinungen der eben besprochenen Pflanzen, so sehen wir, daß bei den Vorläufern der Algen, den Geißelpflänzchen, wie auch bei so vielen anderen einzelligen Pflanzen, die Vermehrung identisch ist mit der vegetativen Zellteilung. Besondere im Dienst der Erhaltung und Vermehrung stehende Organe werden nur insofern gebildet, als die Zellen sich vor der Teilung häufig mit einer Hülle umgeben, eine sog. Cyste bilden, aus der die Tochterzellen nach vollendeter Teilung wieder ausschlüpfen; auch können beim Eintritt ungünstiger Bedingungen manche Geißelpflänzchen die inneren Teile ihres Protoplasmas samt Zellkern und anderen wichtigen Organen mit einer dicken Membran umgeben, eine sog. Spore bilden, die später, wenn sich wieder bessere Wachstumsbedingungen einstellen, wieder auskeimt. Bei ganz vereinzelten Flagellaten, sodann aber bei höher entwickelten einzelligen Algen, z. B. den obengenannten Kieselalgen, können wir auch geschlechtliche Fortpflanzung beobachten; doch betrachten wir statt deren einige größere Formen, zunächst

aus der Gruppe der Grünalgen, an welchen wir uns über die wichtigsten der einschlägigen Tatsachen auch mit bloßem Auge unterrichten können. Da ist nun zunächst die oben genannte Schlauchalge *Caulerpa* ein bekanntes Beispiel dafür, daß selbst eine äußerlich hoch differenzierte Alge keine besonderen Fortpflanzungsorgane ausbildet, wobei wir unter Fortpflanzungsorganen solche verstehen, welche sich von den im Dienst des vegetativen Lebens stehenden Organen wesentlich unterscheiden in ihrer äußeren Gestalt. Vielmehr vermehrt sich die genannte Form einfach derart, daß ihre verzweigten Ausläufer von hinten her allmählich absterben, so daß die Zweige frei voneinander werden. Eine weitere Vermehrung geht, wie wir schon wissen, derart vor sich, daß sich auf den Assimilatoren unserer Alge flache Sprosse ausbilden, die sich von der Mutterpflanze ablösen und zu neuen vollständigen Pflanzen auswachsen; hier wird also die Vermehrung ermöglicht durch die Regenerationsfähigkeit einzelner Teile.

Vegetative Vermehrung der Caulerpa.

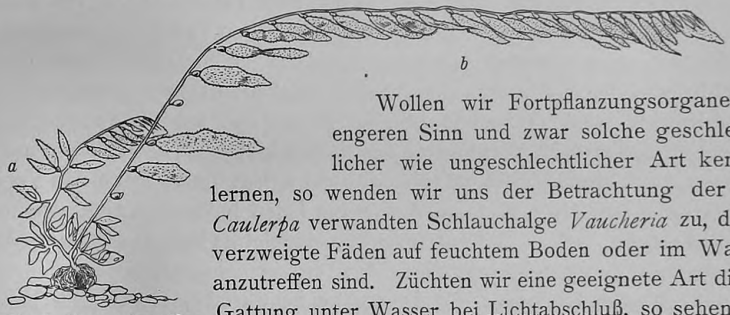



Fig 8. Macrocystis pyrifera *a*: jugendlicher, *b*: älterer Thallus. $^1/_{80}$ der nat. Gr. Aus Schenck nach Skottsberg.

Wollen wir Fortpflanzungsorgane im engeren Sinn und zwar solche geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Art kennen lernen, so wenden wir uns der Betrachtung der mit *Caulerpa* verwandten Schlauchalge *Vaucheria* zu, deren verzweigte Fäden auf feuchtem Boden oder im Wasser anzutreffen sind. Züchten wir eine geeignete Art dieser Gattung unter Wasser bei Lichtabschluß, so sehen wir schon ohne optische Hilfsmittel, daß der Inhalt der Fadenspitzen eine auffallend dunkelgrüne Färbung annimmt, — das Mikroskop könnte uns zeigen, daß dieser Inhalt von dem hellgrünen des übrigen Fadens durch eine Querwand abgeschnitten worden ist, die sich in einiger Entfernung von der Spitze durch den im übrigen nicht cellulär gegliederten Faden ausspannt. Nach einiger Zeit tritt der lebende Inhalt der Fadenspitze durch ein Loch am Scheitel des Fadens aus und schwärmt als ovales mit bloßem Auge wohl sichtbares Gebilde lebhaft umher, kommt dann zur Ruhe und wächst zu einem neuen Vaucheriafaden aus, an dem sich dasselbe Spiel über kurz oder lang wiederholen kann. Wir haben hier beobachtet die „Pflanze im Moment der Tierwerdung", wie der Entdecker dieses Vorganges sagte, die Bildung einer Schwärmspore, wie wir heute sagen, genauer einer ungeschlechtlichen Schwärmspore, denn wie wir sahen, ist sie imstande ohne befruchtet worden zu sein, zu einem neuen Faden herauszuwachsen. Solche Schwärmspore ist ein nacktes Gebilde, welches sich erst dann, wenn es zur Ruhe kommt, wieder mit Zellhaut umgibt; die Spitze des Fadens, innerhalb deren sich die Schwärmspore gebildet hatte, wird als Sporangium bezeichnet. — Wollen wir nun auch geschlechtliche Fortpflanzung bei *Vaucheria* beobachten, so gilt es die Kultur recht hell und bei verminderter Nährsalzzufuhr zu halten. Wir würden dann an den

Schwärmsporen bei Vaucheria.

Geschlechtliche Fortpflanzung bei Vaucheria.

Fäden kleine eben mit bloßem Auge sichtbare seitliche Aussackungen sich bilden sehen, und in der Nachbarschaft von jeder derselben ein kleines, hornförmig gekrümmtes Seitenzweiglein. Jene Aussackungen, das würde wiederum nur mikroskopische Betrachtung zeigen, grenzen sich von dem Faden durch eine Wand ab und ihr Inhalt bildet eine runde, mit einem Zellkern versehene Protoplasmamasse, die Eizelle oder weibliche Geschlechtszelle. Jene Aussackung wird darnach als Oogonium benannt. In den hornförmigen Seitenzweigen wird ebenfalls die Spitze durch eine Querwand abgegrenzt und so das sog. Antheridium gebildet, dessen Inhalt in eine sehr große Zahl äußerst kleiner, beweglicher Zellen, der männlichen Geschlechtszellen oder Spermatozoiden zerfällt. Diese treten aus, dringen durch eine Öffnung ins Oogonium ein und eines verschmilzt mit der Eizelle, diese so befruchtend und ihr Entwicklungsfähigkeit verleihend. Freilich erfolgt hier die Entwicklung nicht sofort, vielmehr umgibt sich das befruchtete Ei mit einer dicken Wand und wird zur Oospore, um erst nach einiger Zeit zu einem neuen Faden auszuwachsen.

Dimorphismus der Geschlechtszellen.

So begegnen wir denn schon bei *Vaucheria* jenem Dimorphismus der Geschlechtszellen, der uns bei allen höher entwickelten Wesen entgegentritt: die weiblichen werden in verhältnismäßig geringer Zahl ausgebildet, sind unbeweglich und groß im Vergleich zu den weitaus kleineren, beweglichen und in enormer Zahl produzierten männlichen Geschlechtszellen. Bei nahen Verwandten der *Vaucheria*, z. B. jenen auch den Laien bekannten eigenartigen Mittelmeeralgen, welche die Form kleiner Regenschirme haben (*Acetabularia*), finden wir ein ursprünglicheres Verhalten: Die miteinander verschmelzenden Geschlechtszellen sind ganz gleichgestaltete Schwärmer, ein Geschlechtsdimorphismus fehlt noch. Bei der Seefeder, die ebenfalls zu den Verwandten der jetzt in Rede stehenden Algen zählt, sind männliche und weibliche Geschlechtszellen insofern verschieden, als die weiblichen etwas größer sind, beweglich sind aber beide, und von diesem Verhalten führen unter immer weiter fortschreitender Differenzierung der beiderlei Geschlechtszellen mannigfache Übergänge bis zu der weitgehenden Verschiedengestaltigkeit, wie wir sie bei *Vaucheria* trafen. Doch verlieren wir uns nicht zu weit in die Zellenlehre, sondern suchen wir nach weiteren, uns von den früheren Ausführungen her bekannten Algen, deren äußerliche Betrachtung uns auf Fruktifikationsvorgänge hinweist. Sehen wir uns zunächst Armleuchteralgen an, so finden wir bei diesen die Geschlechtsorgane an den Kurztrieben sitzen, ein Verhalten, das sich bei vielen anderen Algen und auch höheren Pflanzen wiederholt; sitzen doch z. B. auch bei unseren Obstbäumen, Ulmen, Buchen usw. die Blüten an Kurztrieben der Baumkrone. Bei bestimmten Arten würden wir nun die Oogonien als grüne eiförmige Gebilde, sog. Eiknospen, an den Knoten der Kurztriebe beobachten, und unterhalb derselben je ein rotes kugelförmiges Gebilde, das sich bei genauerer Betrachtung als Antheridienstand entpuppen würde. (Fig. 2 a. S. 181.) Bei anderen Arten finden wir Antheridien und Oogonien auf verschiedene Pflanzen verteilt. Diese würden dann im Gegensatz zu den erstgenannten „einhäusigen“ als „zweihäusige“ Arten zu bezeichnen sein.

Fortpflanzung der Armleuchteralgen.

Das befruchtete Ei wird auch hier zur Eispore; wenn diese später keimt, so bildet sich in diesem Falle nicht alsbald die armleuchterähnliche Pflanze, sondern zunächst ein einfacheres Gebilde, der sog. Vorkeim, der seinerseits die fertige Pflanze trägt. Wir haben hier einen Fall von sog. heteroblastischer Entwicklung vor uns, bei welcher im Gegensatz zur homoblastischen die aufeinanderfolgenden Stadien der vegetativen Ontogenese einander nicht gleichen, sondern die Jugendstadien sich von den späteren unterscheiden. – Auf eigenartige Überwinterungsorgane der Armleuchtergewächse sei noch hingewiesen, nämlich auf kleine, durch ihren Reichtum an Stärkemehl weiß ausschauende Knöllchen, die entweder durch Metamorphose von Rhizoiden oder durch Umbildung von Stengelknoten entstehen und offensichtlich ein vollkommenes biologisches Analogon zu den Knollen der Kartoffelpflanze vorstellen.

Homo- und Heteroblastie.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen würden wir bei den Armleuchteralgen vermissen, dagegen würden wir solchen, aber keinen geschlechtlichen begegnen bei den Laminarien unter den Braunalgen. Hier findet man nicht selten auf den blattartig flachen Thallusgliedern eigenartige, oft unregelmäßig umgrenzte Flecken, sog. Sori, das sind Stände von Sporangien, innerhalb deren ungeschlechtliche Schwärmsporen gebildet werden. Beim Blasentang und Verwandten würden wir umgekehrt wieder keine ungeschlechtlichen Schwärmsporen, vielmehr Eier und Spermatozoiden antreffen und auch leicht die Stellen am Thallus beobachten können, wo sie gebildet werden. Es sind das jene angeschwollenen Thallusenden, auf deren Oberfläche wir kleine Löcher sehen, die ihrerseits in kleine, den Thallusenden eingesenkte Grübchen hineinführen, innerhalb welcher wir Antheridien und Oogonien finden. (Vgl. Fig. 4.) Entweder sind beiderlei Geschlechtsorgane vereint in einem solchen Grübchen; dann haben diese Zwitternatur, oder wir haben weibliche und männliche Grübchen zu unterscheiden. Diese können auch auf zwei verschiedene Individuen verteilt sein, so beim Blasentang, bei welchem wir sonach Männchen und Weibchen zu unterscheiden haben. Eier und Spermatozoiden werden bei diesen Formen nach außen entleert und die Befruchtung findet außerhalb der Pflanze statt, worauf sich die Eier in üblicher Weise mit Zellhaut umgeben und dann zu einem jungen Keimpflänzchen auswachsen.

Fortpflanzung bei Laminaria.

Fortpflanzung bei Fucus.

Bei den Rotalgen endlich haben wir sowohl geschlechtliche wie ungeschlechtliche Fortpflanzung. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane können auf ein und demselben Thallus vorkommen, bei anderen Arten finden wir geschlechtliche und ungeschlechtliche Stöcke getrennt, auch können weibliche und männliche Organe auf verschiedenen Pflanzen vorkommen, diese also zweihäusig sein. Eigenartig ist es, daß wir bei ihnen keinerlei bewegliche Fortpflanzungszellen finden, sowohl die männlichen Geschlechtszellen, wie die ungeschlechtlichen Sporen sind ohne eigenes Bewegungsvermögen. Im übrigen sind die Fortpflanzungserscheinungen äußerst verwickelt und lediglich der genauen mikroskopischen Analyse zugänglich. Erwähnt sei nur, daß sich das Ei im Bauchteile einer flaschen-

Fortpflanzung der Rotalgen.

förmigen Zelle, des sog. Karpogons, bildet, deren Hals als „Empfängnisorgan" dient, indem durch ihn der Inhalt der männlichen Geschlechtszellen mit dem des Karpogons sich vereinigt, und daß man mit bloßem Auge nicht selten die Fruchtkörper am Thallus der Rotalgen beobachten kann, die sich nach der Befruchtung entwickeln. Vielfach sitzen sie als dunkelrote Knäuel an den Thallusästen. Sie können auch warzenförmige Erhebungen auf dem Thallus darstellen, so bei einer derjenigen Formen, deren Zellwände uns den Agar liefern. — Wir haben bis jetzt bei Besprechung der Fortpflanzungserscheinungen der Algen noch nicht der Erscheinung gedacht, die als Generationswechsel bezeichnet zu werden pflegt. Greifen wir auf *Vaucheria* zurück, so haben wir gehört, daß bei dieser Alge die Bedingungen, welche die Bildung ungeschlechtlicher Schwärmsporen auslösen, verschieden sind von denjenigen, welche sie zur Bildung von Geschlechtsorganen veranlassen; man kann durch geeignete Versuchanstellung erreichen, daß die Pflanze Schwärmsporen bildet, die Keimlinge dieser wieder Schwärmsporen erzeugen und so fort, ohne daß während der ganzen Versuchsdauer geschlechtliche Fortpflanzung sich einstellte; von einem regelmäßigen Wechsel zwischen dieser und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist somit nichts zu bemerken. Doch gibt es außer solchen ungeschlechtlichen Sporen in vielen Fällen, z. B. bei den Rotalgen andere, die dadurch gekennzeichnet sind, daß ihre Bildung mit der Bildung von geschlechtlichen Zellen regelmäßig abwechselt; das ganze Leben der Alge verläuft dann in zwei miteinander alternierenden Generationen, dem sog. Sporophyten, welcher ungeschlechtliche Sporen bildet und dem sog. Gametophyten, welcher geschlechtliche Fortpflanzungsorgane trägt. Entweder sind beide Generationen in vegetativer Hinsicht ganz gleichgestaltet und nur durch ihre Fortpflanzungsorgane zu unterscheiden, oder aber beide Generationen sind schon in ihrer vegetativen Ausbildung deutlich verschieden. Auch kommt es vor, daß der Sporophyt noch gar nicht als besondere Generation ausgebildet ist, dies z. B. bei *Vaucheria*, oder daß umgekehrt der Gametophyt zwar bei genauer Analyse des Verhaltens der Zellkerne noch nachweisbar, aber für den äußerlichen Anblick vollkommen im Sporophyten verschwunden ist, so beim Blasentang.

Generationswechsel.

Wir haben diese flüchtigen Bemerkungen über den Generationswechsel nur deshalb schon hier gebracht, weil wir ihn später bei höheren Pflanzen in einer Form wieder antreffen, in welcher er sich auch dem Laien ohne weiteres demonstrieren läßt.

Algen als Objekte der experimentellen Morphologie.

Wir schließen diese Besprechung der Algenorganographie mit dem kurzen Hinweis, daß diese Thallophyten noch in viel umfänglicherem Maße, als aus der Darstellung hervorgehen könnte, der experimentellen Morphologie gedient haben. Zunächst zur Untersuchung der Polarität. Als Polarität bezeichnen wir die Erscheinung, daß Spitze und Basis eines Thallus verschieden gebaut sind und es ist oben gezeigt worden (S. 198), wie sie sich in der Regenerationsweise abgetrennter Stücke von Kormophyten äußert. H. Miehe hat nun an isolierten Zellen bestimmter, polar gebauter Algen gezeigt, daß auch jede einzelne Zelle polaren Bau hat. Denn solch isolierte Zelle regeneriert

einen Thallus, indem sie stets an ihrem basalen Pol Haarwurzeln bildet, am apikalen aber zum Sproß auswächst. Experimente über die Entstehung der Polarität haben des weiteren gezeigt, daß die noch nicht polarisierten runden Keimzellen bestimmter Meeresalgen, die einseitig beleuchtet werden, derart auswachsen, daß der heller bestrahlte Pol zum Sproßpol, der dunklere zum Wurzelpol wird. Hier entsteht also die Polarität in Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, während das bei höheren Gewächsen nicht der Fall ist; sie kann künstlich durch die Lichtrichtung induziert werden. Über sonstige Beeinflussung der Gestalt durch die Lichtrichtung ist oben kurz einiges mitgeteilt worden. Hier sei noch erwähnt, daß auch die Intensität des Lichtes ein wesentlicher, gestaltender Faktor ist. Der Scheitel gewisser Rotalgen, ferner der Seefeder wächst bei schwacher Beleuchtung zu Wurzelfäden aus. Hier liegen also direkt bewirkbare Metamorphosen vor, wenn man bei Thallophyten, wo noch keine so scharfe Scheidung zwischen den Teilen einer Pflanze durchgeführt ist, diesen Ausdruck anwenden will.

Pflanzt man die Seefeder umgekehrt in den Sand des Meeresgrundes, so beobachtet man infolgedessen, daß die nunmehr verdunkelte Sproßspitze (und gleiches gilt von deren seitlichen Ausgliederungen, die bis dahin der Assimilation dienten) zu Rhizoiden auswächst. Man hat hier von „Umkehrung der Polarität" gesprochen. — Endlich sei erwähnt, daß auch *Caulerpa* häufig zu entwicklungsmechanischen Versuchen gedient hat: Abgetrennte Blätter regenerieren sowohl diejenigen Glieder, die wir oben den Wurzeln, als diejenigen, welche wir den Ausläufern der höheren Pflanzen verglichen, lediglich an ihrer Basis, und wir erinnern uns hier der Tatsache, daß sich die Laubblätter höherer Gewächse ganz ebenso verhalten, indem, wenn sie abgetrennt werden, Neubildungen meistens an ihrer Basis auftreten. — Sodann ist *Caulerpa* auch durch die Beleuchtungsrichtung in ihrer Gestalt beeinflußbar, die Ausläufer bilden immer auf der heller beleuchteten Seite „Blätter", auf der dunkleren „Wurzeln".

Lebenszyklus der Algen.

Der Vollständigkeit halber sei noch gesagt, daß wir bei den Algen wie auch sonst sowohl einjährige wie ausdauernde Arten finden; die letzteren zeigen eine durch ungünstige Licht- oder Temperaturverhältnisse bedingte Unterbrechung ihrer Vegetation, also eine Periodizität im Wachstum. — Oft ist es einer Form nicht anzusehen, ob sie ausdauert oder nicht; kleine Arten können ausdauern, manche Algenriesen sind einjährig. Bei den Laminarien aber ist die Periodizität des Wachstums deutlich daran zu erkennen, daß sie an der Grenze zwischen Stiel und Laub eine interkalare Wachstumszone haben, die sobald das alte ausgedient hat, ein neues Blatt auf dem ausdauernden Stiel bildet, dieses hebt das alte Blatt empor, welches seinerseits an der Spitze des zwischengeschalteten jungen noch eine Zeitlang sichtbar bleibt, so die Periodizität ad oculos demonstrierend. Auch an manchen anderen Algen sind länger und kürzer lebende Teile des Thallus zu unterscheiden; von der „Hinfälligkeit" mancher Kurztriebe war schon die Rede. Bei dem Seeampfer ist von den blattartig verbreiterten Thallussprossen nur die Mittel-

rippe ausdauernd, andere Formen sind bekannt, bei denen nur die basale Haftscheibe perenniert.

Wir haben versucht, den Körperbau der Algen einigermaßen genau zu schildern in der Absicht, uns dadurch vorzubereiten auf die Erörterung der Probleme, welche uns bei der Morphologie der höchsten Pflanzen wieder entgegentreten, da ja die „Gesetze der Gestaltung", welche die Formen dieser beherrscht, bei jenen zwar noch nicht so scharf umrissen, aber doch schon deutlich zu erkennen sind. Bei den übrigen Thallophyten aber müssen wir uns weit kürzer fassen und nur einige prinzipiell wichtige Punkte hervorheben.

Pilze. Es sind das die Pilze im weitesten Sinn. Zuerst die Schleimpilze, deren vegetative Zustände als nackte Protoplasmamassen von oft ansehnlichen Dimensionen auf altem Laub oder Holz usw. dahinkriechen. Sodann die Bakterien, zu deutsch Spaltpilze genannt, weil ihre umhäuteten Zellen sich durch Spaltung in zwei gleiche Tochterzellen vermehren; dem bloßen Auge erschließen sie sich bloß dann, wenn sie in riesenhafter Individuenzahl vereinigt Lösungen nahrhafter Stoffe trüben oder mit einer Kahmhaut überziehen, oder beispielsweise Zuckerlösungen in Gallertklumpen verwandeln. Man betrachtet sie vielfach als farblose Parallelgruppe der blaugrünen oder Spaltalgen, die sich gleichfalls durch Zellspaltung vermehren. — Auch die höher entwickelten Pilze, — es sind das einmal die Algenpilze, sodann die Fadenpilze, — werden als farblose, des Chlorophylls oder analoger, die Kohlensäureassimilation ermöglichender Farbstoffe entbehrende „Parallelgruppe" der Algen bezeichnet. Diesen letzteren Ausdruck darf man nicht falsch verstehen; es handelt sich in Wirklichkeit um mehrere Gruppen, die phylogenetisch von Algen oder algenähnlichen Formen abgeleitet sind; bei der ersten Pilzgruppe, den sogenannten Algenpilzen, ist das schon im Namen angedeutet, sie werden wohl als Abkömmlinge jener Schlauchalgen betrachtet, zu welchen die oben mehrfach besprochene *Caulerpa* gehört, da auch bei ihnen der Thallus eine einzige, äußerlich oft reich gegliederte Zelle ist. Die höheren Pilze werden vielfach mit Vorbehalt von den Rotalgen hergeleitet, wenigstens ein Teil derselben; wir wollen diese sehr kontroversen Fragen hier nicht weiter verfolgen. Unter allen Umständen zeigen die Pilze aufs deutlichste, zu welch toter Morphologie wir kämen, wenn wir versuchten, ihre Gestalt lediglich auf Grund der Gestalten ihrer Vordern zu begreifen, denn der ganze äußere Körperbau wird nur dadurch verständlich, daß die Pilze Wesen sind, welche von vorgebildeten organischen Massen zehren und nicht wie Algen darauf angewiesen sind, mit blattartig verbreiterten Flächen oder durch sonstige Gestaltungseigenarten das Licht aufzufangen und auszunützen. Wir sehen darum die große Mehrzahl der Pilze in Form eines fadenförmigen, verzweigten Thallus wachsen, dessen Zweige mit Spitzenwachstum begabt sind, also in ähnlicher Ausbildung, wie wir ihn bei einfacher organisierten Algen antrafen und mit dem sie auf weite Strecken toten Moder oder lebendes Gewebe durchziehen und nach Nahrung absuchen.

Die Pilzfäden nennt man Hyphen, ihre Gesamtheit das Myzel des Pilzes. So treffen wir denn auch hier wieder jenes „Wandervermögen“ des vegetativen Thallus, das uns bei einzelnen Algen schon auffiel, und durch welches die Pilze neuen Boden und damit immer neue Nahrung erobern, in beschränkterem Maße allerdings, als sie es tun durch ihre Fortpflanzungszellen, die wir zunächst nicht weiter beachten. Den Bakterien geht solch mit Spitzenwachstum wanderndes Myzel ab, da diese einzellige Wesen sind; hier wird durch die ungeheure Zahl von Individuen, die durch die mannigfachsten Agentien leicht verbreitet werden, diesem Mangel entgegengearbeitet. Pilzhyphen. Pilzmyzel.

Das Myzel der Pilze nun im einzelnen zu schildern, würde uns zu weit führen und auch kaum Gelegenheit zur Diskussion prinzipieller Fragen geben. Es genügt wohl der Hinweis, das solch ein Myzel oft sehr gleichmäßig ausgestaltet sein kann. Betrachten wir z. B. das des Pinselschimmels mit einer recht starken Lupe, so können wir ein unter monopodialer Verzweigung dahinkriechendes Fadengewirr beobachten, und an diesem ausgewachsene Teile und wachsende Spitzen der Zweige unterscheiden; im übrigen sind die nahrungaufnehmenden Teile und die die Ausbreitung des Myzels besorgenden entweder nicht gestaltlich differenziert oder aber als „Wanderhyphen“ und „Saughyphen“ zu unterscheiden, erstere den Lang-, letztere den Kurztrieben anderer Gewächse einigermaßen vergleichbar. Reicher ausgestaltet ist das Myzel anderer gemeiner Pilze, so einer Form, die zu den Kopfschimmeln gehört und wie der Pinselschimmel auch im menschlichen Haushalt oft lästig fällt. Obwohl hier das ganze Myzel einzellig ist, sehen wir doch an ihm zunächst Büschel von Fäden, die den Pilz befestigen und aus dem Substrat Nahrung aussaugen. Ganz anders sind die Teile des Myzels, die dessen Verbreitung besorgen, es sind das Ausläufer, die bogig über die Unterlage dahinwachsen, um sich in einiger Entfernung wieder in dieselbe mit büschelförmigen Gliedern hineinzusenken (Fig. 9). Hier ist also Arbeitsteilung eingetreten. Wir sehen unschwer eine Analogie zu *Caulerpa*, mit dem Unterschied, daß bei dieser auch noch Assimilatoren in die Höhe ragen, während der Pilz, der seine ganze Nahrung aus dem Substrat bezieht, nach oben bloß die Teile des Myzels, welche Sporen bilden, sendet. — Besondere Anhangsglieder des Myzels, die wir nur bei parasitischen Pilzen antreffen, sind die schon in der Einleitung kurz genannten Saugorgane oder Haustorien, mittels deren Stoffe aus den Wirtszellen ausgesaugt werden. Eine genauere Beschreibung erübrigt sich um so mehr, als nur das Mikroskop ihren Bau erschließt. Wir werden Haustorien, die größer und auffälliger sind, bei denjenigen Blütenpflanzen, die wie parasitische Pilze schmarotzen, wieder begegnen. Derbere

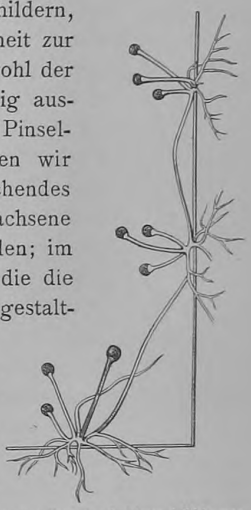


Fig. 9. Der Kopfschimmel Rhizopus nigricans, an einer senkrechten Glaswand mittels seiner Ausläufer emporkletternd. Vergr. 8. Nach Wehmer.

Haustorien bei Pilzen.

Gewebemassen, flächenartig ausgebildete Körper u. ä. treffen wir im Reich der Pilze einmal da an, wo es sich um die Bildung der Fortpflanzungsorgane handelt; Hüte und ähnliche Gebilde sind, wie gleich noch zu zeigen sein wird, Fruchtkörper der Pilze, deren Bau in Beziehung zu der Bildung und Ausstreuung der Sporen steht. Sonst finden wir bei den Pilzen derbe Gewebemassen noch in jenen Fällen, in welchen ihr Körper dicke Stränge ausbildet, die der Leitung des Wassers und der darin gelösten Nährstoffe, etwa beim „Hausschwamm", dienen oder auch Dauerzustände sind, wie die „Rhizomorphen", die der Hallimasch unter der Rinde seiner Wirtsbäume bildet; ferner dann, wenn es sich um andere Dauerorgane handelt, in denen Reservestoffe in kompendiöser Weise auf engem Raum aufgespeichert werden. Jedermann kennt diese Dauergebilde bei dem Mutterkornpilz (Fig. 10). Sie werden Sklerotien, von σκληρος = hart, benannt. Sie entstehen, wie auch die Fruchtkörper der Pilze, derart, daß Pilzhyphen mittels Spitzenwachstums sich dicht durcheinanderflechten. Gewebe, die so entstehen, hat man im Gegensatz zu dem Parenchymgewebe anderer Pflanzen als Pseudoparenchym oder als Plektenchym bezeichnet.

Plektenchym.



Fig. 10. Roggenähre mit Sklerotien des Mutterkornpilzes. $^2/_3$ der nat. Gr. Nach Wettstein.

Die Pilze dürfen wir als eine gestaltlich reduzierte Pflanzengruppe bezeichnen. In biologischer Hinsicht beobachten wir allerdings bei ihnen eine Erscheinung, die wir mit Rücksicht auf die Entwicklung des gesamten Pflanzenreichs als fortschrittlich gegenüber den Algen bezeichnen dürfen. Sie emanzipieren sich mehr und mehr vom Leben unter Wasser und gewöhnen sich terrestrisches Leben an. Die Fadenpilze sind dem letzteren Leben durchweg angepaßt, die Algenpilze teilweise ebenfalls.

Einfluß der Außenwelt auf die Pilzgestalt.

Den Einfluß äußerer Faktoren auf die Gestaltung der Pilze zu zeigen, würde sehr weit führen. Begreiflicherweise ist das Licht nicht von der gleichen maßgebenden Bedeutung wie bei anderen Pflanzen, sie zeigt sich aber z. B. darin, daß die Fruchtkörper in Dunkelheit anomal ausgebildet werden, in anderen Fällen die Stiele der die Sporen tragenden Gebilde überverlängert werden, also eine Erscheinung, die man auch an verdunkelten Achsen höherer Pflanzen findet und dort als Etiolement benennt. Bei den Pilzen ist das ökologisch in vielen Fällen so zu verstehen, daß da, wo Licht ist, auch Luft ist, die Organe suchen das Licht, um an die Luft zu gelangen, in welchem Medium die Sporen sich verbreiten: Ein Faktor, Licht, bedingt die Anpassung, ein anderer, mit ihm vergesellschafteter, Luft, ist es, an den die Anpassung stattfindet.

Fortpflanzung der Pilze.

Wir wollen nun einen zusammenfassenden Überblick über einige der wichtigsten Fortpflanzungserscheinungen der Pilze, soweit sie uns bei oberflächlicher Betrachtung entgegentreten, zu geben suchen. Hatten wir die vegetativen Formen der Bakterien dem Mikroskopiker überlassen müssen, so gilt dasselbe auch von deren Fortpflanzungserscheinungen, der Bildung der Bakteriensporen. Immerhin wollen wir darauf hinweisen, daß eine bakterienähnliche

Gruppe, die Schleimbakterien, deren vegetative Zellen einen dem bloßen Auge wenig auffallenden „Schwarm“ bilden, eigenartige Fruchtkörper besitzen, die als gefärbte Cysten — Sporangien — auf Mist auftreten und dem unbewaffneten Auge sichtbar sind. Da diese Cysten bei bestimmten Formen gestielt sein, der Stiel auch verzweigt sein kann, hat man hier in ganz anschaulicher Weise von Bakterienbäumen gesprochen. (Fig. 11.) Eine eigenartige Konvergenzerscheinung dürfen wir darin erblicken, daß diesen Gebilden einigermaßen ähnlich sind die Sporangien bei den Schleimpilzen, die man auf altem Laub und Holz gleichfalls in Form sitzender oder gestielter, gefärbter Cysten findet, und die sich in einer oft recht zierlichen Weise öffnen, um die Sporen zu entlassen. (Fig. 12.) Der allbekannten „Lohblüte“ gehen derartige Einzelsporangien ab, die Sporangien treten hier vielmehr zu großen Fruchtkörpern zusammen. — Den Bakterien fehlt geschlechtliche Fortpflanzung soweit man weiß, während bei den Schleimpilzen Geschlechtsprozesse und Generationswechsel vorkommen. — Gehen wir nun über zu den Algenpilzen, so finden wir hier geschlechtliche wie ungeschlechtliche Fortpflanzung. Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind z. B. die Sporangien beim Weißen Rost, welche die wohl auch jedem Laien bekannten weißlichen Auftreibungen an den von diesem Parasiten befallenen Stengeln von Kreuzblütlern bedingen, ferner die Sporangienträger der Erreger der Kartoffelkrankheit, die auf Kartoffelblättern einen schimmligen Überzug bilden. Noch bekannter sind die etwa stecknadelkopfgroßen, auf langen Stielen sitzenden Sporangien des Kopfschimmels und Verwandter, die so gern auf Mist sich zeigen (Fig. 13); die Sporen werden aus den Sporangien dadurch frei, daß ihre Wand zerfließt. Ein besonders eigenartiger Geselle ist der gleichfalls auf Mist nicht selten auftretende *Pilobolus*, der seine reifen Sporangien vom Stiel abschleudert, so die Sporenverbreitung fördernd. Was geschlechtliche Fortpflanzung der Algenpilze angeht, so haben wir Antheridien und Oogonien; so beim eben genannten weißen Rost und vielen anderen hierher gehörigen parasitischen und saprophytischen Formen. Bei den Kopfschimmeln und Verwandten zeigt sich eine eigenartige Form geschlechtlicher Fortpflanzung, wir würden sie wohl am leichtesten beobachten bei einer hierher gehörigen Form, die auf faulenden Hutpilzen im Herbst als brauner filzartiger Überzug nicht selten ist: Zwei Hyphen des Myzels wachsen einander entgegen, verschmelzen mit ihren Spitzen und als Produkt dieses Geschlechtsaktes bildet sich eine an besagten zwei Hyphen aufgehängte sog. „Brückenspore“, die als schwarzes Gebilde sichtbar ist, bei bestimmten Arten

Fruchtkörper der Schleimbakterien.

Fruchtkörper der Schleimpilze.



Fig. 11. Fruchtkörper der Schleimbakterie Chondromyces apiculatus. Vergr. 200. Aus Schenck nach Thaxter.



Fig. 12. Geschlossene und geöffnetes Sporengehäuse des Schleimpilzes Trichia varia. Vergr. 6. Nach Schenck.



Fig. 13. Ausläufertreibender Kopfschimmel. Drei Sporangien, eines davon sich öffnend. Vergr. 13. Nach Schenck.

Fruktifikation der Algenpilze.

auch mit zierlichen Anhängseln versehen sein kann. Dies war eine ganz kleine Blütenlese aus den Fortpflanzungserscheinungen der Algenpilze. Kommen wir zu den Fadenpilzen, und zwar zuerst den sog. Schlauchpilzen.

Fruktifikation der Schlauchpilze.

Allbekannt sind die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen beim Pinselschimmel und Verwandten, die massenhaft erzeugt diesem Pilz die grüngraue Färbung verleihen. Man nennt sie hier Conidien, weil sie anders als die Sporen nicht in Gehäusen gebildet sondern als einzellige Gebilde äußerlich am Myzel abgeschnürt werden. Auch Fruchtkörper, deren Bildung Folge von geschlechtlichen Vorgängen ist, könnten wir bei dem genannten Pilz beobachten, geeigneter für besagten Zweck aber wäre der Mehltau, dessen schwarze mit Anhängseln versehene Fruchtkörper man in dem weißen Myzel dieses Schmarotzers beobachten kann. Bei andern hierher gehörigen Formen besitzen die Fruchtkörper Krugform und können auch zu vielen sehr verschieden gestaltete als Stromata bezeichnete Gebilde zusammensetzen, die sich keulenförmig vom Substrat erheben, oder kegel- oder krustenförmig gestaltet sein und auf toten Ästen, an alten Baumstümpfen im Wald usw. leicht beobachtet werden können. Hierher gehört auch der Mutterkornpilz, dessen oben schon erwähnte Sklerotien bei der Keimung gestielte rundliche Fruchtkörper bilden, deren Sporen die Getreidepflanzen infizieren. (Fig. 14.) Und wenn wir hören, daß dieser Pilz, während er den Fruchtknoten seines Opfers durchwuchert, noch eine andere Form von Fortpflanzungsorganen, nämlich Conidien bildet, so wird es einleuchten, daß der Entwicklungsgang eines solchen Pilzes sehr kompliziert sein kann und daß nur genaue Beobachtung darüber entscheidet, welche Fortpflanzungsorgane in den Entwicklungsgang eines und desselben Pilzes gehören. — Bekannt sind dann die Scheibenpilze, deren oft stattliche, gefärbte, fleischige Fruchtkörper von Napfform uns auf altem Holz, auf dem Waldboden usw. auffallen. Hierher gehört auch die Morchel, deren Fruchtkörper gut bekannt ist, verwandt sind auch die Trüffeln mit ihren vielbegehrten Früchten, die im Gegensatz zu den eben genannten Fruchtkörpern unterirdisch wachsen.

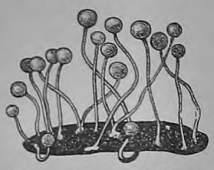


Fig 14. Sklerotium des Mutterkornpilzes mit Schlauchfrüchten. Nach Wettstein.

Fruktifikation der Basidienpilze.

Als höchste Gruppe folgt die der „Basidienpilze“. Hier würden zuerst kommen die als Schmarotzer gefürchteten Brand- und Rostpilze, bei welchen ebenfalls die Fortpflanzungszellen besonders auffallen. Wer hätte noch nie einen von den schwarzen Brandsporen erfüllten Fruchtknoten einer Getreideart, die von den gleichen Gebilden erfüllten Brandbeulen des Mais, oder die verschieden geformten und gefärbten Sporenlager der Rostpilze auf den Blättern ihrer Wirtspflanze gesehen! Auch hier haben wir bei ein und derselben Pilzart eine auffallende Mannigfaltigkeit der Sporen, die sich makroskopisch durch den Ort ihres Vorkommens, durch Form und Farbe der Sporenlager, durch die Zeit ihres Auftretens, auch durch die Wirtspflanze, auf der sie sich bilden, unterscheiden lassen. Wir wollen hier einfügen, daß eben solche Pilze besonders dazu angetan sein müssen, die oben bei den Algen

flüchtig berührte Frage nach dem Generationswechsel aufzurollen. Doch müssen wir uns auf die Bemerkung beschränken, daß ein solcher bei den Pilzen ebenfalls nachgewiesen ist, und daß sein genaueres Studium erst ein wirkliches Verständnis für den Entwicklungsgang der Pilze erschließt. — Allbekannt sind die als Hüte bezeichneten Fruchtkörper des Champignons Steinpilzes und Verwandter, die bei ersterem an den Lamellen, bei letzterem in den Löchern der Unterseite die Sporen bilden, ferner die konsolförmigen Fruchtkörper der Löcherpilze; auch sei erinnert an den fladenförmigen Fruchtkörper des Hausschwamms, der auf seiner Oberseite Sporen trägt, und noch eine Unzahl mehr oder minder abweichender Formen wäre zu nennen. Am auffallendsten aber sind die Fruchtkörper gestaltet bei den Bauchpilzen, bei welchen eine zunächst geschlossene später in verschiedener oft sehr zierlicher Weise sich öffnende Hülle das die Sporen erzeugende Gewebe umgibt; hierher gehören u. a. die Boviste mit ihren rundlichen Fruchtkörpern. Hexenei, Giftmorchel usw. erinnern uns ferner teilweise an die Form, teilweise auch an manchen Volksaberglauben, den diese eigenartigen Gestalten im Gefolge hatten. Stets steht deren Ausbildung in irgendeiner Weise mit der Reife und Verbreitung der Sporen im Zusammenhang. Einige dieser Körper sind so zierlich gebaut und so auffallend gefärbt, daß man sie mit dem Namen „Pilzblumen“ zu belegen für gut befunden hat. —

Flechten.

Unser allerdings überaus summarischer Überblick über die Pilzgestalten hat uns darüber belehrt, daß hier blattähnliche Ausgliederungen, die als Assimilatoren dienen und die Lichtstrahlen behufs Assimilation der Kohlensäure abfangen, infolge der den Pilzen eigenen Ernährungsweise fehlen. — Um so beachtenswerter sind die Körpergestalten der Flechten, denen wir uns nunmehr zuwenden. Die Flechten sind bekanntlich Thallophyten, welche als krustenförmige Überzüge auf Felsen oder Baumrinden, als zopfartige Gebilde an Ästen, als Sträuchlein, die am Boden wachsen, uns entgegentreten und die gebildet sind durch eine Vergesellschaftung von Pilzen, und zwar meistens Schlauchpilzen mit einzelligen Algen, in welchen die letzteren die Rolle der Chlorophyllkörner höherer Pflanzen übernehmen, während der Pilz etwa dieselben ernährungsphysiologischen Funktionen hat, wie die farblosen Gewebe und Organe jener und auch durch seine Hyphengeflechte, sog. Rhizinen, für die Befestigung am Substrat sorgt. Jedenfalls ist die Flechte als Einheit betrachtet ein Gewächs, welches die Kohlensäure am Licht assimiliert wie Algen oder höhere Pflanzen, und Hand in Hand mit dieser Ernährungsweise sehen wir bei den Flechten Körpergestalten auftreten, die denen anderer die Kohlensäure assimilierender und ans Lichtleben angepaßter Gewächse durchaus analog sind, den Pilzen aber abgehen. Man bezeichnet die Flechten in biologischer Hinsicht als Symbiose zwischen Pilz und Algen, Reinke hat darauf aufmerksam gemacht, daß sie auch in morphologischer Beziehung als besondere Gruppen betrachtet werden müssen, nicht, wie es sonst geschieht, als eine Gruppe der Pilze, und daß diese Gruppen ihre besondere stammesgeschichtliche Entwicklung durchgemacht haben wie andere Gruppen des

Pflanzenreiches auch. Er bezeichnet die Flechten als Konsortien von Algen und Pilzen, um einen Namen zu schaffen, der die morphologische Einheit des Flechtenkörpers zum Ausdruck bringen soll.

Folgen wir nun, um das Gesagte zu erläutern, den Ausführungen Reinkes, so hören wir zunächst, daß die Flechten eine ganze Anzahl stammesgeschichtlicher Reihen umfassen, welche ihrerseits übrigens nicht einfach sind, sondern sich mehrfach spalten, und von primitiven Formen zu komplizierteren führen, wir dürfen auch sagen vollkommeneren, da diese der Ernährungsweise besser angepaßt sind, Formen, „die alle erst von den Konsortien erworben sind, weil es keinen Pilz gibt, der einen dem Licht- und Luftleben angepaßten Thallus besäße". Es ist lehrreich zu sehen, wie z. B. in einer Reihe zuerst ein warziger Thallus auftritt, der sich bei höheren Formen korallenartig umbilden und bei noch höheren stark differenzierte Sträucher mit Hauptästen und Bildung zahlreicher dünnerer Seitenäste darstellen kann. In anderen Fällen beobachten wir als Anfangsglied einer Reihe einen krustenförmigen Thallus, es schließen sich an Formen, die einen reich verzweigten, dorsiventralen Thallus aufweisen, der sich bei weiteren röhrenförmig umlegt. Es schließen sich an solche Formen, bei welchen die Röhrenbildung wirklich vollzogen ist und der Thallus in Form einer Röhre d. h. eines nunmehr radiären Gebildes, nur noch mit einer Haftscheibe festsitzt. Noch kompliziertere Formen entstehen dann, wenn sich außer dem eben in seiner progressiven Gestaltung geschilderten Thallus noch ein sekundärer Thallus ausbildet, wenn ein sogenanntes Podetium hinzukommt, das entsteht indem der Fruchtstiel des Pilzes auch seinerseits Algen aufnimmt. Solch Podetium kann dann auch, indem der primäre Thallus schwindet, allein übrig bleiben, gleicht dann durch seine vertikale Stellung im Raum einem Stengel höherer Pflanzen und an ihm können sich als seitliche, dorsiventrale Ausgliederungen Gebilde entwickeln, die in Form und Stellung etwa Blättern gleichen. (Fig. 15.) So sehen wir denn hier wie die Flechtenpilze, weil ihre Konsorten ihnen andere Ernährungsweise ermöglichen, sich auch phylogenetisch anders als andere Pilze




Fig. 15. Die Flechte Cladonia verticillaris in nat. Gr. *A* Podetium, *a* Schlauchfrucht. *B* Schlauchfrucht, stärker vergr. Nach REINKE.

und zwar selbständig in mehreren Reihen weiter entwickelt haben, zu Gestalten, die denen höherer Pflanzen mehr oder minder analog sind.

Sehr beachtenswert ist, daß nicht nur in der Gestalt, sondern auch in vielen physiologischen Reaktionen die Flechten anderen assimilierenden Wesen gleichen: Von manchen blattartig gebauten Flechten hat man nachgewiesen, daß sie sich durch entsprechendes Wachstum ihres Thallus stets senkrecht zum Lichteinfall einstellen.

Fortpflanzung der Flechten.

Wenden wir uns in aller Kürze den Fortpflanzungserscheinungen der Flechten zu: Nicht selten sehen wir am Flechtenthallus Gebilde, die uns ohne weiteres erinnern an Fruchtkörper wie wir sie bei Pilzen angetroffen haben, z. B. schüsselförmigen Fruchtkörpern, wie sie den früher erwähnten Scheibenpilzen eignen. (Fig. 15, 16.) Tatsächlich handelt es sich dabei auch um die Fruchtkörper des Pilzes, welcher in Symbiose mit den Algen lebt, die letzteren haben meistens daran keinen Anteil; keimen die Sporen die jener Fruchtkörper gebildet hat aus so entwächst ihnen lediglich das Pilzmyzel und dies muß sich erst die Alge aufsuchen um wieder zu einem Flechtenthallus zu werden. Vegetativen Fortpflanzungsorganen aber, die beide Konsorten umfassen, begegnen wir bei der sog. Soredienbildung der Flechten. Bei dieser nimmt der Flechtenthallus eine krümelige Beschaffenheit an, die darauf beruht, daß im Innern sich die Algen zu Gruppen sondern, die von Pilzhyphen umsponnen werden; so entstehen in großer Zahl rundliche Gebilde im Flechteninnern, die z. B. durch Sprengung der äußeren Thalluspartien ins Freie geraten, vom Wind verbreitet werden und an geeigneten Stellen wieder zum Flechtenthallus auswachsen. Werden Soredien an einem bestimmt umgrenzten Teil des Flechtenthallus gebildet, so nennen wir diesen Teil ein Sorale. Auch kann die Rinde der Flechten zu kleinen dicht nebeneinander stehenden Hervorsprossungen auswachsen, die im Innern Algen führen und sich loslösen; man redet dann von Isidienbildung der Flechten.

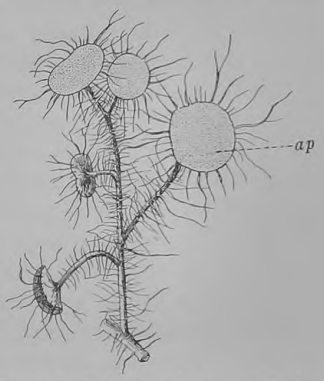



Fig. 16. Die Flechte Usnea barbata mit Fruchtkörpern (*ap*). Nat. Gr. Nach Schenck.

Moose.

Wir kommen nun zur Behandlung der Moose, Pflanzenformen, welche man ableitet von den Algen, ohne daß Einigkeit erzielt wäre, von welchen Algen. Von H. Schenck wird die Anschauung verfochten, daß Braunalgen oder diesen ähnliche Formen ihre Vorfahren gewesen seien, während andere versucht haben, sie von den Grünalgen herzuleiten. Wie dem auch sei, wir können diese Frage schon um deswillen nicht eingehend behandeln, weil die Diskussionen sich nur zum Teil auf die Ausbildung des Thallus, im übrigen auf den Bau der Fortpflanzungsorgane, die wir hier nicht eingehend behandeln

können, stützen, und begnügen uns darum zu sagen, daß sie sich vielleicht recht spät in mehr und mehr fortschreitender Anpassung an das Landleben aus algenähnlichen Pflanzen entwickelt haben dürften; denn daß Moose zum allergrößten Teil terrestrische Gewächse sind, wissen wir alle. Vielfach allerdings finden wir unter ihnen solche, die feuchte Standorte den trockenen vorziehen, „hygrophytische" Gewächse. Daneben fehlen aber andere nicht, die auf trockenem Boden mit anderen Wesen zu konkurrieren vermögen, also „Xerophyten", wie der Botaniker solche nennt. Wasserpflanzen, die wir in Fortführung dieser Terminologie als „Hydrophyten" bezeichnen müßten, treten, wie gesagt, bei den Moosen zurück, es sind Arten, welche die terrestrische Lebensweise wieder aufgegeben haben. — Für unsere Betrachtungen ist es natürlich von großem Interesse zu verfolgen, wie sich die mehr oder minder große Feuchtigkeit des Standorts auch im Bau unserer Formen widerspiegelt. Auch noch aus anderem Grund sind eben die Moose für uns von besonderer Bedeutung, die eine etwas genauere Behandlung rechtfertigt: Nachdem wir bislang Thallophyten behandelt haben, treffen wir bei den Moosen zum ersten Mal solche Gestalten, die wir als Kormophyten bezeichnen, bei welchen wir also eine typische Ausgestaltung des Sprosses in Achse mit seitlichen Blättern finden, sodann mannigfache Übergänge zwischen thallo- und kormophytischer Ausgestaltung. Die Erörterung der Frage, ob der beblätterte Moossproß dem der Farne und Blütenpflanzen nun wirklich homolog ist, versparen wir uns besser auf später, wenn wir die Moose kennen gelernt haben. Hier bemerken wir noch, daß typische Wurzeln den Moosen fehlen, statt ihrer finden wir sogenannte Haarwurzeln, Rhizoiden, die uns schon bei vielen Algen begegneten. Solche genügen für die Bedürfnisse des Moospflänzchens, das meistens von geringen Dimensionen ist, es erreicht nur bei bestimmten exotischen Moosen die Höhe von etwa einem halben Meter.

Laub- und Lebermoose.

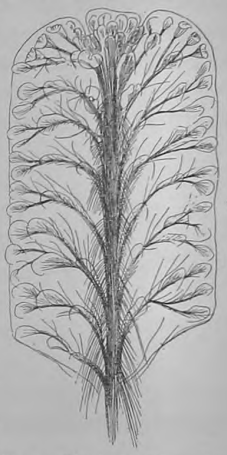
Die Moose werden eingeteilt in Laubmoose und Lebermoose. Die ersteren sind typisch kormophytisch gestaltet, die letzteren sehr viel formenflüssiger, denn eben unter ihnen finden wir mehrfache Übergänge zwischen thallophytischen und kormophytischen Gewächsen.

Wir beginnen mit der Besprechung der Lebermoose und schließen die der Laubmoose an. So kommen wir nach dem eben Gesagten, von thallophytischen Formen ausgehend, endlich zu kormophytischen, die der Gestalt nach den Übergang zu den höheren Pflanzen vermitteln, und das ist für unsere Betrachtungsweise das beste. Doch wollen wir nicht unterlassen, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß dieser Weg keineswegs derselbe sein muß, den die Phylogenie der Moose zurückgelegt hat, im Gegenteil sprechen gewichtige Gründe dafür, daß die Lebermoose der stärker abgeleitete Typus sind; bestimmte Formen derselben, die einen einfachen Thallus haben, können gleichwohl als die stammesgeschichtlich höchst stehenden betrachtet werden, die von kormophytischen Formen abzuleiten sind. Wir kommen darauf zurück, wenn wir nach Behandlung der Moosgestalten einen kurzen Blick auf deren Fortpflanzung, den Generationswechsel werfen, betonen also vor-

läufig, daß man sich hüten muß, aus dem bloßen Anblick der Vegetationsorgane, ohne Rücksicht auf den gesamten Entwicklungsgang die Stellung einer Gruppe im phylogenetischen System zu beurteilen.

Lebermoose.

Betrachten wir zunächst die Lebermoose in ihrer Gesamtheit, so finden wir, daß sie mit wenigen Ausnahmen dorsiventrale Pflanzen mit verschiedenartig ausgebildeter Rücken- und Bauchseite sind, gleichgültig, ob sie thallos gebaut sind oder Beblätterung zeigen. — Wenden wir uns zuerst den thallosen Formen zu, so stoßen wir auf die Gruppe, die mit der schon eingangs genannten *Marchantia* verwandt ist. Das Leberkraut bietet eines der schönsten Beispiele für einen dorsiventralen Thallus. Dieser „kriecht" mittels Scheitelwachstums als dichotom sich gabelndes Gebilde von 1 bis 2 cm Breite auf dem Boden dahin. Innerlich, wie wir weiter nicht beachten, recht kompliziert gebaut, zeigt er äußerlich eine Mittelrippe, sodann von Anhangsorganen zunächst sogenannte Bauchschuppen, Ventralschuppen, ferner Haarwurzeln, die gleichfalls der Bauchseite entsprießen und den Thallus sowohl befestigen, als auch ihm aus dem Boden Nährsalze und Wasser zuführen, während der Thallus selbst, der ja infolge seiner Lage dem Licht seinen Rücken voll darbietet, für die Assimilation der Kohlensäure sorgt.



Ventralschuppen.
Haarwurzeln.

Fig. 17. Marchantia polymorpha, Thallus von der Unterseite. „Der Mittelrippe anliegend ein dichter Rhizoidenstrang, mit diesem vereinigen sich die meist unter den äußeren Schuppen entspringenden Rhizoidenstränge; einzelne Rhizoiden entspringen auch frei auf dem Thallus." Vergr. 3. Nach Goebel.

Auch die Ventralschuppen haben ihre biologische Bedeutung. Sie schützen den Vegetationspunkt und stehen sodann im Dienste der Wasserökonomie, indem sie zwischen sich Wasser kapillar festhalten, welches dann dem Thallus zugute kommt (vgl. Fig. 17). Sie können diese Doppelfunktion auch durch ihren Bau verraten, indem sie bestehen aus Spitzenanhängseln, die den Scheitel des Thallus umhüllen und der eigentlichen Schuppe, welche Wasser festhält und auch die Rhizoiden, die sich zwischen ihnen zu einem Docht verflechten können, gegen Austroknung schützen. Man hat ermittelt, daß bei Formen, die auf besonders feuchte Standorte beschränkt sind, dieses Schuppenkleid eine Rückbildung erfährt, und daß die Ausbildung auch bei ein und derselben Art mit den Standortsbedingungen wechseln kann, lehrt ein Blick auf die Gattung *Riccia*.

Diese Gattung bildet gabelig geteilte Thalli von einfachem Bau, die man aus dem komplizierteren von *Marchantia* und Verwandten wahrscheinlich als durch Rückbildung hervorgegangen betrachten darf. Sehen wir uns die auch bei uns einheimische *Riccia natans* an, so finden wir, daß deren Thallus entweder auf dem Wasser schwimmt oder auf feuchtem Grunde lebt. Im letzteren Fall finden wir die Ventralschuppen nur in Form kleiner Gebilde, die den Vegetationspunkt schützen; bei der Wasserform tun sie das zunächst auch, doch wachsen sie hier sodann zu größeren Flächen heran, die Wasser

und Nährsalze aufnehmen, aber auch Chlorophyll ausbilden können und so der Assimilation dienen; Goebel sagt, daß man hier geradezu von Blättern sprechen kann. Endlich sind sie wohl auch wie die Wurzeln der Wasserlinsen dazu berufen, die Pflanze auf der Wasseroberfläche zu stabilisieren. Es handelt sich, wie man sieht, um eine außerordentliche, wohl begreifliche „Funktionsbereicherung" eines Organs, eine funktionelle Metamorphose während der Ontogenese, die durch die direkte Bewirkung seitens der Außenbedingungen ausgelöst wird. Bei einer anderen Art (*R. fluitans*, Fig. 18), die häufig submers lebt, somit mittels der ganzen Oberfläche Wasser und Nährsalze aufnimmt, dienen die Schuppen ausschließlich als Schutzorgane. Interessant ist es, daß auch die Rhizoiden in direkter Abhängigkeit von den Außenbedingungen stehen, und daß nicht selten nachgewiesen werden kann, daß ihre Ausbildungsweise „von dem Bedürfnis der Pflanze diktiert wird".

Wendeltreppenform.



Fig. 18. Das Lebermoos Riccia fluitans. Nat. Gr. Nach Schenck.

Um zu zeigen, zu welch eigenartigen Formen auch die thallöse Gestaltung führen kann, weisen wir noch hin auf die Gattung *Riella*, die wenigstens mancherseits in die weitere Verwandtschaft der Marchantien gestellt wird. Hier haben wir eine Achse oder Rippe, an welcher einseitig ein Flügel daransitzt. Die Rippe kann bei bestimmten Arten am Boden kriechen und der Flügel steht dann nach oben. Bei aufrechten Arten aber umläuft der Flügel die Rippe in oft regelmäßiger Schraube, und so stellen denn diese hydrophytischen Lebermoose, die am Grund von stehendem Wasser wurzeln, kleine „Wendeltreppen" vor, die bis 20 cm hoch werden können. Wie Goebel ausführt, ist die schraubige Drehung des Flügels biologisch begreiflich, indem so der Flügel aus der Profilstellung zum Licht, die er ohne sie am aufrechten Pflänzchen einnehmen würde, in eine Lage gebracht wird, die sich der „Flächenstellung" assimilierender Organe wenigstens annähert. Übrigens sitzen auch bei *Riella*, abgesehen vom Flügel, kleine Blättchen an der Achse.

Einfluß des Lichts auf die Wachstumsrichtung der Lebermoose.

Das Studium der eben berührten thallosen Lebermoose hat ganz besonders wichtige entwicklungsphysiologische Tatsachen aufgedeckt: Wie wir die dorsiventrale Ausbildung und den horizontalen Wuchs als eine Einrichtung eigener Art zur Ausnutzung des Lichtes auffassen dürfen, so können wir auch ermitteln, daß nur bei zureichender Beleuchtung der Thallus in normaler Weise ausgebildet wird. Lichtzutritt ist, wie man sich auch ausgedrückt hat, „formale Bedingung" für normalen Wuchs. Züchten wir nun einen solchen Thallus, etwa von *Marchantia*, derart, daß wir von Zeit zu Zeit die Richtung des auffallenden Lichtes ändern, so beobachten wir, daß er damit ebenfalls seine Wachstumsrichtung ändert und stets senkrecht zur jeweiligen Lichtrichtung wächst, er ist, um einen von Sachs in die Organphysiologie eingeführten Terminus zu nennen, „plagiotrop", denn so nennt man Organe, die senkrecht zu einer, das Wachstum beeinflussenden, äußeren Kraft wachsen. Dies gilt für mittlere Lichtintensitäten. Steigert sich diese Intensität übers Maß, oder wird sie stark herabgesetzt, so hört der plagiotrope

Wuchs auf und nähert sich dem „orthotropen“: der Thallus stellt sich mehr oder minder in die Richtung der Lichtstrahlen, im ersteren Falle, um in Profilstellung zu den sengenden Strahlen der Sonne zu gelangen, im letzteren Falle, um nach heller beleuchteten Orten hinzuwachsen. In voller Dunkelheit wächst der Thallus senkrecht aufwärts, stellt sich also in die Richtung der Erdschwere ein, die ihn sonst nicht beeinflußt.

Induktion der Dorsiventralität durch das Licht.

Das Licht entscheidet aber auch darüber, welche Seite zur Rückenseite, welche zur Bauchseite wird. Wir schicken voraus, daß der Thallus verschiedener Lebermoose die verschiedensten Einrichtungen zur vegetativen Vermehrung aufweist. Er kann knollenförmige Brutkörper auf seiner Bauchseite entwickeln, Sprosse können in den Boden eindringen und unter Anschwellung zu Reservestoffbehältern werden, der Rand selbst kann sich nach abwärts biegen und solchen Organen den Ursprung geben. *Marchantia* aber (und noch eine andere Gattung) bildet auf der Oberseite kleine Becher aus, in der sich kleine scheibenförmige Brutknospen bilden, die senkrecht stehen und zunächst keinen Unterschied zwischen Rücken- und Bauchseite haben (Fig. 19, b). Sät man dieselben aus auf Boden oder Wasser, so entwickeln sie sich und bilden diejenige Seite, welche am hellsten beleuchtet ist, als Rückenseite aus, nach der dunkleren hin senden sie ihre Rhizoiden aus. So hat es der Experimentator in der Hand, zu entscheiden, was Rücken- und was Bauchseite wird; sind diese Seiten aber einmal festgelegt, ist einmal Dorsiventralität durch die Beleuchtungsverhältnisse „induziert“, so ist es weiterhin unmöglich, dieselbe umzukehren durch Änderung der Beleuchtung, sie ist nunmehr „inhärent“ geworden, und weitere Untersuchungen, bei welchen man den Thallus in kleine Stückchen hackte, die man sich regenerieren ließ, haben gezeigt, daß diese Dorsiventralität auch jedem regenerierenden kleinsten Stückchen inhärent ist. — Dorsiventrale Ausbildung wird auch bei anderen Pflanzen, den später zu erwähnenden Farnkrautprothallien, durch ungleiche Beleuchtung der beiden Seiten erzielt, hier aber hat man gefunden, daß sie nicht inhärent wird, sondern nach Belieben wieder umgekehrt werden kann. Wir sehen also, daß in dieser Beziehung die mannigfachsten Unterschiede bestehen.

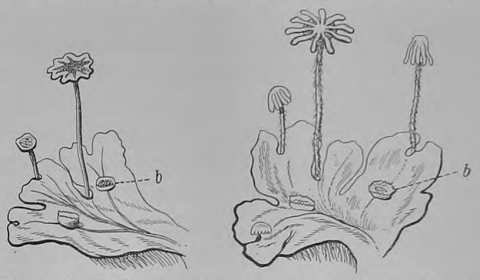



Fig. 19. Marchantia polymorpha. Links männliche Pflanze mit einem jugendlichen und einem ausgewachsenen Antheridienstand, rechts eine weibliche Pflanze mit zwei jugendlichen und einem ausgewachsenen Archegonienstand. *b* Brutbecher mit Brutknospen. Nat. Gr. Nach Schenck.

Übergänge zwischen thallosen und foliosen Lebermoosen.

Wir kommen nun zu jenen Lebermoosen, bei welchen wir thallose Formen und neben solchen auch typisch beblätterte, „foliose“ Arten, sodann alle möglichen Übergänge zwischen beiden finden, den Jungermanniaceen, aus deren Formenreichtum wir nur einige Eigenheiten herausheben

wollen. Zunächst fällt uns auf, daß der Thallus nicht selten reich gegliedert ist, indem bestimmte Teile desselben stengelartig aussehen, andere blattartig verbreitert. Es kann auch vorkommen, daß ein und dasselbe Thallusglied an seiner Basis rundlichen Querschnitt hat, um sich dann umzubiegen und an seinem Ende flächenförmig zu gestalten, und daß ungefähr an der Knickungsstelle ein weiteres gleiches Glied sich ansetzt, so daß die ganze Pflanze aus einer größeren Zahl derartig aneinandergereihter Teile besteht, somit ein Sympodium darstellt (Fig. 20); sie ähnelt dann in ihrem Aufbau ungemein manchen ebenfalls sympodial gebauten höheren Rhizompflanzen, von denen später noch die Rede sein wird. — Diese eben geschilderten Formen ersetzen also durch die Zwiegestaltigkeit der Thallusglieder den Mangel, der darin liegt, daß dieser selbst nicht in Stengel und Blätter gegliedert ist.

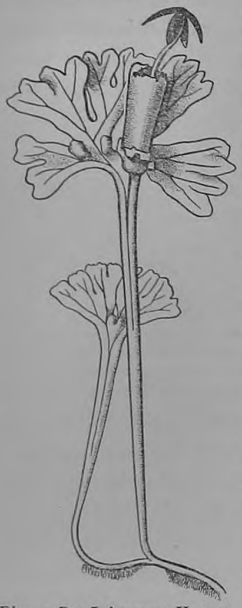


Fig. 20. Das Lebermoos Hymenophytum flabellatum, mit Sporogonium und vierklappig aufgesprungener Kapsel. Dopp. nat. Gr. Nach Goebel.

Bei den sich hier weiter anschließenden Formen finden wir nun, daß sich aus dem Rand des Thallus Blätter deutlicher und deutlicher herausdifferenzieren. Zunächst sehen wir bei einigen Formen, wie der Thallus kraus, lappig wird, bei weiteren grenzen sich dann die Thalluslappen mehr und mehr voneinander ab, nehmen regelmäßige Gestalt an, und so bilden sich denn Formen heraus, bei welchen an der ursprünglichen Mittelrippe des Thallus, die zum Stengel geworden ist, rechts und links Blätter stehen, die am Scheitel in regelmäßiger akropetaler Reihenfolge angelegt werden. Sie entbehren des Mittelnervs und stehen schräg am Stengel, so daß sie an dem kriechenden oder aufsteigenden Stämmchen unmittelbar die richtige „Lichtlage" haben. Sie decken sich mit ihren Rändern, was nach Goebel den Vorteil hat, daß sie Wasser kapillar festhalten. Man kennt eine javanische Form, bei welcher diese Blätter bis 1 cm Durchmesser erreichen, und auch noch durch Ausbildung einer Rückenschuppe weiter kompliziert sind. (Fig. 21.)

Radiäre Lebermoose.

Hier reihen sich nun weiter an die wenigen Lebermoose, die radiär gebaute Sprosse haben, an welchen die Blätter in drei Reihen stehen und zwar quer, nicht schräg inseriert. Radiär sind solche Formen wenigstens dann, wenn die Beleuchtung eine allseitig etwa gleichmäßige ist, einseitige Beleuchtung kann bei ihnen auch dorsiventralen Habitus auslösen. Solche radiären, gleichzeitig orthotropen Sprosse sind betreffs der Versorgung mit Wasser und Bodensalzen etwas schlechter daran, als die plagiotropen, die auf weite Strecken mittels Rhizoiden festgeheftet sind; so ist es denn begreiflich, daß die orthotropen Formen Rhizoiden, die vielleicht funktionell nicht ausreichen würden, nicht ausbilden, sondern Sprosse wurzelähnlich aus-

gestalten und mit diesen sogenannten Wurzelsprossen ihre Nahrung aus dem Boden ziehen. Auch diesen Fall erwähnen wir, weil wir auch bei höheren Pflanzen, allerdings ohne daß wir dort immer die biologische Bedeutung erfassen könnten, den Fall verwirklicht finden, daß Wurzeln fehlen und durch unterirdische Stengelteile ersetzt werden. Bei den fraglichen Moosen können wir den Mangel an Rhizoiden als biologisch begreiflichen, morphologischen Rückschritt bezeichnen.

Doch kehren wir zurück zu dorsiventralen Formen, so finden wir besonders interessante Blattbildungen bei denjenigen Jungermanniaceen, deren Blätter derart am Scheitel angelegt werden, daß jedes Blatt aus zwei Lappen besteht. Sie besitzen dorsiventrale, mit Rhizoiden wurzelnde Sprosse, die auf der Rückenseite zwei Blattreihen, „Flankenblätter", führen, während oft an der Bauchseite sich eine dritte Reihe von Blättern, die kleiner und anders gestaltet sind, zeigt, die sogenannten Amphigastrien. Betrachten wir ein Rückenblatt während seiner Entwicklung, so können wir beobachten, daß zunächst die zwei Lappen an der Spitze des Blattes erscheinen und dann durch basales Wachstum des Blattes „emporgehoben" werden. Wir haben also infolge dieses basalen Wachstums der Blätter hier eine „interkalare" Zone (vgl. S. 209), vermittels deren die Blätter wachsen — im Gegensatz zum Scheitelwachstum des Stämmchens. Was die Stellung der Blätter im Raum angeht, so finden wir bei den mehr oder minder orthotropen Formen die Blätter quer gestellt, bei den kriechenden aber, die sich gegenüber dem Licht ebenso verhalten wie der Marchianthallus, drehen sich die Blätter derart, daß sie ihre Fläche dem Licht zukehren; so wird ihr einer Lappen, welcher nach der Spitze des Stammes schaut, zum Oberlappen, der andere zum Unterlappen. Die Ränder der Blätter decken sich; wenn der vordere Rand eines Blattes den Rand des nächst höher inserierten Blattes deckt, spricht man von oberschlächtiger, im entgegengesetzten Fall von unterschlächtiger Deckung.

Interkalarwachstum der Blätter.



Fig. 21. Das Lebermoos Treubia insignis. Habitusbild, mit einem Sporogonium. ca. ½ der nat. Gr. Nach Goebel.

Mit Goebel betrachten wir auch hier diese Deckung als zweckentsprechende Einrichtung zum Festhalten von Wasser zwischen den Blättern; da ist es denn von besonderem Interesse zu sehen, daß diese Einrichtung bei vielen Formen mehr und mehr vervollständigt wird, indem sich an den Flankenblättern richtige „Wassersäcke" bilden. Das kann dadurch geschehen, daß sich Ober- und Unterlappen eines Blattes aneinanderlegen und so ein taschenförmiges Gebilde entsteht, oder der Unterlappen allein bildet sich zu einem Wassersack um (Fig. 22), der in den kompliziertesten Fällen sogar mit einer deckelartigen Klappe verschließbar ist. Auch Bauchblätter können zu Wassersäcken werden. Nicht nur Wasser sammelt sich in diesen Säcken an, auch Tierchen können sich darin fangen und durch ihre Exkremente

Umbildung von Blättern zu Wassersäcken.

und, wenn sie absterben, auch durch ihre Leichen das Lebermoos „düngen"; es handelt sich dabei um epiphytische, auf anderen Gewächsen lebende Moose, bei denen infolge ihrer Entfernung vom Boden solche Ernährungsweise wohl verständlich ist. — Bestimmte dieser Formen bilden bei Kultur unter feuchten Bedingungen diese Wassersäcke nicht aus; man kann also diese Bildungen als direkte Anpassungen infolge des Bedürfnisses erklären. Nebenbei bemerkt kann man auch die Rhizoidenausbildung experimentell beeinflussen und durch starke Inanspruchnahme erreichen, daß sie in großer Zahl ausgebildet werden und eine förmliche Haftscheibe, ähnlich wie bei Algen, bilden.

Verschiedenblättrigkeit. Heterophylle Sprosse.

Auch sonst wäre noch allerlei Bemerkenswertes über die Organographie dieser Lebermoose zu sagen. Bei ein und derselben Pflanze kann es vorkommen, daß die einen Blätter fast gänzlich zu Wassersäcken umgebildet sind, während andere noch große assimilierende Flächen zeigen. Man kann hier von „Heterophyllie" reden. Beachtenswert ist auch, daß es Formen gibt, bei welchen die Zweige als Lang- und Kurztriebe unterschieden werden können, und diese Triebe können auch heterophyll sein, indem z. B. die Kurztriebe Blätter tragen, die ganz zu Wassersäcken geworden sind; die Assimilation ist dann im wesentlichen den Langtriebblättern vorbehalten.




Fig. 22. Frullania tamarisci, ein Lebermoos, bei welchem der Unterlappen der Rückenblätter (*r*) als Wassersack (*ws*) ausgebildet ist. *a* Amphigastrien (Bauchblätter). Vergr. 36. Nach Schenck.

Was die Verzweigung angeht, so stehen die Seitenzweige zwar teilweise in direkter Beziehung zu den Blättern, aber axilläre Verzweigung fehlt hier wie bei den anderen Lebermoosen. Auch können Seitenzweige ganz regellos, ohne Beziehung zu den Blättern, entstehen. Ist es auch Sache des Mikroskopikers, die Entstehung der Seitenzweige genau zu schildern, so wollen wir doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß sie auch „endogen" entstehen können, d. h. im Innern der Mutterachse, deren äußere Teile sie durchbrechen, um nach außen zu gelangen. Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß manche Seitensproßanlagen nicht alsbald auswachsen, sondern zunächst ruhend bleiben, ein Analogon zu den schlafenden Augen unserer Hölzer, und erst später „nach Bedarf" sich entwickeln. Bestimmte Seitensprosse können eigenartig umgebildet werden, als sogenannte Flagellen lang auswachsen, aber nur reduzierte Blätter hervorbringen. Sie werden als Aufnahmeorgane für Wasser geschildert. Hierher gehören auch jene Sproßäste bei einer Form, die, an der Bauchseite entspringend, senkrecht in den Boden dringen, mit reduzierten Blättern und reichlichen Haarwurzeln versehen sind. Sie können fast zehnmal so lang werden als die oberirdischen Teile und so Wasser aus verhältnismäßig großer Tiefe holen. Sie ähneln Wurzeln höherer Pflanzen in Gestalt und Funktion. Bei dieser Form ist auch eine „Metamorphose" der Blätter zu beobachten, indem diese nicht der Assimilation, sondern nur dem Schutz des Stammscheitels dienen; funktionell werden sie ersetzt durch

Umbildung von Sprossen. Reduktion der Blätter.

die sogenannten „Paraphyllien“, das sind grüne, einfache oder verzweigte Haare, die am Stamm sitzen, also gewissermaßen vergleichbar sind mit jenen „Pinseln“, die bei manchen Algen als Assimilatoren dienen. Als weitere Organe wären endlich noch die bei vielen Lebermoosen vorkommenden Schleimorgane, Papillen und ähnlichen Gebilde am Lebermooskörper zu nennen, die dem Schutz der Vegetationspunkte dienstbar sind.

Laubmoose.

Die Laubmoose, denen wir uns nunmehr zuwenden, können wir in gedrängterer Darstellung abhandeln, da sie „eintöniger“ als die Lebermoose gebaut sind. Erinnern wir vor allem kurz daran, daß sie typische, mit Spitzenwachstum begabte Stämmchen mit seitlich daran sitzenden, in regelmäßiger akropetaler Folge sich entwickelnden Blättern aufweisen. An Stelle von Wurzeln treten Rhizoiden, welche im Gegensatz zu den einfachen, welche die Lebermoose aufweisen, verzweigt, darum wohl auch als leistungsfähiger infolge ihrer weitergehenden Differenzierung anzusprechen sind.

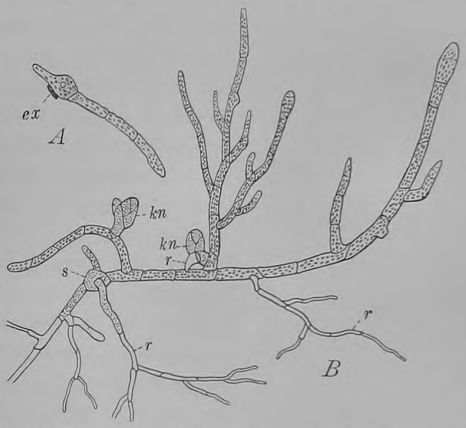



Fig. 23. *A* Auskeimende Laubmoosspore; *ex* äußere Sporenhaut. *B* Der Spore (*s*) entkeimtes Protonema mit Knospen (*kn*) und Haarwurzeln (*r*). Ziemlich stark vergrößert. Aus Schenck nach Müller-Thurgau.

Vorkeim (Protonema).

Lassen wir eine Moosspore auskeimen, so entwickeln sich aus ihr die Moospflänzchen, doch wird zwischen beide ein Gebilde eingeschoben, das zwar auch bei den Lebermoosen vorhanden ist, z. B. als thalloses Gebilde, an dem sich die Moospflanze entwickelt, aber bei den meisten Lebermoosen so kümmerlich, daß wir es dort nicht besonders namhaft gemacht haben, der Vorkeim oder das Protonema. Wie der Name sagt, ist das Protonema der Laubmoose in den meisten Fällen ein Faden. Er kriecht unter Spitzenwachstum und Verzweigung auf dem Substrat dahin, in anderen Fällen ist er auch ein Band oder eine Zellfläche. Das sogenannte Leuchtmoos ist der Vorkeim einer Laubmoosart. An ihm bilden sich in großer Zahl Knospen, deren jede die Anlage eines Moospflänzchens ist; während diese in den typischen Fällen vieljährige oder perennierende Gebilde sind, geht der Vorkeim meist früh zugrunde. Doch kann das Verhältnis auch umgekehrt, die Moospflanze hinfällig, der Vorkeim aber ausdauernd und reich gegliedert sein in rhizomartige Teile, Assimilatoren und Haftorgane. Man hat die Meinung ausgesprochen, daß dies letztere, heutigen Tages seltenere Verhältnis das ursprüngliche sei: das Protonema sei der eigentliche vegetative Körper des Mooses, das beblätterte Stämmchen, an dem wir später noch die Geschlechtsorgane nachweisen werden, habe zuerst nur im Dienst der Fortpflanzung

gestanden, und habe sich erst im Lauf der Entwicklung vegetativ kräftiger ausgestaltet. Auch hat man das Protonema als „Jugendform" der Moospflanze bezeichnet und aus seiner Gestalt auf fädige Algen als Vorfahren der Moose schließen wollen. Wie dem auch sei, die Protonemabildung oder, wie wir auch sagen dürfen, die heteroblastische Ontogenie der Moose (vgl. S. 221) hat offenbar die Bedeutung, daß durch sie der Rasenwuchs, der so vielen Moosen eignet, begünstigt wird.

Verzweigung der Laubmoose.



Fig. 24. Das Laubmoos Hylocomium splendens. „Etagenwuchs." In jedem Jahre bildet sich ein erst orthotroper, dann plagiotroper, in einer Ebene verzweigter Sproß aus. Nat. Gr. Nach Goebel.

Wenden wir uns der Moospflanze selbst zu, so sehen wir, daß der Stamm, wie üblich mit Spitzenwachstum begabt, mannigfach verzweigt ist. Die Verzweigung ist auch hier keine axilläre, vielmehr stehen die Seitenzweige unter je einem Blatt. Schlafende Augen, d. h. vorgebildete Anlagen für Seitenäste, die zunächst ruhen, finden sich hier gleichfalls. Bei rasenwüchsigen Moosen stellen sich die Seitenzweige alsbald in die Richtung der Hauptachse und indem mit fortschreitendem Wachstum die basalen Partien jeder Pflanze absterben, gehen aus einer Pflanze endlich deren eine ganze Anzahl hervor. So sind diese rasenbildenden Moose Pflanzen mit Wandervermögen und zwar „vertikalem Wandervermögen". Sehr häufig ist ferner die Erscheinung, daß die Seitenzweige sich in eine Ebene ordnen und so bilaterale, gefiederte Sproßsysteme zuwege kommen, die vielfach gleichzeitig plagiotrop sind. Auch Baumformen können Moose imitieren. So kann ein Sproß zunächst ohne wesentliche Verzweigung orthotrop wachsen, sich sodann umbiegen und Seitenzweige bilden, die sich in einer horizontalen Ebene ausbreiten. Im nächsten Jahr kann auf diesem Sproß an seiner Biegungsstelle ein weiterer, ganz gleich gebildeter Sproß sich erheben und indem sich das mehrfach wiederholt, erhalten wir kleine Modelle jener Etagenbäume, wie wir sie in den Tropen in vollendeter Ausbildung antreffen (Fig. 24). In anderen Fällen kann die Bäumchenform dadurch zustande kommen, daß ein Hauptsproß orthotrop wächst und plagiotrope Seitensprosse bildet.

Erwähnt sei noch, daß Moosstämmchen und Zweige auch ihre Funktion, die darin besteht, daß sie Blätter tragen sollen, erweitern und in den Dienst der Wasserleitung treten können; so schlagen sich bei Torfmoosen Seitenzweige am Hauptstamm herab und sorgen für kapillaren Hub von Wasser.

Laubmoosblatt.

Die Blätter der Laubmoose sind von der allbekannten Gestalt. Meist findet sich im Gegensatz zu den Lebermoosblättern ein Mittelnerv. Oft kann man den den Stamm umfassenden Teil als Scheide von der Blattfläche unterscheiden. Bei einer Gattung bestehen die Blätter wesentlich nur aus einem Scheidenteil, welchem ein Flügel vertikal aufsitzt. Hier zeigt sich also ganz dieselbe Blattgestalt, welche uns die Schwertlilie in ihren „reitenden" Blättern

zeigt, gewiß eine schöne Konvergenzerscheinung. Die Blätter stehen ursprünglich in drei Reihen am Stengel; doch wird diese Stellung durch nachträgliche Verschiebungen fast stets verändert. Wenige Moose haben Blattstellung nach $^1/_2$, deren Sprosse sind also infolge davon bilateral oder richtiger dorsiventral, da die Blätter assymetrisch sind und auf einer Seite, der Rückenseite, den Stamm weiter umgreifen als auf der anderen. Auch bei Moosen, deren Blätter ursprünglich nach $^1/_3$ stehen, findet sich vielfach durch Verschiebung der Blätter in eine Ebene Dorsiventralität. Dasselbe wird erreicht durch sogenannte „Anisophyllie", indem die Blätter, die rechts und links stehen, größer werden als die, welche nach vorn und hinten fallen. Anisophyllie.



Fig. 25. Das Laubmoos Mnium undulatum. „Orthotroper Sproß, der mit einem rosettenförmigen Antheridienstand abgeschlossen hat. Unterhalb desselben sind drei vegetative, von Anfang an plagiotrope Seitensprosse entstanden." Nat. Gr. Nach GOEBEL.

Einen sehr eigenartigen, gleichfalls durch Anisophyllie bedingten Fall von dorsiventraler Ausbildung hat man bei einem Moos beschrieben: hier stehen die Blätter in drei Längsreihen, die der einen und zwar der Bauchseite sind klein, die der beiden anderen aber groß und decken sich mit ihren Rändern, kurz, das fragliche Moos ahmt nach allen Regeln der Kunst eines jener oben geschilderten Lebermoose nach, bei welchen ebenfalls zwei Reihen Rücken- und eine Reihe Bauchblätter sich uns zeigen, eine ganz merkwürdige Konvergenzerscheinung. Der Faktor, welcher die Dorsiventralität bestimmt, ist das Licht, indem die stärker beleuchtete Seite Oberseite wird. Durch Änderung der Beleuchtungsrichtung kann man andere Flanken zur Oberseite machen, derartige Änderungen gelingen bei den einen Formen leichter, bei den anderen schwerer. Manchmal gelingt bloß eine völlige Umkehrung der Dorsiventralität; in anderen Fällen kann auch eine bisherige Seitenflanke zur Ober- oder Unterseite gemacht werden.

Auch sogenannte Heterophyllie findet sich bei Laubmoosen. So sind die ersten Blätter jener oben genannten Art, deren Blätter wir mit Schwertlilienblättern verglichen, normal und abweichend von den Folgeblättern gebaut. In anderen Fällen findet sich ebenfalls die Erscheinung, daß die Blätter unten und oben am Stengel anders ausgebildet sind als die gewöhnlichen Laubblätter. Man spricht dann von Nieder-, bzw. Hochblättern. Heterophyllie bei Laubmoosen.

Wie bei den Lebermoosen, dienen auch bei den Laubmoosen die Blätter nicht lediglich der Assimilation, sondern sind in mannigfacher Weise ausgebildet und angeordnet, um Wasser zwischen sich festzuhalten und dann durch die Stengeloberfläche dem Innern der Pflanze zuzuführen. Wassersäcke finden wir hier allerdings nicht. Die „Glashaare", in welche die Blätter von Moosen an trockenen Standorten auslaufen, werden wohl als Wasserspeicher aufgefaßt. Auch drehen sie sich beim Austrocknen schopfartig Glashaare.

um den Vegetationspunkt und schützen denselben vor Austrocknung. Wachsen die Moose an feuchten Orten, so gehen ihnen die Glashaare ab.

Generationswechsel der Moose.

Ehe wir zu den Farnkräutern und höheren Pflanzen übergehen, müssen wir nun hier eine kleine Einschaltung über Fortpflanzung und Generationswechsel der Moose machen. Es wird dem Leser nicht entgangen sein, daß wir soeben die Organe der Moospflanzen nur unvollständig geschildert haben; denn wer kennt nicht von fast jedem Spaziergang her die Mooskapseln, von denen nicht die Rede gewesen ist? Welche Stelle nehmen diese Kapseln im Entwicklungsgang der Moose ein?

Geschlechtsorgane der Moose.

Knüpfen wir an eine allbekannte Erscheinung bei den Laubmoosen an! An der Spitze der Sprosse der Moospflanze beobachten wir häufig ein kleines knospen- oder auch schüsselförmiges Gebilde (Fig. 25). Es beschließt bei den einen Moosarten das Wachstum des Hauptsprosses, bei den andern sitzt es an der Spitze kleiner Seitenzweige, während der Hauptsproß ein unbegrenztes Längenwachstum hat. Diese Gebilde führen an ihrem Grund die Geschlechtsorgane der Moose, die den Sproßscheitel krönen (Fig. 26). Wir treffen einmal die männlichen Geschlechtsorgane, wie bei Algen und Pilzen Antheridien genannt, hier eiförmige Gewebekörper, die im Innern zahllose männliche Geschlechtszellen oder Spermatozoiden bilden, welche bei der Reife aus der Antheridiumspitze austreten und in Tau- oder Regentropfen umherschwärmen. Außer ihnen finden sich weibliche Geschlechtsorgane, hier nicht Oogonien wie bei den Thallophyten, sondern Archegonien genannt und mit diesem besonderen Namen belegt wegen ihrer eigenartigen Gestalt. Es sind flaschenförmige Gebilde, die in ihrem Bauchteil die Eizelle enthalten, während der Halsteil bei der Befruchtung als Zugangsweg für die Spermatozoiden dient. Diese Archegonien sind zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Moose von großer Bedeutung: Nicht nur bei ihnen, sondern auch bei den Farnen und den nacktsamigen Blütenpflanzen besitzen die weiblichen Geschlechtsorgane die Form von solchen Archegonien, weswegen man die genannten Gewächse auch unter dem treffenden Namen: Archegoniaten zusammenfaßt. Bei den Fruchtknotenpflanzen sind Archegonien nur noch in stark reduziertem Zustand nachweisbar. — Kehren wir zu den Moosen zurück, so finden wir nun Antheridien und Archegonien entweder nebeneinander in demselben Stande vor, dann ist dieses ein zwittriges Gebilde, oder aber in verschiedenen Ständen auf ein und derselben Pflanze, welche dann als einhäusig zu bezeichnen ist, endlich gibt es auch zweihäusige Moose. Sind Antheridien- und Archegonienstände getrennt, so sind sie nicht selten durch Unterschiede

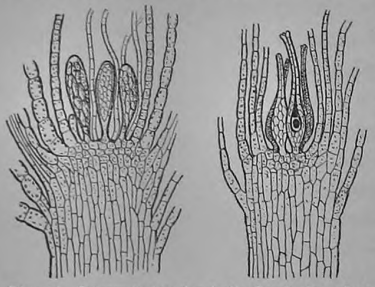


Fig. 26. Längsschnitte durch die Sproßspitze eines männlichen Laubmoospflänzchens mit Antheridienstand (links) und eines weiblichen Laubmoospflänzchens mit Archegonienstand (rechts). Vergr. Aus Giesenhagen nach Sachs.

in der äußeren Gestalt zu unterscheiden, die weiblichen können z. B. knospen-, die männlichen becherförmig sein. Da die Blätter, welche die Geschlechtsorgane umhüllen, nicht selten von den gewöhnlichen Blättern abweichen — bei dem bekannten Widerthonmoos sind die Hüllblätter der Antheridien rot, um nur dies Beispiel zu nennen, zeigen solche Stände oft eine äußerliche Ähnlichkeit mit Blüten und werden auch unrichtigerweise häufig geradezu als Moosblüten bezeichnet — warum das unzulässig ist, wird aus späteren Ausführungen erhellen. —

Sporogon der Laubmoose.

Ist nun die Eizelle durch eines der in den Hals eingedrungenen Spermatozoiden befruchtet, so umhäutet sie sich in der üblichen Weise und wächst dann heran zu der bekannten gestielten Mooskapsel. Ist diese fertig ausgebildet, so sehen wir auf ihrer Spitze ein kleines Mützchen sitzen, das ist die Wandung des bei der Streckung der Kapsel emporgehobenen Archegoniums. Nehmen wir die Mütze ab, so sehen wir oben auf der Kapsel einen Deckel, mittels dessen sie sich, wenn sie reif ist, öffnet. Der Rand der geöffneten Kapsel zeigt einen zierlichen Randbesatz aus Zähnen. Im Innern der Kapsel erblicken wir dann, ohne ihren Bau weiter zu studieren, ein braunes Pulver, das sind Sporen, also ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen. So verstehen wir, warum die Wissenschaft der gestielten Kapsel den Namen „Sporogon des Mooses“ gegeben hat. Die Sporen gelangen, wenn sie reif sind, durch die Öffnung ins Freie, wobei jene eben erwähnten Zähne Bewegungen ausführen, indem sie die Kapselmündung bald öffnen, bald schließen und so für ein allmähliches Ausstreuen der Sporen sorgen. Beobachten wir die Sporen weiter, so sehen wir, daß sie an günstigen Stellen wiederum auskeimen und einem Protonema den Ursprung geben, welches, wie wir oben sahen, Moospflänzchen hervorbringt; diese tragen dann nach einiger Zeit wieder Antheridien und Archegonienstände, womit der Entwicklungszyklus geschlossen ist. Dieser verläuft also in zwei Generationen, einer geschlechtlichen, dem sog. Gametophyten, das ist das Moospflänzchen, welches die Geschlechtsorgane trägt, und einer ungeschlechtlichen, dem Sporophyten, Sporogonium, welches die Sporen produziert, und beide wechseln regelmäßig miteinander ab. Daß es sich um zwei „Generationen“ handelt, wäre allerdings noch einleuchtender, wenn der Sporophyt selbständig lebte und nicht auf dem Gametophyten darauf säße, ähnlich wie die Mistel auf ihrem Wirt. —

Bibliothek des Königl. Gymnasiums Beuthen O/S.

Generationswechsel bei *Marchantia*.

In gleicher Weise verläuft der Generationswechsel auch bei andern Moosen. Betrachten wir noch zur Ergänzung ein Lebermoos, *Marchantia*, so sehen wir, wie dorsiventrale Zweige des Thallus von stielartiger Ausbildung orthotrop in die Höhe wachsen, um an ihrer Spitze entweder Antheridien — oder Archegonienstände zu bilden, je nachdem wir eine männliche oder weibliche Pflanze dieses zweihäusigen Lebermooses vor uns haben (Fig. 19). Die Antheridiumstände stellen Scheiben vor, in deren Oberseite zahlreiche Antheridien eingesenkt sind. Bringt man darauf einen Tropfen klares Wasser, so trübt er sich sofort dadurch, daß massenhaft Spermatozoiden austreten und in dem Wasser umherschwärmen; hier haben wir also einmal Gelegenheit, mit bloßem

Auge männliche Geschlechtszellen, allerdings nicht einzeln, sondern nur in großer Zahl versammelt, zu beobachten. Die Archegonienstände enden mit Schirmchen, und unten an den Strahlen der Schirme sitzen reihenweise die Archegonien. Werden die Eier in diesen befruchtet, so wachsen sie zu Sporogonien aus, das sind hier ovale, mäßig lang gestielte Kapseln, die sich bei der Reife öffnen, um die Sporenmasse zu entlassen. Die Sporen keimen dann wieder zu dem bekannten Marchantiathallus aus. Also haben wir auch hier wieder die regelmäßige Abwechslung eines Gametophyten, das ist der Thallus samt seinen Ventralschuppen, Rhizoiden und Archegonium-, bzw. Antheridiumständen, mit einem Sporophyten, dem Sporogon. — Man vergleiche auch die Sporogonien auf den Fig. 20, 21, 24.

Brutkörper bei Moosen.

Neben den soeben behandelten geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, durch deren regelmäßige Alternanz der Generationswechsel zuwege kommt, bilden die Moose und zwar der Gametophyt noch besondere ungeschlechtliche Vermehrungsorgane, sog. Brutkörper von der mannigfachsten Gestalt aus, die mit jenem Wechsel nichts zu tun haben, lediglich eine Vermehrung des Gametophyten und eine Verlängerung von dessen Vegetation zur Folge haben. Von den Brutknospen auf der Oberseite des Marchantiathallus war schon die Rede. Bei kormophytisch gegliederten Lebermoosen kann z. B. der Blattrand Auswüchse zeigen, die zu thallusartigen Scheiben heranwachsen, welche sich vom Blattrand loslösen, verbreitet werden und an günstigen Orten neue, kormophytische Pflänzchen aus sich heraussprossen lassen. Ebenso wie bei der Keimung der Sporen dieser Formen zuerst ein thallusartiger Vorkeim entsteht, an dem sich dann die fertigen Pflanzen ausbilden, zeigt sich also auch bei der eben geschilderten vegetativen Vermehrung eine heteroblastische Entwicklung. Goebel führt aus, daß die Bildung massenhafter Brutkörper zur Verbreitung über größere Areale, sodann zur Besiedelung der Blätter höherer Pflanzen befähigt, d. h. zum epiphyllen Leben, das diesen Formen vielfach eigentümlich ist. Auch bei den Laubmoosen finden sich derartige Brutkörper in mannigfachster Ausbildung, als sproßbürtige oder blattbürtige Gebilde oder als Auswüchse des Protonemas oder der Rhizoiden. Auch in Ständen, die z. B. den Antheridiumständen äußerlich durchaus gleichen können, sieht man scheibenförmige Brutknospen an Stelle der Geschlechtsorgane sich entwickeln. Auch zerbrechen Stämmchen und Blätter sehr leicht, die Bruchstücke geben neuen Pflanzen den Ursprung. Im übrigen kann auf die Regenerationsfähigkeit des Gametophyten und Sporophyten der Moose, an welche sich außerordentlich wichtige theoretische Probleme knüpfen, nicht eingegangen werden. — Solche außerhalb des Generationswechsels fallende ungeschlechtliche Vermehrungsorgane sind uns nicht neu. Hatten wir doch bei dem kurzen Ausblick auf den Algengenerationswechsel schon betont, daß auch bei diesen ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen außerhalb und unabhängig vom Generationswechsel vorkommen und z. B. die *Vaucheria*-schwärmsporen als Beispiele dafür genannt — neben ungeschlechtlichen

Sporen, die regelmäßig mit Geschlechtsorganen alternieren, wie die ungeschlechtlichen Sporen (Tetrasporen) der Rotalgen.

Auch darin gleicht der Generationswechsel der Moose dem der Algen (und anderer Pflanzen), daß das Verhältnis der Entwicklungshöhe der Vegetationsorgane beider Generationen keineswegs konstant zu sein braucht. Ist zwar bei den Moosen der Gametophyt dem Sporophyten an Entwicklungshöhe durchweg überlegen, so haben wir doch eine Familie, bei welcher das Verhältnis deutlich zugunsten des Sporophyten verschoben ist, die Familie der Anthocerotaceen. Hier ist der Gametophyt in Form eines äußerlich einfach gebauten Thallus entwickelt, der Sporophyt aber insofern im Vergleich zu dem der anderen Moose gefördert, als das Sporogon seine Sporen nicht alle gleichzeitig reift, sondern eine längere Zeit dauernde Weiterentwicklung an seinem Grunde zeigt. Diese Förderung des Sporophyten deutet schon die Richtung an, nach welcher sich das Verhältnis des Sporophyten zum Gametophyten bei den höheren Pflanzen verschiebt: *Anthoceros.*

Das wird sofort klar, sobald wir den Generationswechsel der Farnpflanzen kennen lernen, den wir nunmehr, um den Zusammenhang nicht zu unterbrechen, gleich im Anschluß an den der Moose behandeln wollen; wir können das tun, ehe wir Farnwurzel und Farnsproß betrachtet haben, weil diese ja in ihren Grundzügen auch jedem Nichtbotaniker geläufig sind. Wir nehmen den Wedel eines gewöhnlichen Farnkrautes (Fig. 27) zur Hand, um uns sofort davon zu überzeugen, daß dieser auf seiner Unterseite kleine braune Gebilde trägt, die in rundlichen oder strichförmigen Häufchen zusammengelagert sind, entweder unbedeckt oder bei anderen Arten durch ein kleines Häutchen geschützt oder auch bei wiederum anderen Arten unter dem über sie umgerollten Wedelrand verborgen. Jene braunen Gebilde nun sind Sporangien, die als gestielte Kapseln zu einem sog. Sorus vereint sind, in ihrem Innern, führen sie ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Sporen, die durch einen besonderen Öffnungsmechanismus der Sporangien, der uns hier nicht weiter beschäftigen soll, aus den Sporangien frei werden. Es sind unbewegliche einzellige Gebilde, die den gleichnamigen Zellen bei den Moosen vollständig entsprechen. Analoges würden wir nun auch bei anders organisierten Farnpflanzen finden. Während aber in den eben genannten Fällen die ganzen Wedel Sporangien tragen können, würden wir die Sporangien bei der Natterzunge, Mondraute (Fig. 28), beim Königsfarn u. a. auf besonderen Blattabschnitten beobachten. Beim Straußfarn, das wissen wir von früher, sind

Generationswechsel der Farnkräuter.



Fig. 27. Das Farnkraut Scolopendrium vulgare, die Hirschzunge. Auf der Rückseite der Wedel die strichförmigen Sori. 1/6 der nat. Gr. Nach Schenck.



Fig. 28. Die Mondraute, Botrychium lunaria. Im oberen Teil des Blattstiels entspringt der fertile, fiederig verzweigte Blattabschnitt. Vergr. 3/8 Nach Schenck.

die fertilen Wedel, welche Sporangien tragen, die Sporophylle, sogar von den nicht Sporangientragenden, den sterilen Trophophyllen verschieden. Gleiches gilt vom Schachtelhalm, bei welchem die schildförmigen Sporophylle, die auf ihrer Unterseite eine ganze Zahl von Sporangien tragen, zu einem zapfenförmigen Sporophyllstand vereint sind, ferner vom Bärlapp (Fig. 29), bei welchem ebenfalls die Sporophylle zu ähren- oder zapfenförmigen Gebilden vereint, den Sproß abschließen, Sporophylle, die bei der letztgenannten Pflanze in ihrer Achsel nur je ein Sporangium tragen, aus dem wir die Sporen in Form des bekannten Bärlappmehls gewinnen können. Solche Sporophyllstände, das sei gleich hier betont, sind die Vorstufen der Blüten höherer Gewächse und diesen homolog. Wenn wie bei den Sporophyllständen des Schachtelhalms sich unter den Sporophyllen ein Quirl besonders geformter, auch von den Trophophyllen abweichend gebauter, nicht sporangientragender Blätter zeigt, so ist hierin schon die Andeutung einer Blütenhülle zu erblicken. Wir sehen jetzt schon, warum wir die Antheridien und Archegonienstände der Moose nicht als Blüten bezeichnen dürfen, denn Blüten entsprechen den Sporophyllständen, eher wäre es schon erlaubt, das Sporogon der Moose mit der Blüte zu vergleichen und zu homologisieren. —

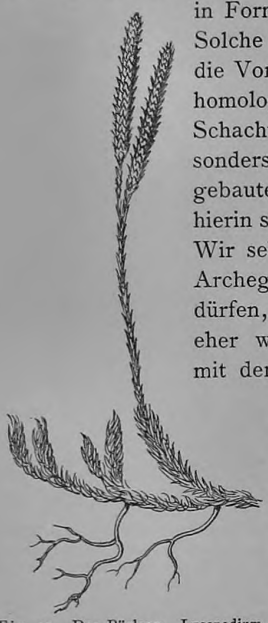


Fig. 29. Der Bärlapp, Lycopodium clavatum. Pflanze mit zwei Sporophyllständen. $^1/_2$ der nat. Gr. Nach Schenck.

Doch wie dem auch sei, jedenfalls sehen wir, daß bei allen Farnen die große Pflanze mit Wurzel, Stamm und Blättern den Sporophyt darstellt und dem Moossporogonium homolog ist. Wie sieht nun der Gametophyt aus? Um ihn zu beobachten, gehen wir ebenso vor, wie bei den Moosen und säen Sporen, die wir den Sporangien entnehmen, auf feuchten Torf oder ein anderes geeignetes Substrat aus. Der Laie möchte glauben, es werde sich aus der Spore alsbald wieder die Farnpflanze entwickeln, dem ist aber nicht so, vielmehr gibt sie erst dem Gametophyten, der bei den Farnpflanzen auch mit dem besonderen Namen „Prothallium“ belegt wird, und Antheridien und Archegonien trägt, den Ursprung; erst aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums des Gametophyten, entwickelt sich wieder die Farnpflanze, der Sporophyt. Bei den gewöhnlichen Farnen, z. B. dem Schildfarn, ist der der Spore entkeimende Gametophyt, ein kleines grünes herzförmiges Blättchen, das auf seiner, dem dunkeln Untergrund zugewendeten Seite Rhizoiden, außerdem Antheridien und Archegonien trägt. Bei den Schachtelhalmen sind die Gametophyten verzweigte, grüne zweihäusige Gebilde, die einen Archegonien, die andern, welche etwas verschieden gestaltet sind, Antheridien tragend. Bei der Natterzunge sind es unterirdisch lebende, chlorophyllfreie, kleine Knollen, bei den Bärlappgewächsen können sie ähnlich geformt sein, sind übrigens von verschiedener

Gestalt, teilweise halb oberirdisch und halb unterirdisch lebend. Wie sie im einzelnen auch ausgestaltet sein mögen, stets findet Befruchtung der in ihren Archegonien gebildeten Eizelle durch die beweglichen Spermatozoiden statt und die befruchtete Eizelle, Keimzelle genannt, entwickelt sich zu einem Keimling, der seine ersten Entwicklungsstadien an oder in dem Gametophyten, von diesem ernährt, durchmacht, um sich dann aber bald von ihm zu emanzipieren und zu der staatlichen Farnpflanze heranzuwachsen, die endlich wieder zur Bildung von Sporangien und Sporen schreitet. So verläuft denn hier der Generationswechsel derart, daß der Laie meist nur den Sporophyten kennt, während der Gametophyt sich meist seiner Aufmerksamkeit entzieht; die enorme Förderung des Sporophyten im Vergleich zu dem der Moose ist ganz unverkennbar. — Die eben behandelten Farnpflanzen sind sämtlich „homospor", d. h. alle Sporen sind gleichgestaltet; die Fortpflanzungsverhältnisse bei den verschiedensporigen, heterosporen Farnen sollen später behandelt werden. Hier sei nur noch folgendes gesagt: Schreiten wir noch höher im Pflanzenreich, so beobachten wir, daß der Gametophyt mehr und mehr reduziert wird, um schließlich für das Laienauge vollständig zu verschwinden und schließlich ganz Beute des mikroskopierenden Botanikers zu werden, eine Reduktion des an das Wasserleben angepaßten Gametophyten, die, wie Wettstein ausgeführt hat, mit der immer weiter fortschreitenden Anpassung der Pflanzen an terrestrisches Leben zu erklären ist.

Aus zweierlei Gründen ist dieser Ausblick auf den Generationswechsel für uns unerläßlich: wir müssen einmal darauf hinweisen, daß wir in den verschiedenen Gruppen des Pflanzenreichs unsere organographischen Diskussionen in erster Linie an diejenigen Gestaltungen anknüpfen, die der äußerlichen Betrachtungsweise am besten zugänglich sind, gleichgültig, ob sie der sporophytischen oder der gametophytischen Generation angehören. Bei *Fucus* war es der Sporophyt, an dem wir organographische Tatsachen, Verzweigungsweise, flächenartige Verbreiterung der Achsen, Ausbildung besonderer Organe wie Schwimmblasen usw. erörterten. Bei anderen Algen, deren beide Generationen gleich ausschauen, ist es auch gleichgültig, welche Generation wir für unsere Fragen heranziehen. Bei den Moosen, deren Gametophyt weiter ausgebildet ist als der Sporophyt, haben wir unsere Probleme erörtert, indem wir wesentlich den ersten vor Augen hatten; freilich, so müssen wir der Vollständigkeit halber sagen, bietet auch der Sporophyt hier mancherlei Probleme für die Organographie. — Ausgestaltungen, die durch die Funktion verständlich werden, so das Emporheben der Sporenkapsel auf langen Stielen behufs leichter Verbreitung der Sporen, fällt ja bei flüchtigster Betrachtung schon auf. Bei den Farnen und Blütenpflanzen wird es umgekehrt der Sporophyt sein, dem wir unsere hauptsächliche Aufmerksamkeit zuwenden werden; der reduzierte Gametophyt wäre organographischer Behandlung, soweit sie darauf verzichtet, einen Einblick ins Innere der Natur zu tun, lediglich bei bestimmten Farnen zugänglich, würde allerdings auch hier gute Objekte zur weiteren Illustration der von uns bereits aus der Betrachtung anderweitiger Pflanzen

abgeleiteten Regeln der Gestaltung bieten: Wenn er, wie schon kurz erwähnt, etwa beim Schildfarn ein kleines grünes, dem Substrat oberflächlich angeschmiegtes Blättchen ist, so würde diese flächenartige Ausbildung damit zu verstehen sein, daß er als kohlensäureassimilierendes Gebilde aufs Licht angewiesen ist. Er ist dorsiventral und bildet stets auf der dem Licht abgewandten Bauchseite Wurzelhaare und Geschlechtsorgane, erstere darum an dieser Stelle, weil die dunkle Seite diejenige ist, auf welcher die Haarwurzeln das Substrat, in das sie eindringen, finden, letztere darum, weil sie bei der Befruchtung auf Wasser angewiesen sind und dies ebenfalls auf der Unterseite leichter antreffen werden. So ist der dorsiventrale Bau biologisch jederzeit verständlich, wenn auch nicht erklärt, und wir begreifen auch, daß die Dorsiventralität durch Licht induziert wird; sie ist, wie schon kurz erwähnt, hier auch durch Veränderung der Beleuchtungsrichtung jederzeit umkehrbar. Wenn wir andererseits hören, daß der Gametophyt bei anderen Farnen wie bestimmten Bärlappgewächsen langlebig ist und unterirdisch wächst, so wird es uns nicht wundern zu beobachten, daß er hier nicht flächenartig, sondern voluminös als kleine, rübenförmige Knolle ausgebildet ist.

Sind die Blätter der Moose, Farne und Blütenpflanzen homologe Gebilde?

Nun kommen wir zum zweiten Grund, der den Morphologen zwingt, nicht achtlos an der Erscheinung des Generationswechsels vorbeizugehen: es ist Hofmeisters große vielgerühmte Tat, zuerst den Generationswechsel entdeckt und damit, schon ehe die Gesichtspunkte der Deszendenztheorie durchgedrungen waren, im Jahre 1851 die Verwandtschaft der großen Gruppen des Pflanzenreichs klargelegt zu haben: Die verschiedenen Entwicklungsstadien der verschiedenen Pflanzen entsprechen einander, die geschlechtliche Generation der einen Pflanze der gleichen einer anderen, die ungeschlechtliche Generation einer Pflanze nicht minder der ungeschlechtlichen einer anderen, die Generationen sind einander homolog. Diesen Ausdruck können wir auch etwas konkreter fassen und sagen: die Organe, welche die Generationen aufbauen, sind einander homolog.

Nun haben wir gehört, daß die beblätterte Achse des Mooses und die der höheren Pflanzen, Farne und Blütenpflanzen nicht derselben Generation angehören. Dürfen wir sie gleichwohl als homolog bezeichnen, dürfen wir Achse und Blatt bei Moosen und höheren Gewächsen als homologe Organe betrachten?

Offenbar nicht; man wird sagen müssen, daß trotz großer Ähnlichkeit Achse und Blatt der Moose und höheren Pflanzen tatsächlich nicht homolog sind, sondern nur Konvergenzerscheinungen. Ein verdienter Morphologe, Bower hat in Konsequenz der Erkenntnis, daß nicht das Moosstämmchen, sondern der Sporophyt der Moose dem beblätterten Stamm der Farne und Blütenpflanzen homolog ist, die Meinung ausgesprochen, daß der Stiel der Mooskapsel dasjenige Gebilde sei, welches man der Achse der Farne und Blütenpflanzen gleichzusetzen habe und daß die Blätter der letzteren Anhängsel seien, die sekundär an der ursprünglich blattlosen Achse sich ausgebildet hätten.

Wir wollen hier diese Fragen nicht weiter verfolgen; nur noch darauf hinweisen, daß auch für den, welcher die Homologie zwischen Moos- und

Farn- bzw. Blütenpflanzenblättern ablehnt, die außerordentliche morphologische Ähnlichkeit und die Übereinstimmung in der Ontogenie, die regelmäßige akropetale Anlage am Vegetationspunkt, die wir bei ihnen allen finden, ihre „Organisationshomologie", wie wir mit Goebel sagten, sehr auffallend bleiben muß und jedenfalls dazu führt, von „Blättern" sowohl bei Moosen als auch bei höheren Pflanzen zu reden. Dies um so mehr, als man sonst vielleicht gezwungen wäre, auch die Blätter innerhalb anderer Pflanzengruppen mit verschiedenen Namen zu belegen, denn Wettstein vertritt die Meinung, daß die Blätter der Farnpflanzen nicht alle miteinander homolog seien, so das Blatt des Bärlapps nicht mit dem Wedel eines Adlerfarns oder anderen Farnkrautes.

Wer aber nicht umhin kann, unter den Begriff „Blatt" schlechterdings nur homologe Gebilde zu subsummieren, wird sich derart helfen müssen, daß er bei Moosen und bei anderen Pflanzen, wo die Homologie mit den Blättern der Blütenpflanzen nicht über allen Zweifel erhaben ist, von flächenförmig verbreiterten Assimilatoren spricht und so diejenige Bezeichnung verwendet, die sich bei Algen schon gut eingebürgert hat.

Farnpflanzen und Blütenpflanzen.

Wenn wir nun im folgenden die Morphologie sämtlicher den Moosen nach oben im Pflanzenreich folgender Gewächse gemeinsam abhandeln, so hat das darin seinen Grund und eine gewisse Berechtigung, daß bei ihnen die Gestaltungsvorgänge fester umrissenen Regeln folgen als bei den Thallophyten und Moosen; haben wir doch bei ihnen den Sproß des Sporophyten stets nach Kormophytenart in Achse und Blatt gesondert, wenn wir absehen von gewissen reduzierten Formen, wie Parasiten und Saprophyten, bei denen wir die Rückbildung des Körpers uns stets mit dem Lebenswandel erklären können, und sind sie doch alle durch den Besitz echter Wurzeln — wieder mit Ausnahme bestimmter biologisch angepaßter Formen — vor Moosen und Thallophyten ausgezeichnet. Von der gametophytischen Generation müssen wir im folgenden unter Hinweis auf die wenigen Bemerkungen, die wir oben über sie gebracht haben, abstrahieren.

Einteilung der Farn- und Blütenpflanzen.

Es sind also zunächst die Farnpflanzen, um die es sich im folgenden handelt, diejenigen Gewächse, die früher allgemein als „Gefäßkryptogamen" den Thallophyten und Moosen, den „Zellkryptogamen" gegenübergestellt wurden, so genannt, weil in ihrem anatomischen Aufbau Gefäßbündel auftreten und für zureichende Leitung von Nährstoffen durch den im Vergleich mit den Moosen oft mächtig entwickelten Körper sorgen. An die Farne schließen sich dann an die Blütenpflanzen, Samenpflanzen oder Phanerogamen, die wir gliedern in nacktsamige (Gymnospermen), wie Nadelhölzer und Verwandte, und in bedecktsamige oder Fruchtknotenpflanzen (Angiospermen), welche wir als die am höchsten organisierten Gewächse zu betrachten haben.

Die Farnpflanzen werden, wie wir oben hörten, wiederum in verschiedene Gruppen eingeteilt, die Farnkräuter im engeren Sinn, die Bärlappgewächse, die Schachtelhalme usw. Aus bestimmten Farnkräutern oder Ahnen gewisser

heutiger Farnkräuter haben sich die Samenpflanzen, zunächst die einfachsten Gymnospermen entwickelt; fossile Zwischenglieder zwischen beiden sind gefunden, die Pteridospermen der Karbonzeit, deren Namen andeuten soll, daß sie mit den Farnen die wedelähnlichen Trophosporophylle, mit den Phanerogamen den Besitz von Samen gemeinsam haben. — Und aus Gymnospermen oder, vorsichtiger gesagt, aus einem gymnospermen „Typus" müssen dann die Fruchtknotenpflanzen hervorgegangen sein. Der Weg ist aber wegen des Mangels an fossilen Übergangsformen nicht klar, und wir begnügen uns daher hier daran zu erinnern, daß die Angiospermen ihrerseits zerlegt werden in die Dikotylen, genannt nach der Zweizahl der Keimblätter, und in die Monokotylen, die ein Keimblatt am Embryo zeigen. Wir hätten hiermit die wichtigsten Gruppen genannt, deren Namen uns später bei den organographischen Betrachtungen wieder begegnen. Nun noch ein Wort über den Anschluß der Farne und damit auch der Phanerogamen, nach unten an die früher behandelten Gewächse.

Ableitung der Farn- und Blütenpflanzen von den Thallophyten.

Die Farnkräuter zeigen beachtenswerte, gemeinsame Züge mit den Moosen; gleichwohl scheitert der naheliegende Versuch, Moose direkt als Stammväter jener zu betrachten, zumal an der heterogenen Ausbildung der Sporengeneration bei beiden. Vielmehr nimmt man an, daß Moose und Farne aus einer gemeinsamen Wurzel sich nach verschiedenen Seiten entwickelt haben mögen, ein kurzer Seitenast endet bei den Moosen, ein längerer führt über die Farne zu den höchst organisierten Pflanzen. Wie nun die gemeinsamen Ahnen von Moosen und Farnen ausgesehen haben mögen, weiß man nicht, man wird aber annehmen, daß sie algenähnlich gewesen sind. Die einen Forscher suchen sie, ohne genaue Angaben über Zwischenformen zu machen, bei denjenigen Algen, welche uns schon die Scheidung des Thallus in rundliche Langtriebe und flächenförmig verbreiterte Kurztriebe zeigen.

Perikaulomtheorie.

Paläophytologische Erwägungen haben aber zu folgenden Anschauungen geführt, die wir hier kurz andeuten, schon aus dem Grund, weil im übrigen die Paläophytologie in unseren Ausführungen ohnehin zu kurz kommt. Potonié stellt sich vor, daß die Ahnen der höheren Pflanzen sich ableiten von algenähnlichen Formen, die einen gabelig verzweigten Thallus besaßen, daß sich aus diesem Thallus durch jeweilige Überflügelung des einen Gabelastes Formen ausgebildet haben mögen, die dem Blasentang gleichen oder ähneln, daß derart aus gabeligen Formen solche mit monopodialem Habitus hervorgegangen seien; aus den überflügelten Gabelästen haben sich endlich die Blätter, aus den geförderten aber die Achse entwickelt. So haben wir eine Pflanze mit einem „Urstengel" und „Urblättern". Aus ihr entwickelt sich dann ein Kormophyt mit Stengel und Blättern, indem die Blattbasen gemeinsam am Stengel aufwachsen, so einen Mantel um denselben bildend, ein sogenanntes Perikaulom. So hat schließlich der Stengel in der Mitte Achsen, in der Peripherie aber Blattnatur.

Schon frühere Forscher hatten die Meinung vertreten, daß der sogenannte Stengel nichts genetisch Einheitliches sei. Hofmeister, der „Stengel" und

„Blatt“ als die beiden Grundformen, die den Kormophyten bauen, ansah, glaubte, der Stengel bestehe aus dem eigentlichen Stengel und aus einer Rinde, die gebildet sei aus den Blattbasen, die vom Blattansatz nach untenhin den Stengel umkleiden. Delpino sprach die Meinung aus, der Stengel bestünde aus miteinander verschmolzenen Blattbasen. Die Anschauung Potoniés gründet sich aber, wie gesagt, wesentlich auf paläophytologische Tatsachen und hat auch seitens anderer Paläophytologen Anerkennung gefunden. Die Annahme des allmählichen Schwunds der gabeligen zugunsten der monopodialen Verzweigungsweise, die dieser Anschauung zugrunde liegt, wird gestützt durch den Befund, daß bei Farnpflanzen tatsächlich im Lauf der phylogenetischen Entwicklung die Gabelverzweigung mehr und mehr hinter der seitlichen zurücktritt. Jenes Perikaulom, der Achsenmantel mit Blattnatur, ist bei fossilen Formen nachweisbar, bei welchen die Blattbasen die Stengel berinden, aber auch bei heute noch lebenden Formen wie bei Fichten sind unmittelbar aneinander grenzende Kissen an der Basis der Nadeln, welche den Stengel umrinden, nachweisbar. Ein Vorteil dieser Theorie wird darin erblickt, daß sie keinen wesentlichen Gegensatz zwischen den Gliedern der Kormophyten, zwischen Achse und Blatt konstruiert, sondern beide phylogenetisch auf dieselben Thallusglieder zurückführt. Auch die Wurzel besteht nach ihr nur aus besonderer Umgebung und Aufgaben angepaßten, im übrigen aber den anderen wesensgleichen Thallusgliedern.

Doch lassen wir jetzt diese Frage, welche die Gestalten als Folge einer geschichtlichen Entwicklung zu verstehen sucht, wenden wir uns den Formen der heute lebenden Farne und Samenpflanzen zu, indem wir nach Möglichkeit versuchen, Bau und Funktion miteinander in Beziehung zu setzen. Es wird sich für uns empfehlen, von Jugendstadien auszugehen, da wir an diesen bereits die „Grundorgane“ in mannigfachster Ausgestaltung vorfinden.

Bau des Samens.

Wir nehmen den Samen eines *Ricinus*, sodann einen Bohnensamen, ziehen die Samenschale ab und untersuchen, was uns in der Hand bleibt. Bei der Bohne würden wir finden, daß es sich um ein Gebilde handelt, das wir ohne jede Schwierigkeit als kleines Pflänzchen mit seinen verschiedenen Organen erkennen können. Das Gleiche gilt auch vom Rizinussamen mit dem Unterschied, daß wir hier das Pflänzchen erst aus einem im Verhältnis zu ihm selbst voluminösen Gewebe herauspräparieren müssen. So haben wir denn zwei verschiedene, typische Fälle der Ausbildung des Samens bei zwei Samenpflanzen: bei der Bohne erfüllt das Pflänzchen oder, wie wir lieber sagen wollen, der Keim, der Embryo, das Innere der Samenschale vollständig aus, bei dem Rizinus ist er noch in ein besonderes Gewebe eingeschlossen, und zwar ist dieses das Nährgewebe, welches zur Ernährung des Keimlings dienen soll. Parallel mit diesem Unterschied geht der folgende: Bei Betrachtung des Keims fallen uns besonders zwei gegenständige Blätter auf, die sogenannten Keimblätter oder Kotyledonen; diese sind beim Rizinus blattartig dünn, während sie bei der Bohne dickfleischig erscheinen. Die Stoffe, die bei nährgewebhaltigen Samen im Nährgewebe gestapelt sind, finden sich

Keimblatt. Hypokotyl. Würzelchen. Keimknospe.

bei nährgewebfreien in den Keimblättern; diese sind also als Reservestoffspeicher mit anderer Funktion betraut als grüne Laubblätter und dem entsprechend auch in ihrer Form metamorphosiert. — Ehe wir weiter beobachten, folgern wir aus den bisherigen Befunden, daß wir in unseren beiden Pflanzen Vertreter der Dikotylen, zweikeimblättrige Pflanzen vor uns haben. Hätten wir in ähnlicher Weise den Samen einer Tanne oder Fichte geöffnet, so würden wir nicht zwei, sondern einen ganzen Wirtel von Keimblättern finden. Bei den Monokotylen, Gräsern und Verwandten wäre nur ein Keimblatt im Samen zu beobachten. Doch kehren wir zu unseren Dikotylen zurück. Außer den Keimblättern beobachten wir leicht ein Achsenorgan, das sich von den Keimblättern nach unten erstreckt, das ist das sogenannte hypokotyle Glied, und dieses setzt sich in das Würzelchen fort, welches den Keim nach unten beschließt. So hätten wir denn Achse, Blatt und Wurzel, die drei Grundorgane schon ohne alle Schwierigkeit am Keim aufgefunden. Untersuchen wir nun aber noch den Pol der Pflanze, der dem Wurzelpol entgegengesetzt ist. Zu diesem Zweck klappen wir die Kotyledonen auseinander und finden zwischen ihnen als Fortsetzung des hypokotylen Gliedes nach oben ein Knöspchen, die sogenannte Plumula, d. h. das obere Ende der Achse, an der seitlich die Kotyledonen daransitzen. Diese Spitze ist umhüllt von den Anlagen kleiner Blättchen; bei der Bohne sind diese Blättchen schon recht weit differenziert, wir erkennen ohne Schwierigkeit, daß es sich um zusammengefaltete Bohnenblättchen en miniature handelt, beim Rizinus sind es lediglich kleine seitliche Höcker an der Achse, die wir mit bloßen Augen schwierig erkennen können. Auch die zwischen ihnen liegende kuppenförmige Stammspitze würden wir mit bloßem Auge nicht sehen können.

Verschiedene Ausbildungsweise des Keims.

Bei den Monokotylen, darauf müssen wir zum Verständnis der gleich nachher zu besprechenden Keimungserscheinungen hinweisen, steht das eine Keimblatt nicht seitlich, sondern endständig an der Achsenspitze, sein Grund ist scheidenförmig, und in diese Scheide pflegt die Keimknospe, die hier also seitenständig ist, eingeschlossen zu sein. — Auf die mannigfachen Unterschiede, die der Keim bei verschiedenen anderen Pflanzen zeigt, kann nur flüchtig hingewiesen werden. Die Kotyledonen sind nicht immer in der üblichen Zahl vorhanden. Es gibt Dikotylen, bei denen ein Kotyledon größer ist, als der andere, oder bei welchen nur ein solcher entwickelt ist, letzteres beim Alpenveilchen *(Cyclamen)* u. a.; es gibt Gymnospermen, bei welchen wir nur zwei Keimblätter finden. (Fig. 30.) Was die Gestalt des Keimes angeht, so wird uns schon aufgefallen sein, daß er beim Rizinus gerade gestreckt, bei der Bohne gekrümmt ist, in manchen Fällen ist er spiralförmig eingerollt (Fig. 30), auch die Kotyledonen können die mannigfachste Ausbildung zeigen, flach zusammengelegt, oder in der verschiedensten Weise gefaltet sein. Sodann ist zu erwähnen, daß nicht immer in ihnen die Reservestoffe gespeichert sind, in manchen Fällen dient z. B. das Hypokotyl diesem Zweck, u. a. bei gewissen Monokotylen, so den Laichkräutern, deren Keim dann als großfüßig bezeichnet wird; es liegt hier also eine Metamorphose dieses Organs vor, das

üblicherweise nur die Funktion hat, die Verbindung zwischen Würzelchen und oberen Teilen des Embryo herzustellen, eine Metamorphose, die dasselbe Glied, wie hier schon erwähnt sei, bei anderen Pflanzen schon gleich nach der Keimung und auch noch im erwachsenen Zustand zeigt: beim eben genannten Alpenveilchen ist die jedermann bekannte Knolle das angeschwollene Hypokotyl.

Es sind dann noch Fälle zu erwähnen, in welchen man eine Gliederung des Keims im ruhenden Samen, wie wir sie eben schilderten, nicht beobachten kann, in welchen eine solche Gliederung, bei der sich die Grundformen herausdifferenzieren, vielmehr erst später bei der Keimung und Entwicklung beobachtet wird. Vielleicht die bekanntesten Beispiele bieten die Samen mancher parasitischer Samenpflanzen, z. B. der Sommerwurzarten, wo der Keim nur ein kleiner ungegliederter Gewebekörper ist. Diese Samen keimen nur, falls sie von außen durch einen chemischen Reiz seitens einer Wirtswurzel getroffen werden, von der sie dann sofort auch die nötige Nahrung beziehen können. Ähnliches gilt für Orchideen, für den Fichtenspargel und andere Humus bewohnende Pflanzen. Auch sind Fälle bekannt — so bei bestimmten Monokotylen wie Binsen und Sauergräsern, — daß erst Andeutungen einer Gliederung des Keims im Samen nachweisbar sind. — Einen besonders merkwürdigen Fall werden wir später noch kennen lernen.



Fig. 30. Zwei Samenlängsschnitte. Links der Samen des Lebensbaums, 4 mal vergr., mit geradem Keim. Rechts der Samen des Bilsenkrauts, nach Berg u. Schmidt, 4 mal vergr., mit gekrümmtem Keim. Samenschale schwarz, Nährgewebe gestrichelt, Keim weiß. Aus Karsten

Keimung des Samens.

Weiteres beobachten wir bei der Keimung: Meistens tritt die Wurzel zuerst aus dem Samen aus, um die Verankerung im Boden zu bewerkstelligen, indem sie senkrecht nach unten wächst und Wurzelhaare ausbildet; darauf kommen wir später noch zu sprechen. Hier sei nur erwähnt, daß man in manchen Fällen auch beobachtet, daß die Wurzel nicht kräftig auswächst; in solchen Fällen zeigt sich eine lehrreiche Korrelation zwischen Wurzelwachstum und Wurzelhaarausbildung schon bald nach der Keimung, indem sich am Wurzelhals — so nennt man die Stelle, wo das Hypokotyl in die Wurzel übergeht — besonders kräftige und zahlreiche Wurzelhaare bilden, welche die Funktion der Wurzel für die erste Zeit auf sich nehmen. Zumal bei Wasser- und Sumpfpflanzen, so auch bei insektenfressenden Pflanzen wird dies Verhalten beschrieben.

Hat die Keimwurzel die Samenschale gesprengt und ist sie nach außen gelangt, so folgt ihr zunächst die Keimachse, sodann auch die Keimblätter, falls diese nicht mehr oder minder von der Samenschale eingeschlossen bleiben; der weitere Verlauf der Keimung ist dann ganz wesentlich von dem Verhalten der Keimblätter, deren Ausgestaltung ja auch schon im ruhenden Samen eine so große Rolle spielte, abhängig.

Setzen wir zuerst den Fall, wir beobachten die Keimung eines nährgewebsfreien Samens, am besten einer dikotylen Pflanze, im Erdboden, so ist offenbar der einfachste Fall der, daß die Keimblätter dauernd unterirdisch

Keimung nährgewebsfreier Samen.

bleiben; sie dienen dann lediglich als Reservestoffspeicher und entziehen sich ebenso wie das Hypokotyl nebst der Wurzel unter natürlichen Bedingungen dem Anblick; man redet dann von „hypogäischer" Keimung; über den Boden tritt das Epikotyl, wie wir das Stengelglied über dem Ansatz der Kotyledonen nennen, und hebt so durch sein Wachstum die Keimknospe empor. Wir finden, daß dies Epikotyl oft unterhalb der Keimknospe umgebogen ist, mit der gebogenen Stelle voran den Boden durchbricht und so die zarten Teile der Knospe, die Blättchen und die von ihnen eingeschlossene Stengelspitze unbeschädigt nach sich zieht; auch können die Keimblattstiele, interkalar wachsend, sich nach oben krümmen und so dem Epikotyl das erste Vordringen im Boden nach oben erleichtern.

Hypogäische Keimung.

Die „hypogäische" Keimung kommt z. B. vor bei der Schminkbohne, Roßkastanie, Eiche, ist aber sonst bei Dikotylen selten; viel häufiger ist bei diesen die epigäische Keimung, bei welcher durch Streckung des Hypokotyls die Keimblätter über den Boden gehoben werden. Wie bei der hypogäischen Keimung des Epikotyl, zeigt sich dabei häufig das Hypokotyl unterhalb des Ansatzes der Kotyledonen umgebogen, so diese unbeschädigt aus dem Boden ziehend; in anderen Fällen können aber auch hier wiederum die umgebogenen Stiele der Kotyledonen selbst als „Sturmbock" dienen. Beobachtet man nun die epigäischen Kotyledonen weiter, so sieht man über kurz oder lang einen Funktionswechsel bei ihnen eintreten: sie ergrünen und assimilieren, und zwar kann dieser Funktionswechsel in mehr oder minder vollkommener Weise sich vollziehen. Bei der gewöhnlichen Bohne werden beispielsweise die Kotyledonen zwar grün, verändern sonst aber ihre Gestalt nicht wesentlich und sterben bald unter Verschrumpfung ab; in anderen Fällen aber können die Keimblätter, wenn sie ihre Rolle als Reservestoffspeicher ausgespielt haben, auch gestaltlich derart weiter umgebildet werden, daß sie sich normalen Laubblättern annähern und durch Assimilation der Kohlensäure wesentlich zur Ernährung der Pflanze beitragen. Hier liegt also eine wirkliche gestaltliche und funktionelle ontogenetische Umwandlung eines Organs vor. Das ist, um einige auch sonst sehr oft genannte Beispiele zu nennen, der Fall beim Kürbis und bei den Kreuzblütlern. — Daß nahe verwandte und rücksichtlich der Gestalt der Samen nicht sehr verschiedene Pflanzen gleichwohl sich dadurch unterscheiden, daß sie entweder epi- oder hypogäisch keimen, zeigen zwei schon genannte Pflanzen, die epigäische gemeine Bohne und die hypogäische Schminkbohne; im allgemeinen freilich sind hypogäische Samen durch große, sehr nährstoffreiche Kotyledonen kenntlich. Äußere Einflüsse können natürlich den Verlauf der Keimung beeinflussen. Gelangen bei flacher Aussaat die Kotyledonen der Schminkbohne ans Licht, so können sie ergrünen und in mäßigem Umfang die anderen Blätter durch Assimilation unterstützen.

Epigäische Keimung.

Keimung nährgewebhaltiger Samen.

Bei Dikotylensamen mit Nährgewebe würden wir finden, daß die Kotyledonen dazu dienen, das Nährgewebe auszusaugen, und daß sie nach Ausübung dieser Funktion gleichfalls zu assimilierenden Blättern werden können. Wollen wir aber die Keimung von Samen mit Nährgewebe genauer ver-

folgen, so wenden wir uns am besten den Monokotylensamen zu, die in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle über ein solches verfügen. Auch hier tritt uns besonders die biologische Bedeutung des Keimblattes an seinen während der Keimung zu beobachtenden eigenartigen Umgestaltungen entgegen.

Bei dem keimenden Zwiebelsamen sehen wir beispielsweise das fadenförmige grüne Keimblatt sowohl mit Spitze als auch basalem Ende, also bogenförmig gekrümmt, im Boden stecken; mit seiner Spitze, die übrigens gestaltlich nicht weiter umgewandelt wird, steckt es im Samen und saugt das Nährgewebe aus, am basalen Ende geht es in jenen oben schon erwähnten Scheidenteil über, der sich in Hypokotyl und Wurzel fortsetzt. Ist der Samen ausgesaugt, so streckt sich das Keimblatt gerade, der Samen wird abgestreift und die Spitze stirbt ab und vertrocknet, soweit sie als Saugorgan fungierte. Der übrige Teil des Keimblattes dient weiter der Assimilation, und aus einem Spalt am oberen Ende seines Scheidenteils sehen wir die Plumula herauswachsen, welcher jene Scheide bis dahin als schützende Hülle diente. Während hier das Keimblatt an seiner Spitze und Basis andere Funktionen zu erfüllen hat als in seinen assimilierenden mittleren Partien, haben wir andere Fälle, in welchen es überhaupt nicht ergrünt; auch hier dient die Spitze als Saugorgan, vergrößert sich aber im Samen während der Keimung und wird so seiner Funktion auch gestaltlich besser angepaßt. Die Scheide dient wiederum zur Umhüllung der Knospe, und der zwischen Scheidenteil und saugender Spitze liegende Teil ist hier ein chlorophyllfreies weißliches „Verbindungsstück" zwischen Scheidenteil, Plumula, Hypokotyl und Wurzel einer-, Samenschale mit Nährgewebe andererseits; so bei der in Fig. 31 abgebildeten *Commelina*. Endlich haben wir Fälle, wie den so oft bei der Kokospalme beschriebenen, in welchen das Keimblatt fast ganz im Samen darinstecken bleibt und, während es bei der Keimung als Saugorgan fungiert, so stark heranwächst, daß es endlich den ganzen Samen als schwammiges Gewebe ausfüllt.



Fig. 31. Keimpflanze von Commelina coelestis. Nat. Gr. Aus Warming-Johannsen nach Klebs.

Graskorn. Funktion der Koleoptile.

Halbieren wir ein Graskorn der Länge nach, so sehen wir am unteren Ende den Embryo schräg dem Nährgewebe anliegen und zwar mittels eines als Scutellum (Schildchen) bezeichneten Organs, welches das Keimblatt ist, durch dessen Vermittlung das Nährgewebe entleert wird. An der Keimknospe des Embryo würden wir zunächst zu beobachten haben ein scheidenförmiges Blatt, welches wohl auch als Scheidenteil des Schildchens gedeutet wird. Dies Blattgebilde, auch als Koleoptile benannt, hat einmal dieselbe Funktion, die der Scheidenteil des Keimblattes bei anderen Monokotylen hat, es hüllt die Keimknospe ein, sodann aber, und das ist der Grund, aus dem wir darauf zu sprechen kommen, hat sich gezeigt, daß es ausschließlich oder im bevorzugten Maße den Schwerkraftsreiz und den Lichtreiz aufnimmt und die jeweilige Richtung der Erdschwere oder der Lichtstrahlen einem basal von ihm befindlichen Stengelglied, dem sog. Mesokotyl, übermittelt, das sich daraufhin so krümmt, daß die junge Pflanze in die für sie günstige Richtung im

Raum gelangt. Hier hätten wir also einen Fall, in dem wir ein Blatt als Sinnesorgan der Pflanze bezeichnen könnten.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß bei den wenigen Monokotylen, welche kein Endosperm besitzen, das Keimblatt zuerst als Reservestoffspeicher dient, um sodann der Assimilation sich zu widmen. Daß ferner bei den Gymnospermen die Samen Nährgewebe führen, daß die Keimblätter hier meistens epigäisch sind und daß dann in vielen Fällen sehr schön zu beobachten ist, wie sie zuerst mit ihrer Spitze das Nährgewebe aussaugen, um sich sodann von der leeren Samenschale zu befreien und als zierlicher assimilierender Wirtel zu erscheinen, so bei den Kiefern usw. Eigenartige Keimungserscheinungen bieten Gewächse, welche zu den den Gymnospermen zuzuzählenden Gnetineen gehören: hier treten die Kotyledonen aus dem Samen aus und behufs Entleerung des Nährgewebes wird vom Hypokotyl ein besonderes Gewebe entwickelt, welches jenes durchwuchert und aussaugt. Hier haben wir ein schönes Beispiel für ein „Organ sui generis" und brauchen uns glücklicherweise heutigen Tags den Kopf nicht mehr darüber zu zerbrechen, ob das ein Stamm-, Blatt- oder Wurzelgebilde ist.



Fig. 32. Ein Zweig der Mangrovepflanze Ceriops Roxburghiana mit Früchten und Keimlingen. Nach Karsten.

Viviparie.

Was wir bis jetzt über die Keimungserscheinungen gesagt haben, zeigt so viel, daß wir einmal in den verschiedenen großen Abteilungen der Blütenpflanzen verschiedene Typen haben, die also nötigenfalls auch als systematische Merkmale verwertet werden können, daß wir aber außerdem viele Keimungsbilder sehen, die lediglich Anpassungsmerkmale zeigen, also bei Pflanzen, die sehr nahe verwandt sind, ganz verschieden aussehen können. Solche biologische Keimungstypen, die durch die Qualität des Standortes erklärlich sind, gibt es nun noch so zahlreich wie der Sand am Meer. Wir können sie hier nicht im einzelnen verfolgen, wollen es uns aber doch nicht versagen, noch mit wenigen Worten auf einen solchen Fall hinzuweisen, das ist die sogenannte „Viviparie", die Erscheinung, daß Samen schon keimen, während sie noch am Baume sitzen, eine Erscheinung, die man antrifft bei den so häufig genannten Mangrovepflanzen tropischer Küstengebiete. Schildern wir, G. Karsten folgend, nur einen besonders typischen Fall (Fig. 32): Das Hypokotyl durchbricht die Samenschale, sodann die Wand der noch am Baume hängenden Frucht und kann bis einen Meter Länge erreichen, während die Hauptwurzel zurückgebildet ist; es wird sodann dadurch noch weiter heraus-

geschoben, daß die beiden Kotyledonen, die zu einem sogenannten Kotyledonarkörper, der vorher als Saugorgan diente, verwachsen sind, ebenfalls aus der Frucht heraustreten; sie bilden dann eine Scheide, welche die Keimknospe einschließt. Durch Windstöße wird der Keimling losgelöst, fällt herab und bohrt sich mit dem spitzen Ende des Hypokotyls in den Schlamm ein, um alsbald auszukeimen.

Entwicklung des Farnkrautes am Prothallium.

Über der Keimung der Samen wollen wir aber nicht ganz vergessen, daß zu den Pflanzen, für deren Organographie wir uns augenblicklich zu interessieren haben, auch Nichtsamenpflanzen, nämlich die Farne gehören, und deshalb wenigstens ganz kurz darauf hinweisen, daß wir auch hier an den ersten Stadien des Sporophyten eine ähnliche Gliederung beobachten können wie bei Samenpflanzenkeimlingen. Suchen wir nach Gametophyten unserer Farnkräuter, wie wir sie früher kurz geschildert haben und wie wir sie am feuchten Waldesboden, noch bequemer aber in den Warmhäusern botanischer Gärten antreffen werden, so sehen wir nicht selten an ihnen die Jugendstadien eines Farnkrautes ansitzen. Wir würden an ihnen leicht unterscheiden können die Wurzel, sodann, vielleicht allerdings nicht ganz leicht, den Stammscheitel, endlich aber wieder ohne Schwierigkeit ein Blatt, welches wie alle Farnwedel in der Jugend an der Spitze eingerollt ist. Mit einem besonderen Organ, dem sogenannten Fuße — wiederum einem „Organ sui generis“ — sitzt das Farnpflänzchen in dem Gametophyten darin; durch diesen Fuß bezieht es in der ersten Zeit Nahrung. Sehr bald aber wird es selbständig und wächst sodann zu dem allbekannten Farnkraut heran.

Keimung von Streptocarpus.

Um nun zu zeigen, wie eigenartig manche Formen von ihren Verwandten abweichen, schließen wir die Besprechung dieser Keimungserscheinungen mit einer ganz sonderbaren zu den Dikotylen gehörigen Pflanze, der Gattung *Streptocarpus*, zu welcher am Kap einheimische, in unseren Gewächshäusern nicht selten kultivierte Pflanzen gehören.

Bei *Streptocarpus polyanthus* findet man, daß der Keim nur Hypokotyl und Keimblätter hat, Wurzeln und Knospe fehlen. Bei der Keimung streckt sich das Hypokotyl und bildet Haare, die zunächst die Wurzel ersetzen, wie wir ähnliche Fälle ja oben schon geschildert haben; Laubblätter werden fürderhin nicht entwickelt, vielmehr wächst der eine Kotyledon mächtig heran zu dem einzigen Assimilator der Pflanze, während der andere zugrunde geht. Schon vorher brechen am oberen Ende des Hypokotyls sogenannte Adventivwurzeln hervor, welche die Pflanze verankern und mit Nährsalzen versorgen, und schließlich wächst aus dem Blattstiel auch der Blütensproß heraus.

Begriff der Adventivbildungen.

Der eben genannte Ausdruck „Adventivbildung“ wird uns später noch beschäftigen. Als Adventivwurzeln im weitesten Sinne können wir alle solche bezeichnen, die „an ungewohnten Orten“ entstehen, d. h. nicht Keimwurzeln oder deren Nebenwurzeln verschiedener Ordnung sind. Adventivwurzeln im engeren Sinn sind aber unter diesen nur solche, welche an scheinbar beliebigen Stellen, oft infolge gewaltsamer äußerer Eingriffe, bei Stecklingen usw. sich zeigen.

Wir haben soeben einige Fälle spezieller Gestaltung erörtert, müssen aber nunmehr, um nicht an Einzelheiten haften zu bleiben, unsere weiteren Betrachtungen wieder auf etwas breitere Basis stellen. — Schauen wir einen Keimling, dessen allmähliche Entwicklung wir soeben beobachtet haben, an, so fällt uns sofort auf, daß er in der übergroßen Mehrzahl der Fälle verzweigt ist; nur so kann erreicht werden, daß die assimilierenden Flächen das dem Pflanzenindividuum zufallende Licht möglichst ausnutzen, nur so, daß die Wurzel genügend Nährsalze aus dem Boden aufnimmt. Wir müssen darum zunächst einmal ganz allgemein fragen, welche Verzweigungsweise, die dichotome oder die seitliche Verzweigung an den Achsen der Farne und Samenpflanzen häufiger ist.

Verzweigung der Wurzeln.

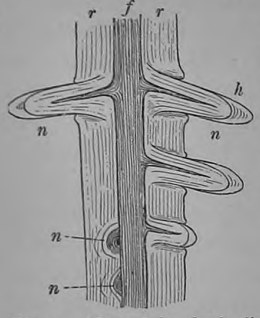



Fig. 33. Längsschnitt durch die Bohnenwurzel. *f* Zentralzylinder, *r* Rinde der Wurzel, *n* endogene Seitenwurzeln mit Haube *h*. Aus Warming nach Prantl.

Betrachten wir zuerst die Wurzel, etwa eines Bohnenkeimlings, den wir einige Wochen im feuchten Raum haben wachsen lassen, so fällt uns ohne weiteres auf, daß deren Verzweigung eine seitliche, und zwar bei typischer Ausbildung des Wurzelsystems, wie sie hier vorliegt, eine monopodiale ist: Die Hauptwurzel wächst senkrecht nach unten und sendet Nebenwurzeln unter einem bestimmten Winkel schräg nach unten. Gabelige Verzweigung der Hauptwurzel würden wir nur bei bestimmten Farnpflanzen antreffen. Indem wir die Ausgestaltung des Wurzelsystems im einzelnen zu besprechen auf später uns vorbehalten, achten wir bei unserer Bohne zunächst noch auf folgendes: Einmal würde uns auffallen, daß die Seitenwurzeln nicht in unmittelbarer Nähe der wachsenden Wurzelspitze auftreten, sondern erst in einiger Entfernung von ihr, sodann daß sie akropetal gebildet werden, die kürzesten Nebenwurzeln stehen der Spitze am nächsten, die längsten am weitesten von ihr entfernt. Dies gilt wenigstens für noch nicht zu alte Pflanzen, es zeigt sich nämlich, daß an älteren Pflanzen Nebenwurzeln auch in ganz unregelmäßiger Weise, – adventiv, – zwischen schon vorhandene eingeschoben werden, so daß die streng progressive Ausgliederung verwischt wird.

Anordnung der Seitenwurzeln in Orthostichen.

Ferner würde schon eine flüchtige Betrachtung uns zeigen, daß die Nebenwurzeln nicht selten in Längsreihen übereinander stehen, sie bilden dann sogenannte Geradzeilen, „Orthostichen“, und zwar bei den einzelnen Pflanzenarten in ganz verschiedener Zahl. Manchmal sind nur zwei Geradzeilen zu beobachten, die Wurzel mit ihren Nebenwurzeln erster Ordnung bildet dann ein gefiedertes Zweigsystem, häufig sind mehr, drei, fünf oder eine noch größere Zahl von Längsreihen zu beobachten.

Endogene Entstehung der Seitenwurzeln.

Sehen wir nach, ob wir an der Oberfläche der Wurzeln irgendwelche vorgebildete Stellen beobachten können, an denen die Seitenwurzeln sich bilden, so werden wir zu einem negativen Ergebnis kommen; wohl aber werden wir deutlich erkennen können, daß die Seitenwurzeln stets aus dem

Innern ihrer Mutterachse hervorbrechen, also endogenen Ursprungs sind, um den Ausdruck hier zu wiederholen, den wir bei Besprechung der Lebermoose zuerst anwandten.

Verzweigung der oberirdischen Achsen.

Wenden wir uns nun der Verzweigungsweise der oberirdischen Achsen zu, so sehen wir, daß auch bei diesen die gabelige Verzweigung, die bei Algen, Lebermoosen usw. noch so häufig war, im Schwinden begriffen ist. Sie ist u. a. anzutreffen bei der Farnpflanze *Selaginella* (Fig. 34), bei welcher wir gleichzeitig, ähnlich wie beim Blasentang, Sympodienbildung durch Übergipfelung eines Gabelastes durch den andern finden; die seitliche Verzweigung tritt in den Vordergrund — in Übereinstimmung mit den kurz angedeuteten Befunden bei Fossilien. Diese kann sich oft in Form des schönsten regelmäßigsten Monopodiums zeigen; der Tannenbaum ist ein oft genanntes Beispiel dafür; in vielen anderen Fällen aber führt die seitliche Verzweigung zu sehr unregelmäßigen Formen, bedingt durch ungleichmäßiges Wachstum der Seitenäste, ferner dadurch, daß durch diese die Mutterachse aus ihrer Wachstumsrichtung „herausgeworfen" wird und so nicht mehr geradlinig wächst usw. Sehr häufig führt auch die seitliche Verzweigung zur Sympodienbildung, indem die Hauptachse ihr Wachstum abschließt und fortgesetzt wird durch einen Seitenzweig, der, unmittelbar unter der nicht mehr wachsenden Spitze der Hauptachse entspringend, sich in dessen gerade Verlängerung stellen kann. Nicht nur viele wagerechte Sprosse, Rhizome, Ausläufer u. a. sind solche Sympodien, auch mehr oder minder orthotrop wachsende Äste in Baumkronen stellen häufig Sympodien dar.




Monopodien.

Fig. 34. Sproßstück von Selaginella, etwas verkleinert. *s*, *s'*, *s''*, *s'''* Sympodium, entstanden aus Gabelungen durch stärkere Entwicklung je eines Gabelastes. *a*, *a'*, *b*, *b'* Gabeläste. In der Gabelung *a''* *s* hat sich *s* stärker entwickelt, und setzt darum das Sympodium fort. Nach Wiesner.

Sympodien.

Vielfach kann nur genaue Untersuchung der Verzweigungsverhältnisse, zumal an den Vegetationspunkten, wo die jungen Seitenäste angelegt werden, uns darüber belehren, ob wirklich seitliche Verzweigung vorliegt. In vielen Fällen ist genaue Beobachtung der Ontogenie vonnöten. So wird man bei Betrachtung der Sproßsysteme mancher Bäume, etwa einer Roßkastanie, die Meinung aussprechen, diese seien gabelig verzweigt; gleiches gilt, um einmal ein Beispiel einer ganz anders organisierten Pflanze hier heranzuziehen, von der Mistel, und man könnte bei dieser letzteren sogar auf die Idee verfallen, daß ihr Schmarotzertum es bedinge, daß eine rückschrittliche, bei ihren Ahnen übliche Verzweigung bei ihr wieder zum Vorschein komme; dann würde hier ein sogenannter Atavismus vorliegen. Doch zeigt die genaue Untersuchung, daß hier nur scheinbare Gabelung vorliegt: die Spitze der jeweiligen Mutterachse ist nicht weiter gewachsen und statt ihrer haben zwei seitlich und gegenständig unter ihr sitzende Seitenäste das Verzweigungssystem

fortgesetzt. Bei der Roßkastanie ist solche scheinbare Gabelung dann zu beobachten, wenn die Mutterachse in einen Blütensproß, der nach der Samenreife abfällt, endigt und damit ihr Wachstum abschließt, in anderen Fällen ist sie zunächst nicht zu erklären und als Organisationseigenart hinzunehmen. Bei Weiden, Ulmen usw., deren Blüten nicht an den Enden von Hauptachsen stehen, sondern seitlich an Kurztrieben, sehen wir nichts von solcher „falscher" Dichotomie.

Exogene Entstehung der Seitenzweige.

So sehen wir denn, daß in allen diesen Fällen der Vegetationspunkt einer Hauptachse nicht in zwei neue aufgelöst wird und selbst damit verschwindet, sondern daß er seitlich neue Vegetationspunkte ausgliedert. Wenden wir uns nun der Frage nach der Stellung der Seitenachsen an der Hauptachse zu und der Art und Weise ihrer Entstehung, so sei bezüglich dieser letzteren gleich vorweggenommen, daß sie exogen entstehen, also nicht wie die Wurzeln aus dem Innern der Mutterachse hervorbrechen. Ferner fällt uns bald auf, daß, wiederum im Gegensatz zu den Wurzeln, die Seitenäste nicht an scheinbar beliebigen Stellen angelegt werden, daß sie vielmehr in den Achseln der Blätter stehen. Schon an sehr jungen Blattanlagen in der Nähe der Vegetationspunkte — wir werden das noch genauer betrachten, wenn später von den Blättern die Rede sein wird — sehen wir die Anlagen der Seitensprosse auftreten, während bei den Wurzeln, wie wir uns erinnern, die Spitze der Hauptwurzel typischerweise auf eine ziemlich weite Strecke hin frei von Nebenwurzeln bleibt.

Axilläre Verzweigung.

Das Gesetz von der axillären Verzweigung wird freilich von Ausnahmen durchbrochen. Scheinbare Ausnahmen liegen dann vor, wenn sich die Seitensprosse erst dann ausbilden, wenn ihr Tragblatt schon abgefallen ist. Doch ist vor allem zu betonen, daß es bei den Farnpflanzen keine Geltung hat. Auch jene, bei den Samenpflanzen so häufigen Sprosse, die an beliebigen Stellen des Pflanzenkörpers, oft infolge von Änderung der Lebensbedingungen entstehen, Sprosse, die wir den oben als Adventivbildungen namhaft gemachten zurechnen müssen, sind nicht an Blattachseln gebunden, es sind sogenannte extraaxilläre Sprosse; das gilt nicht nur von denjenigen Adventivsprossen, welche aus oberirdischen Teilen hervorbrechen, sondern ganz natürlich auch von Adventivsprossen an Wurzeln, denn diese haben ja keine Blätter. Auch darf man besagtes Gesetz nicht etwa umkehren wollen und sagen: Jede Blattachsel stützt einen Seitenzweig oder eine Seitenknospe, denn es gibt Pflanzen genug, bei denen nicht in jeder Achsel eines Laubblattes Seitenzweige angelegt werden. Allgemein gilt das ja von den Blättern der Blütenregion, auf die wir an dieser Stelle nicht weiter einzugehen haben.

So viel ist aber sicher, daß die Seitenzweige der Samenpflanzen, abgesehen von den Adventivbildungen, an die Blätter gekettet sind; wollen wir also unser eben formuliertes Thema: Beschreibung der seitlichen Stellung der Achsen, erledigen, so deckt sich das im wesentlichen mit der Frage nach der Blattstellung der Samenpflanze; so müssen wir denn diese, die sogenannte Lehre von der Phyllotaxis nun in ihren Grundzügen kennen lernen.

Die erste Frage wird lauten, ob denn überhaupt die Blätter in streng gesetzmäßiger, bei den verschiedenen Pflanzen verschiedener Weise angelegt werden, ob sie nicht vielmehr ganz wahllos, je nach Bedarf bald hier bald dort am Stengel, z. B. da, wo eben günstige Beleuchtungsverhältnisse herrschen, gebildet werden. Tatsächlich kann man ja bei Betrachtung mancher beblätterten Pflanzengestalten den Eindruck haben, als ob diese in wahrhaft künstlerischer Unregelmäßigkeit, wie Haberlandt sagt, angelegt wären, derart, daß lediglich günstige Ausnutzung von Raum und Licht das die Blattstellung beherrschende Gesetz sei, eine Unregelmäßigkeit im einzelnen, durch die eben schließlich jenes harmonische Ganze gebildet wird, das wir in einer Baumkrone, etwa in der einer Buche bewundern. Andererseits lehrt aber doch schon in vielen Fällen der Anblick eines kleinen Sprosses mit den seitlich daransitzenden Blättern selbst das ungeübte Auge, daß diese regelmäßig angeordnet sind, und so zeigt sich denn, daß auch jene scheinbare Regellosigkeit, von der wir eben sprachen, doch bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfen ist, denen es nunmehr nachzuspüren gilt, daß jene Regellosigkeit zurückzuführen ist auf nachträgliche Veränderung ursprünglich streng gesetzmäßiger Gestalten. Vor allem sei hier betont, daß die Blätter, wie sie auch sonst seitlich an der Achse daransitzen mögen, streng akropetal am Vegetationspunkt angelegt werden. Adventive Blätter gibt es nicht. Phyllotaxis.

Nehmen wir nun einen jungen, bei möglichst allseitig gleicher Beleuchtung gerade emporgewachsenen Sproß zur Hand und betrachten ihn von der Seite, so finden wir vielfach, wenn es sich um die Hauptsache einer Pflanze handelt, daß die Internodien von unten nach oben zuerst an Länge zu, dann wieder abnehmen, daß auch für tief unten angesetzte Seitenachsen dasselbe gilt, während bei höher ansitzenden die Zunahme der Internodien von unten her mehr und mehr zurücktritt und nur die schließliche Abnahme sich geltend macht. Sodann sehen wir ohne Schwierigkeiten, daß wir wieder jene beiden Fälle der Blattstellung zu unterscheiden haben, die uns schon bei der Betrachtung der Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder bei Algen auffielen: entweder steht am Stamm auf derselben Höhe nur ein Blatt oder mehrere, zwei bis viele Blätter. Wir haben somit Wechselständigkeit der Blätter von Quirlständigkeit zu unterscheiden und wollen zuerst den bei höheren Pflanzen häufigeren und wichtigeren Fall, die Wechselständigkeit, etwas genauer ins Auge fassen. Wechselständige und gegenständige Blätter.

Wichtig für die Lehre von der Blattstellung ist nun zunächst die Tatsache, die uns gleichfalls der Anblick eines aufrecht vor uns stehenden Sprosses zeigt, daß die Blätter in Geradzeilen stehen, in „Orthostichen", wie wir sie bei der Betrachtung verzweigter Wurzeln schon beobachtet haben. Es können zwei, drei oder mehr Orthostichen vorhanden sein. Bei bestimmten kriechenden Achsen, z. B. solchen von Wasserfarnen, hat man auch den Fall gefunden, der aber eine große Ausnahme darstellt, daß die Blätter lediglich auf der Rückseite stehen, dort also eine einzige Orthostiche bilden. Doch lassen wir diese Ausnahme beiseite; es gilt nunmehr einen Sproß von Orthostichen.

oben oder von unten her zu betrachten. Da fällt uns alsbald auf, daß der Winkel, den zwei in longitudinaler Richtung aufeinanderfolgende Blätter oder, was dasselbe sagt, die in ihren Achseln stehenden Seitenzweige bilden, derselbe ist; sie divergieren gleichmäßig, woher der Ausdruck stammt: Die „Divergenz" der an einem Sproß aufeinanderfolgenden Blätter ist die gleiche. Was die Größe dieser Divergenz angeht, so können wir aus der oben beobachteten Tatsache, daß die Blätter in Orthostichen stehen, nunmehr ohne weiteres schließen, daß sie einen reellen Teil des Stengelumfangs beträgt und daß wir sie bequem als einen Bruchteil des Umfangs kennzeichnen und ausdrücken können.

Divergenz der Blätter.

Um nun die Divergenz zu ermitteln, gehen wir ebenso vor, wie früher bei der Betrachtung der Stellung der Seitenglieder bei den Algen: wir nehmen in Gedanken einen Bindfaden und verbinden mit ihm die Ansatzstellen der aufeinanderfolgenden Blätter. Der Bindfaden beschreibt dann eine Schraube, die sogenannte Grundspirale, die wechselständige Blattstellung wird danach auch als Spiralstellung bezeichnet, und wir würden weiter finden, daß der Faden dann am gleichen Sproß immer im gleichen Sinn herumläuft, rechts- oder linksläufig. Führen wir nun den Faden so weit, daß wir zum Ansatz eines Blattes gelangen, welches genau über dem Blatt steht, von dem wir ausgingen, mit anderen Worten zum nächstoberen Blatt derselben Geradzeile, so haben wir einen sogenannten Zyklus von Blättern des Sprosses verbunden. Solcher Zyklen können natürlich an ein und demselben Sproß viele aufeinander folgen, in anderen Fällen wird die gesamte Beblätterung eines Sprosses nur den Bruchteil eines Zyklus vorstellen. — Teilt man nun die Zahl der Windungen, welche ein in der geschilderten Weise geführter Bindfaden um die Achse bildet, durch die Zahl der von ihm dabei berührten Blätter, wobei man das erste Blatt mit o numeriert, so erhält man die Divergenz. Läuft in einem gegebenen Fall der Faden fünfmal um die Achse und berührt er dabei 13 Blätter, so ist die Divergenz $^5/_{13}$, d. h. ein Blatt ist von dem ihm folgenden um $^5/_{13}$ des Kreisumfanges der Achse entfernt. Die Untersuchung hat nun gezeigt, daß sehr häufig die Divergenz $^1/_2$ vorkommt, d. h. die Zahl der Geradzeilen ist zwei, so bei den Süßgräsern, bei manchen unserer Laubbäume wie Linde, Buche. Bei den Sauergräsern haben wir drei Orthostichen, die Divergenz ist $^1/_3$. Häufig ist sodann die Divergenz $^2/_5$, wobei wir fünf Orthostichen am Stengel finden, dies u. a. bei dem Eichensproß.

Grundspirale, — Blattzyklus.

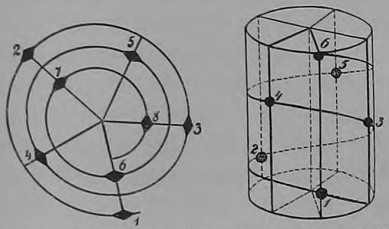



Fig. 35. Blattstellung nach $^2/_5$, im Grund- und Aufriß schematisch dargestellt. Nach Nordhausen.

Ordnet man die Divergenzzahlen, die am häufigsten in der Kormophytenwelt realisiert sind, in eine Reihe, so erhält man die sogenannte Hauptreihe $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ usw. Wie man sieht, ist jedes folgende Glied dieser

Hauptreihe.

Hauptreihe aus den beiden vorhergehenden durch Addition von Nenner zu Nenner und Zähler zu Zähler ohne weiteres abzuleiten. Seltener sind Reihen, die beginnen mit $^1/_3$, $^1/_4$, oder $^1/_4$, $^1/_5$ und zwar, wie wir hören, um so seltener, je kleiner der Anfangsbruch ist.

Genetische Spirale.

Die Grundspirale wird auch als genetische Spirale bezeichnet und das hat auch seine Berechtigung in den Fällen, welche wir unserer Betrachtung zugrunde legten und bei welchen die Beobachtung des Vegetationspunktes ergibt, daß die Blattanlagen in derselben Reihenfolge erscheinen, in welcher am erwachsenen Stengel die Grundspirale sie aufeinanderfolgen läßt. Jede neu erscheinende Blattanlage kommt am Vegetationspunkt von der nächstälteren um den Teil des Kreisumfanges entfernt zum Vorschein, den die Divergenz am erwachsenen Stengel anzeigt. Bei der Streckung des Stengels werden dann die am Vegetationspunkt dichtgedrängten Blätter nur in longitudinaler Richtung auseinander geschoben. — Es sei dies kurz erwähnt, weil in anderen Fällen, z. B. an gestauchten Achsen, die dicht mit Blättern besetzt sind und die mit Vorliebe dazu dienen, die Spiralstellung ad oculos zu demonstrieren, ebenfalls eine Grundspirale herausgerechnet werden kann, die aber die zeitliche Entstehungsfolge der Anlagen am Vegetationspunkt nicht widerspiegelt, also keine genetische Spirale ist.

Schimpers Spiraltheorie.

Die Spiralstellung der Blätter, die wir eben in ihren Grundzügen zu schildern versucht haben, spielt in der Geschichte der Wissenschaft eine, man wäre fast versucht zu sagen, unverdient große Rolle. Die berühmte Blattstellungstheorie von K. F. Schimper und A. Braun, die in den dreißiger Jahren das Licht der Welt erblickte, nahm an, daß, um die Worte von Sachs zu gebrauchen, „alle Stellungsverhältnisse auf ein einziges Prinzip zurückzuführen“ seien. Dies Prinzip liegt in der Annahme, daß das Wachstum am Stengel in Gestalt einer Schraubenlinie emporsteigt, die Bildung von Blättern sei eine örtliche Steigerung dieses spiraligen Wachstums. Ihr Grundfehler liegt darin, daß „sie die Abstraktionen des Verstands mit dem objektiven Wesen der Dinge verwechselt. Diese Verwechslung aber zeigt sich darin, daß Schimper die vom Verstand bewirkte Verknüpfung der Blätter durch eine Spirallinie für eine in der Pflanze selbst liegende Tendenz hält“. Diese vielbesprochene Theorie gehört ganz und gar der Geschichte an. Auf die späteren Versuche, die sich in direkten Gegensatz zu der idealistischen Schimperschen Auffassung stellten, die Versuche Schwendeners und seiner Schüler, den Ort der Anlage von Blättern am Vegetationspunkt auf mechanische (Druck-)Verhältnisse zurückzuführen, können wir nicht näher eingehen.

Biologische Deutung der Phyllotaxis.

Man wird sich damit begnügen müssen zu konstatieren, daß durch ihre Anordnung die Blätter in vielen Fällen zu einer recht vollkommenen Ausnutzung von Raum und Licht befähigt werden. In diesem Sinne sucht auch Wiesner das so häufige Vorkommen der Divergenzen, die der Hauptreihe angehören, zu erklären, indem er darauf weist, daß „bei den durch diese Reihe gegebenen Stellungsverhältnissen schon mit der kleinstmöglichen Zahl

ihren Blattstiel tordieren, um in die Flächenstellung zu gelangen, wie ferner das nach vorn fallende durch Krümmung des Blattstiels seine Spreite senkt, das nach hinten fallende seine Spreite aber hebt. In solchem Fall wird man auch bei flüchtiger Betrachtung erkennen, daß nicht die Blattstellung am Vegetationspunkt geändert wird, sondern nachträgliche Wachstumserscheinungen an der Änderung der Stellung der Blätter im Raum schuld sind. In anderen Fällen, so z. B. bei plagiotropen Sprossen des gleichfalls mit dekussierter Blattstellung versehenen Hollunders und vieler anderer Pflanzen findet eine entsprechende Drehung der Internodien statt, die bewirkt, daß die Blätter endlich nicht mehr vierzeilig stehen, sondern zweizeilig an der rechten und linken Flanke, und nunmehr durch Drehung der Blattstiele Flächenstellung zum Licht erreichen. Flüchtige Beobachtung könnte diese Drehung der Stengelglieder übersehen und glauben machen, daß hier am Vegetationspunkt Änderung der Blattstellung erfolgt sei.

So sehen wir denn soviel, daß die Pflanze auf die vielfältigste Weise die ursprünglich einfache Anordnung ihrer Blätter verändern kann, sei es durch wirkliche, sei es durch scheinbare Änderung der Blattstellung. Es kommt hinzu, daß die Divergenzen nicht immer mathematisch genau zu verstehen sind. Ulmenzweige, so sagt man, sind zweizeilig beblättert; genauere Betrachtung lehrt aber, daß an den plagiotropen Trieben die Blätter aus der streng zweizeiligen Anordnung an der rechten und linken Flanke stark nach unten geschoben werden, so daß die Achselknospen ihrerseits aus der Blattachsel nach oben gerückt erscheinen.

Berücksichtigen wir endlich, daß die Stellung der Seitenzweige, wenngleich an die Blätter gebunden, doch eine viel unregelmäßigere ist als die Blattstellung, indem keineswegs alle Knospen, die in den Blattachseln angelegt sind, auswachsen, andere sich dafür um so kräftiger entwickeln, so wird es uns ohne Schwierigkeit verständlich, und damit knüpfen wir an den Punkt wieder an, mit dem wir die Blattstellungslehre eingeleitet haben, daß trotz der vielfach so einfachen Regeln der Phyllotaxis an den Gewächsen, zumal den höchst entwickelten unter ihnen, den Hölzern, Stellungsverhältnisse zustande kommen, die wir nicht leicht auf einfache Formeln bringen, sehr häufig aber doch biologisch mit Rücksicht auf den Nutzen, den sie der Pflanze bringen, zwar nicht erklären, aber doch uns verständlich machen können.

Nachdem wir uns über Blattstellung und Verzweigungsweise der Achsen höherer Pflanzen in großen Zügen unterrichtet haben, wollen wir uns nunmehr der Betrachtung von Entwicklung und Ausbildung ihrer Organe zuwenden, dabei zuerst die normale, gewöhnliche Ausgestaltung derselben untersuchen, dann uns fragen, inwieweit sie auch als Adventivbildungen auftreten, um endlich gestaltliche Umbildungen, die mit Funktionsänderung verknüpft sind, ins Auge zu fassen. Beginnen wir mit der Wurzel, um die Besprechung des Stammes und des Blattes daran anzuschließen.

Schon in der bisherigen Darstellung war überaus häufig von „Wurzeln“ die Rede, ehe wir ihrer genaueren Betrachtung uns zuwenden konnten; das war auch angängig, weil jedermann über Gestalt und Funktion der Wurzel in großen Zügen unterrichtet ist; fragen wir uns nun aber, was der Botaniker von einem Organ „verlangt“, damit er es als Wurzel bezeichnet. Definition der „Wurzel“.

Noch zur Zeit Linnés, d. h. in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, war der Begriff Wurzel ziemlich identisch mit dem Begriff „unterirdisches Axenorgan“, heutigen Tages aber nennt man nur solche unterirdischen Teile Wurzeln, die keine Blätter tragen, andererseits beschränkt man die Bezeichnung, wie allbekannt, nicht auf unterirdische Teile, da es ja auch Luftwurzeln gibt. Seitliche Ausgliederungen am Wurzelkörper sind also, wenn wir von Wurzelhaaren absehen, nur in Form von Seitenwurzeln nachweisbar, ferner ist daran zu erinnern, daß auch Seitensprosse, sogenannte Wurzelsprosse, Wurzelbrut, aus Wurzeln hervorbrechen können.

Charakteristisch für die Wurzel ist sodann der Besitz einer Wurzelhaube, eines die Spitze bedeckenden, schützenden Organs, welches der Wurzel ermöglicht, ohne Schädigung ihres Vegetationspunktes im Boden vorzudringen, indem es dabei außen abgenutzt, von innen stets wiederum ersetzt wird. Hinter der von der Haube bedeckten Wurzelspitze folgt die Zone des lebhaftesten Längenwachstums der Wurzel, und an diese schließt sich nach oben an eine Zone, welche durch Ausbildung von Wurzelhaaren sich kennzeichnet; mittels der streng akropetal sich bildenden Wurzelhaare wird die Wurzel im Boden verankert, indem jene mit den Bodenteilchen fest verwachsen; die wurzelhaartragende Zone beteiligt sich selbst am Längenwachstum nicht mehr, ermöglicht es vielmehr den spitzenwärts gelegenen Teilen, sich im Boden durch Wachstum vorwärts zu schieben. Die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden findet einmal durch die Wurzelhaare, sodann aber durch die gesamte Oberfläche der Wurzelspitze statt. Noch weiter rückwärts von der Wurzelhaarzone fungiert die Wurzeloberfläche nicht mehr als nahrungaufnehmendes Organ, die Wurzel dient dort vielmehr wesentlich nur noch zur Leitung der weiter spitzenwärts aufgenommenen Stoffe. Was für eine Hauptwurzel eben geschildert wurde, gilt ebenso für den Bau der Seitenwurzeln, die ebenfalls ihre Haube und ihre wurzelhaartragende Zone besitzen. Wurzelhaube. Wurzelhaare.

Über die Ausbildung des Wurzelsystems einer Pflanze wäre sodann noch zu sagen, daß diese ganz wesentlich von der Art und Weise und dem Ausmaß der Verzweigung abhängt, worüber oben schon einiges mitgeteilt ist. Während die Hauptwurzel senkrecht nach unten wächst, wachsen die Seitenwurzeln erster Ordnung schräg nach unten, die höherer Ordnung zeigen keine Beziehung zum Erdradius, sondern wachsen derart, daß sie den Boden möglichst vollständig ausnutzen. Im übrigen weiß jedermann, daß die verschiedenen Pflanzen sich dadurch unterscheiden, daß die einen kräftige Hauptwurzeln als sogenannte Pfahlwurzeln ausbilden, die tief in den Boden hinab sich senken. Während hier die monopodiale Verzweigung des Wurzelsystems sich lange Zeit deutlich bemerkbar macht, wachsen umgekehrt Pfahl- und Faserwurzeln.

bei anderen Pflanzen die Seitenwurzeln kräftiger aus, um mehr horizontal unter dem Boden dahinzukriechen. Bäume mit tiefgehender Wurzel sind die Eichen, solche mit flachen Wurzeln Pappeln, Kiefern usw. Sodann ist es im höchsten Maße von der Bodenqualität abhängig, wie sich das Wurzelsystem entwickelt; in armem Boden wachsen die Wurzeln oft unter geringer Ausgliederung von Seitenzweigen rasch senkrecht nach unten, in festem Boden bleibt das Wurzelsystem kürzer, verzweigt sich statt dessen kräftiger, und das gleiche ist auch bei Kultur der Pflanzen in nährstoffreichen, bzw. -armen Lösungen zu beobachten. Die Länge des Wurzelsystems ist oft der Mächtigkeit der oberirdischen Teile nicht anzusehen, ganz unscheinbare Pflänzchen unserer Flora können mehr als zwei Meter lange Wurzeln entwickeln, „die sich", wie E. Hannig ausführt, „fast unverzweigt wie Schnüre von 2—4 mm Durchmesser" nach unten ins Grundwasser erstrecken, so auch in Böden mit trockenen Oberflächenschichten wohl gedeihend. Auf die enorme Literatur über Ausbildung der Wurzeln unter besonderen Standortsbedingungen, so bei Wüstenpflanzen, die entweder mit tiefgehenden Wurzeln das Grundwasser suchen, oder mit oberflächlich kriechenden Wurzeln das Regenwasser gleich nach dem Fall ausnutzen, sei hier nur hingewiesen. — Bei insektenfressenden Pflanzen, deren Wurzeln durch diese eigenartige Ernährungsweise entlastet sind, findet man oft ein stark reduziertes Wurzelsystem.

Zugwurzeln.

Nachträgliche Formveränderungen, die bei äußerlicher Betrachtung sich zeigen, finden sich an den sogenannten Zugwurzeln, das sind Wurzeln, die sich kontrahieren, wobei ihre Oberfläche sich in ringförmige Falten legen kann. Solche Verkürzung zeigen Haupt- und Nebenwurzeln vieler unserer Stauden; der Löwenzahn wird ganz besonders häufig als bequem zugängliches Demonstrationsmaterial genannt; durch sie wird bewirkt, daß die grundständigen Blattrosetten trotz des Wachstums der sie tragenden Stengelteile vom Boden sich nicht entfernen, sondern jahraus, jahrein demselben fest angelegt bleiben. Es sind auch Wurzelsysteme bekannt, an welchen nur einige Glieder als Zugwurzel ausgebildet werden; — dann liegt also ein Fall von Dimorphismus der Wurzeln an einer Pflanze vor, der auch in anderen Fällen beschrieben wird. Auf Kontraktion der Wurzel sind nach Nordhausen auch Spannungen zurückzuführen, welche die später noch zu behandelnden Luftwurzeln vielfach zeigen.

Anomal gestaltete Wurzeln.

Es wären nun einige Abweichungen vom normalen Bau kurz zu erwähnen. Zunächst kann die Wurzelhaube fehlen oder bald schwinden, immer infolge besonderer Organisations- und Standortsbedingungen. Der amerikanische Wasserfarn *Azolla* besitzt, wie man in jeder Organographie lesen kann, auf der Bauchseite seines Stengels zwei Reihen von Wurzeln, die übrigens in ihrer Funktion dadurch unterstützt werden, daß die eine Hälfte jedes Blattes wie eine Wurzel fungiert. Jene Wurzeln haben nun ein begrenztes Wachstum; sobald dies erloschen ist, wird die Haube abgeworfen, und die an der Spitze befindlichen Zellen wachsen zu Wurzelhaaren aus. Von Landpflanzen wird oft die Roßkastanie als Pflanze genannt, deren Wurzeln als schlecht-

hin haubenlos bezeichnet werden; tatsächlich sind es aber nur bestimmte im Wachstum gehemmte Seitenwurzeln, die keine Haube besitzen; es sind das gleichzeitig solche Wurzeln, die mit Pilzen vergesellschaftet sind, eine sogenannte Mykorrhiza bilden, eine Erscheinung, die zu den allerverbreitesten im Pflanzenreich gehört, ohne daß man sich Rechenschaft über ihre Bedeutung geben könnte. In anderen Fällen, in welchen gleichfalls die Wurzelhaube fehlt, so bei der Wasserlinse, beim Froschbiß, ist sie ersetzt durch ein anderes Organ, das sich nicht am Vegetationspunkt der Wurzel bildet, sondern von der Tragachse der Wurzel abstammt, eine sogenannte Wurzeltasche, die, ähnlich „wie ein Handschuhfinger", über die Wurzelspitze gezogen ist und gleiche Funktion wie die Haube hat. Sodann zeigen Schmarotzer derartige Reduktionserscheinungen ihrer Wurzeln: der Kleeseide fehlt die Haube an den Wurzeln der Keimlinge; später, sobald dieser Parasit einen Wirt befallen hat, geht die Wurzel, die in den Jugendstadien nur als „Wasserbehälter" diente, überhaupt zugrunde. Auch die Wurzelhaare können fehlen; vielfach wiederum bei Wasserpflanzen oder Pflanzen feuchter Standorte, so bei der Schwanenblume, dem Fieberklee, auch beim Crocus. Man könnte versucht sein, das damit zu erklären, daß solche Pflanzen, sei es infolge ihres Standortes, sei es infolge ihrer Organisation, die sie mit Wasserbehältern versorgt — letzteres beim Crocus — keine Schwierigkeiten in der Wasserversorgung haben, darum auf die durch die Haare bedingte Oberflächenvergrößerung und Erleichterung der Wasserzufuhr verzichten können, doch reicht diese Erklärung nicht aus, da umgekehrt viele Wasserpflanzen besonders schöne und reichliche Wurzelhaare haben. An Mykorrhizawurzeln, d. h. an den Wurzeln unserer Waldbäume, die in natura fast immer mit Pilzen vergesellschaftet sind, fehlen Wurzelhaare gleichfalls und sind durch die Pilzfäden ersetzt. Die Wasserpest, die Teichrose bildet nur dann Wurzelhaare, wenn ihre Wurzeln aus dem Wasser nach unten in den Boden gelangen, also in Kontakt mit festen Teilchen. Für bestimmte Seggenarten wird angegeben, daß sie bei Züchtung in trockenem Boden die fraglichen Organe bilden.

Wurzellose Pflanzen.

Von diesen Beispielen für Reduktion bestimmter Teile der Wurzeln kommen wir nun ungezwungen zu solchen Pflanzen, welche überhaupt auf die Ausbildung von Wurzeln verzichten. Bei solchen dienen stets andere Teile, vor allem Stengelteile, aber auch Blätter dazu, um die Funktion der Wurzeln zu übernehmen. Der Wasserfarn *Salvinia* besitzt dreigliedrige Blattwirtel; zwei der Blätter jedes Wirtels schwimmen auf der Wasseroberfläche, das dritte ist fein zerteilt und dient als Wurzel. *Wolffia*, eine zu den Wasserlinsen gehörige Pflanze, also wie diese schon in ihrer Gestalt dem Wasserleben aufs deutlichste angepaßt — gehören doch die Wasserlinsen zu den eigenartigen „Kormophyten", welche statt Stengel und Blätter nur einen thallusartigen Körper bilden, der sozusagen den Bau der Algen imitiert — ist eine wurzellose Pflanze, sie nimmt Wasser und Nährsalze direkt mit ihrem auf dem Wasser schwimmenden „Thallus" auf. Auch andere Wasserpflanzen

sind wurzellos, so die bekannte Schlauchpflanze *Utricularia*, auf die noch zurückzukommen sein wird. Wieder andere Wasserpflanzen haben nur in der Jugend Wurzeln, später aber fungieren ihre Blätter nicht nur als Assimilatoren, sondern gleichzeitig als nährsalzaufnehmende Organe.

An Landpflanzen sind ferner zu erwähnen bestimmte tropische Epiphyten, die Bromeliacee *Tillandsia usneoides*, die, einer Bartflechte vergleichbar, am Baum hängt, und bei welcher die Blätter die Funktion der fehlenden Wurzeln übernehmen. Sodann aber bestimmte der sogenannten Saprophyten, chlorophyllfreier Pflanzen, die im Humus wohnen und zu jenen oben schon genannten Mykorrhizenpflanzen gehören, ohne daß man über ihren Stoffwechsel mehr aussagen könnte, als daß sie nicht Kohlensäure assimilieren, sondern von organischen Stoffen leben, sei es als Parasiten auf den Pilzen, mit denen sie vergesellschaftet sind, sei es von den toten Bestandteilen, die sie aus dem Humus aufnehmen, oder die ihnen der Mykorrhizenpilz irgendwie übermittelt; auch bei solchen Saprophyten kann die Wurzel fehlen, ihre unterirdischen Teile sind Rhizome, also umgewandelte Stengelteile, die uns später noch beschäftigen werden. Gleichfalls übernimmt bei bestimmten Farnpflanzen das Rhizom die Funktion der fehlenden Wurzel. Sodann wäre noch zu erwähnen, daß gewisse Hymenophyllaceen, zart gebaute, zierliche Farnkräuter, keine Wurzeln haben. Sind diese vielfach schon durch ihr zartes Laub abweichend von anderen Farnen gebaut und erinnern sie in dieser Beziehung an einfachere Pflanzen, wie Moose, so ähneln sie solchen auch darin, daß sie statt Wurzeln Rhizoiden ausbilden.

Rhizoiden statt Wurzeln.

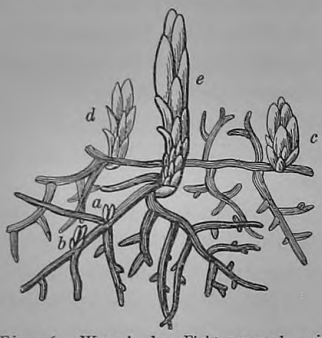



Fig. 36. Wurzel des Fichtenspargels mit 5 verschieden alten Sprossen (*a—e*). Nat. Gr. Aus Warming nach Kamienski.

Auf den Schwund oder die Umbildung von Wurzeln bei Schmarotzern kommen wir noch zu sprechen, nachdem von der Kleeseide oben schon die Rede war.

„Freilebende" Wurzeln.

Das entgegengesetzte Extrem zu diesen wurzellosen Pflanzen bilden solche, bei welchen die Wurzel zur Erhaltung der Pflanze ganz besonders wichtig ist. Wir können hier wiederum auf Saprophyten hinweisen, so den Fichtenspargel unserer Wälder. Hier ist die Wurzel der ausdauernde Teil der Pflanze, an dem sich jährlich die nach oben wachsenden Sprosse, als Wurzelsprosse endogen bilden, um nach der Blüte abzusterben. Hier dienen also die Wurzeln, sogenannte „freilebende Wurzeln" als Überwinterungs- und außerdem auch als Verbreitungsorgane der Pflanze, indem sie im Boden, wie es sonst Rhizome tun, dahinwachsen, „wandern" (Fig. 36). Ähnliches gilt von Verwandten der genannten Pflanze. Andere ihrer Verwandten aber bilden biologisch gleich funktionierende, echte Rhizome. Auf die merkwürdigen Podostemaceen, deren Behandlung sich hier anschließen könnte, kommen wir nachher noch zu sprechen.

Adventivwurzeln.

Wir kommen jetzt zur Behandlung der Adventivwurzeln. Indem wir wegen der Definition auf die früheren Ausführungen zurückverweisen (S. 257), erinnern wir nur noch daran, daß man als Adventivwurzeln vielfach schon die außer der Reihe gebildeten Nebenwurzeln, die deren akropetale Reihenfolge stören, bezeichnet (S. 258); hier aber wollen wir nur Beispiele für solche adventive Wurzeln und deren etwa vorhandene Seitenwurzeln nennen, welche an Blatt- oder Stengelorganen zum Durchbruch kommen, seien es im übrigen ober- oder unterirdische Organe. Ebenso wie die Seitenwurzeln werden auch die Adventivwurzeln endogen angelegt, müssen also die äußeren Partien der Tragachsen durchbrechen. Einige Ausnahmen bestätigen diese Regel, wir brauchen sie aber nicht ausdrücklich anzuführen.



Fig. 37. Unterer Teil einer Gerstenkeimpflanze mit Keim- und Adventivwurzeln. Nach Warming.

Aus Adventivwurzeln wird zunächst das Wurzelsystem der Monokotylen gebildet, z. B. der Gräser, Palmen usw., bei welchen die Eigentümlichkeit zu beobachten ist, daß die Keimwurzel über kurz oder lang zu wachsen und zu funktionieren aufhört, um durch jene ersetzt zu werden (Fig. 37). Dies ist dann oft schon ohne weiteres deutlich zu erkennen, wenn eine Pflanze nicht sehr tief im Boden sitzt und die aus den basalen Stengelknoten hervorbrechenden Wurzeln schon sichtbar sind, ohne daß man die Pflanze ausgräbt. Was den Entstehungsort der Adventivwurzeln angeht, so brechen sie mit Vorliebe aus den Stengelknoten hervor, entweder allseitig, oder bei Pflanzen mit kriechendem oder aufsteigendem Stengel, an denen sie besonders häufig in die Erscheinung treten, erdwärts. Entweder stehen sie in Beziehung zur Insertion der Blätter, können z. B. aus der Blattachsel entstehen oder unterhalb des Blattes; häufig alternieren sie auch mit den Blättern. Doch gibt es Fälle, in welchen sie in keinerlei Beziehung zum Blattansatz an beliebigen Stellen des Stengels hervortreten, das wären dann „adventive Bildungen im engeren Sinn", wie wir oben schon gehört haben. Ganz außerordentlich häufig sieht man an unterirdisch dahinkriechenden Achsen, Rhizomen, sich Adventivwurzeln bilden. Hier trifft man sie auch nicht selten in Form jener oben schon erwähnten Zugwurzeln ausgebildet. Die Rhizompflanzen haben eine spezifisch verschiedene Tiefenlage, und wenn man sieht, daß der auskeimende Samen unmittelbar unter der Bodenoberfläche liegt,

das Rhizom aber später in größerer Tiefe dahinkriecht, beim Spargel z. B. schließlich in einer Tiefe von fast einem halben Meter, so muß es durch bestimmte Wachstumsprozesse dahin gelangt sein. Einmal geschieht das nun derart, daß die fortwachsende Rhizomspitze schräg nach unten wächst, sodann aber durch die Tätigkeit solcher Zugwurzeln. — Zu den Adventivwurzeln müssen wir, um noch ein ganz besonders bekanntes Beispiel zu nennen auch diejenigen rechnen, welche die aus einer Knolle erwachsende Kartoffelpflanze im Boden befestigen, indem an der Basis der Triebe, die sich aus den Augen entwickeln, Adventivwurzeln entstehen. Ganz gleich verhält sich eine Sauerkleeart, *Oxalis crassicaulis*, unter normalen Bedingungen, d. h. wenn ihre Knollen unterirdisch keimen. Legt man aber die Knollen künstlich so aus, daß nur ihr unterer Teil von Erde bedeckt ist, so treibt nach Vöchting die Knolle selbst nunmehr Adventivwurzeln an ihrem unterirdischen Teil, während die oberirdischen Sprosse ohne Adventivwurzeln sich entwickeln. So haben wir hier wieder ein Beispiel dafür, daß der Experimentator künstlich den „morphologischen Ort" von Organen bestimmen kann.

Luftwurzeln. Haftwurzeln.

Ganz besonders bekannt, daher an dieser Stelle nur kurz zu erwähnen sind diejenigen Adventivwurzeln, die in größerer Entfernung vom Erdboden entspringend als Luftwurzeln bezeichnet werden. So die Haftwurzeln, die am Efeustamm auf der dem Substrat zugewandten dunkeln Seite entsprossen. Man kann sagen, daß bei solchen oder ähnlichen Haftwurzeln eine schon der gewöhnlichen Bodenwurzel innewohnende Reizbarkeit, die Kontaktreizbarkeit, in gesteigertem Maße ausgebildet ist; besonders typische Haftwurzeln hat man wohl auch als Rankenwurzeln bezeichnet. Fast zu oft beschrieben sind ferner die Luftwurzeln der Tropenpflanzen, die mehr oder minder vollständig zum epiphytischen Leben übergegangen sind und bei denen wir häufig Dimorphismus, damit auch verschiedene Funktionen der Wurzeln an ein und derselben Pflanze antreffen. Viele Aroideen, die am Boden keimen, klettern mit Luftwurzeln an anderen Baumstämmen hinauf; indem ihre Stämme dann unterwärts absterben, werden sie vermittels dieser Haftwurzeln, die oft horizontal den Tragast umschlingen, festgehalten und hängen dann an diesem, als ob „sie von Menschenhand mit Schnur" angebunden wären. Sie senden dann Wurzeln senkrecht nach unten, die sich im Erdreich verzweigen, diesem Nährstoffe entnehmend. Hier liegen der Anlage nach gleiche Wurzeln vor, die sich je nach dem Ort, an dem sie hervorbrechen, zu Haft- oder zu Nährwurzeln ausbilden können. Auch künstliche Beeinflussung kann bewirken, daß die Entwicklung sich nach dieser oder jener Funktion vollzieht. Manche Epiphyten der Tropen besitzen nur Haftwurzeln, die Wasseraufnahme besorgen dann die Blätter, so bestimmte Bromeliaceen; ja die Wurzeln können ganz fehlen (vgl. S. 270 oben), dann dienen die Blätter nicht nur zur Ernährung, sondern auch als Haftorgane. Solche Luftwurzeln zeigen in ihrem Bau auch häufig, daß sie die Funktion haben, tropfbar flüssiges Wasser aus der Atmosphäre aufzunehmen und der Pflanze zuzuführen. Zu diesem Behufe sind sie entweder mit einem dichten

Wurzelhaarfilz überzogen, oder aber sie besitzen ein sogenanntes Velamen, eine äußere Gewebeschicht toter Zellen, die im trockenen Zustande mit Luft erfüllt sind und die Wurzeln zu leuchtend weißen Gebilden machen, im feuchten aber mit Wasser. Sehr anschaulich schildert Haberlandt „den mächtigen lichten Wurzelkranz", den eine javanische epiphytische Orchidee an dem Stamm ihres Tragbaumes bildet, und der aus massenhaft weißen, kammförmig verzweigten Wurzeln besteht, die mit ihren spitzen Enden Laub und andere Pflanzenteile aufspießen, welche dann durch Regengüsse tiefer in das Wurzelgeflecht hineingeschwemmt werden, wo sie allmählich zu Humus werden, in welchen nun die Orchidee Wurzeln anderer Art, Nährwurzeln hineinsendet. Da sie außerdem mit kräftigen Haftwurzeln an ihrem Tragstamm befestigt ist, erblicken wir hier Wurzeln dreierlei Art: Haftwurzeln, humussammelnde und Nährwurzeln — alle aus identischen Anlagen hervorgegangen und zweifellos, sobald sie noch nicht allzuweit differenziert sind, ineinander überführbar.

Stützwurzeln.

Bekannt sind die als Baumwürger bezeichneten Feigenbäume. Ihre Samen keimen an der Rinde des Baumes, der sie trägt und ihr später zum Opfer fällt, der Keimling schickt Wurzeln senkrecht nach unten in den Boden, die erstarken und so zu Stütz- oder Säulenwurzeln werden; aus diesen wachsen Seitenwurzeln aus, desgleichen aus den Stengelteilen des Epiphyten und umgeben den Tragbaum mit einer gegitterten Röhre, welche jenen schließlich erdrosselt, der Würger steht nun allein auf jener Wurzelröhre und kann außerdem aus seiner Baumkrone weitere Säulenwurzeln nach unten senden. Bekannt ist, daß ein einziges Exemplar des bengalischen Feigenbaums, des Banyans, das aus einem epiphytisch auskeimenden Samen hervorgeht, mit seinen zahlreichen Säulenwurzeln endlich den Eindruck eines ganzen Hains hervorrufen kann.

Stelzwurzeln.

Sehr häufig in der neueren Zeit beschrieben worden sind endlich jene als Stelzwurzeln zu bezeichnenden Adventivwurzeln, die, dem Stamm entspringend, sich in steilem oder flachem Bogen, häufig verzweigt, dem Boden zuwenden und so für den Baum oder Strauch, der sie bildet, ein stützendes Gestell abgeben. Zumal die Hölzer der Mangroveformation der tropischen Küsten, die im Schlamm wurzeln müssen, sind oft mit solchen Wurzelgestellen versehen. In allen diesen Fällen kann die Stammbasis selbst absterben und die Luftwurzeln können dann deren Funktion, sowie die des ursprünglichen Wurzelsystems ganz an sich reißen.

Einfluß äußerer Bedingungen auf Bildung von Adventivwurzeln.

Die Betrachtung der Adventivwurzelbildung, der Adventivbildungen überhaupt offenbart uns so recht die große Plastizität der Pflanze, ihr Akkommodationsvermögen an die Außenwelt; denn von dieser hängt es oft ab, ob Adventivwurzeln sich ausbilden oder nicht. Ein Stengelknoten bewurzelt sich dann, wenn seine Umgebung feucht ist, sonst unterbleibt die Bewurzelung. Zumal auch nach Eingriffen von außen, nach Verwundungen bewirkt es die Befähigung zur Adventivbildung, daß aus einem Teil die ganze Pflanze regeneriert wird: Wie allbekannt, läßt ein abgeschnittener Weidenzweig an

seinem basalen Ende Adventivwurzeln aus sonst ruhenden Anlagen sich ausbilden, am apikalen Pol wachsen die Knospen aus und die Pflanze ist wieder hergestellt. Daß auch an abgeschnittenen Blättern sich Adventivwurzeln bilden können, hat jeder Gärtner schon an abgetrennten Begonienblättern gesehen. Wir haben das schon erwähnt (S. 193) und kommen noch wieder darauf zurück.

Umgebildete Wurzeln.

Blicken wir zurück, so können wir sagen, daß alle die eben behandelten Wurzeln zwar mehr oder minder in ihrer Gestalt von der Gestalt der Bodenwurzeln gewöhnlicher Durchschnittspflanzen abweichen. Doch haben sie mit diesen die Funktion gemein. Denn wenn wir als Funktionen der gewöhnlichen Wurzeln Festigung und Nahrungsaufnahme bezeichnen, so können wir sagen, daß diese Funktionen auch den eben abgehandelten Adventivwurzeln zukommen; allerdings ist oft die eine Funktion so in den Vordergrund geschoben, daß die andere fast verschwindet, es sei an den Dimorphismus mancher Epiphytenwurzeln erinnert. Nun kommen wir zur Behandlung einiger anderer Wurzeltypen, die dadurch von den schon besprochenen sich unterscheiden, daß sie Funktionen übernehmen, welche die anderen überhaupt nicht besitzen oder doch höchstens andeutungsweise, nicht als wesentlichste Funktion; wir wollen sie als umgebildete Wurzeln bezeichnen, um damit anzudeuten, daß mit der veränderten Funktion sich auch die Gestalt in oft sehr weitgehendem Maße an die neue Funktion angepaßt hat, unter Abweichung von der normalen Wurzelgestalt. Übrigens sind die „umgebildeten" Wurzeln teilweise adventiver Natur, teilweise nicht. Hierher sind zunächst zu rechnen die Fälle, in denen die Hauptfunktion der Wurzel die Speicherung von Reservestoffen ist. Andeutungsweise ist diese Funktion schon bei sehr vielen Wurzeln vorhanden, in ziemlich ausgeprägtem Maße dürfte sie z. B. den oben behandelten Säulenwurzeln zukommen, jedenfalls ist anzunehmen, daß das bei solchen im selben Maß der Fall ist wie bei Baumstämmen, die notorische Reservestoffspeicher sind. Als Hauptfunktion ist sie aber bei den Wurzeln vorhanden, die jedermann als Rüben kennt, die Zuckerrübe, die Georgine und viele andere wären hier zu nennen. Dabei ist zu beachten, daß sehr häufig nicht nur die Wurzel, sondern auch der basale Teil des Stengels sich an der Speicherbildung beteiligt. Zu Reservespeichern gehören ferner auch die Knollen der Erd-Orchideen, welche bestehen aus mehreren fest miteinander verwachsenen Wurzeln und einer kleinen daraufsitzenden Knospe, also eigentlich ganze Pflänzchen darstellen, an deren Aufbau die Wurzel einen ungebührlich großen Anteil hat. Auch die Knöllchen des Scharbockkrautes und vieler anderer wären hier zu nennen.

Speicherwurzeln.

Dornwurzeln.

Weniger verbreitet, aber ebenso interessant ist die Erscheinung, daß Wurzeln zu schützenden Dornen umgebildet sind. Es sind das Adventivwurzeln, welche z. B. bei Palmen höheren und tieferen Stammpartien entspringen können. G. Karsten erwähnt, daß bei einer Ölpalme *Oenocarpus utilis* der Stamm bis über Mannshöhe mit bodenwärts schauenden, 20 cm langen Wurzeldornen, die ihrerseits wieder verdornte Seitenwurzeln tragen,

besetzt sein kann. Eine andere Palmengattung hat ihren Namen *Acanthorrhiza* von ihren Dornwurzeln. Auch die oben schon genannte Ameisenpflanze *Myrmecodia* trägt an ihren Knollen verdornte Wurzeln. Unterirdische derartige Wurzeln kommen bei Vertretern der Yamspflanzenfamilie vor.

Atemwurzeln.

Berühmte Umwandlungen der Wurzeln sind die Umbildungen zu Atemwurzeln oder Pneumatophoren, welche wir antreffen bei Pflanzen sumpfiger Gegenden. Es sind Seitenwurzeln, welche entgegengesetzt der Richtung der Schwerkraft in die Höhe wachsen und mit großen Luftgängen durchzogenes Rindengewebe aufweisen, durch welches den tieferen Teilen des Wurzelsystems Luft zugeleitet werden kann. Wir finden sie unter anderen bei der Sumpfzypresse Amerikas, ferner bei den Mangrovepflanzen. Sie können mehrere Dezimeter bis 1 m hoch über die Oberfläche des schlammigen Grundes ragen, „wie lichte Spargelsprosse erheben sie sich über den schwarzen Schlamm", so schildert sie Haberlandt bei dem Mangrovebaum *Sonneratia*. Besonders eigenartig ist auch die Erscheinung, daß in anderen Fällen solche Atemwurzeln nicht ihrer ganzen Länge nach senkrecht in die Höhe streben, sondern zunächst im Schlamm horizontal dahinkriechen, dann sich über die Schlammoberfläche erheben, um alsbald wieder unter knieförmiger Krümmung nach unten zu wachsen. Die Kniee fungieren als Pneumatophoren; man spricht von Wurzelknien der Mangrovepflanzen. Ein Schulbeispiel für eine Pflanze mit Atemwurzeln ist endlich eine amerikanische Sumpfstaude, die mit dem Weidenröschen nahe verwandte *Jussieua*. Wir finden hier zweierlei Wurzeln an dem kriechenden Stamm, solche, die im Schlamm wachsen und schwammige, welche an die Oberfläche des Wassers reichen und den unteren Teilen Luft zuführen.

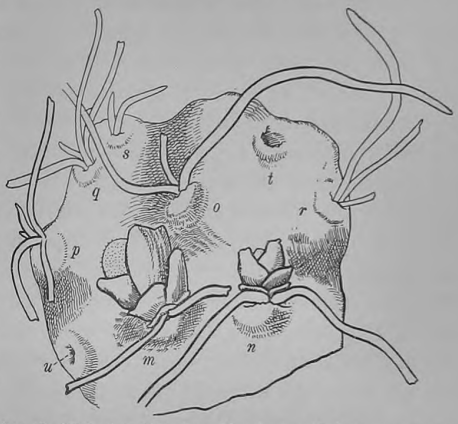



Fig. 38. Stück einer blattartigen Wurzel einer Podostemonacee mit endogenen Sprossen (*m—t*), deren Blätter, mit Ausnahme der unter den Blüten (*m* und *n*) sitzenden, lineal sind. Nach Warming.

Wurzeln als Assimilatoren.

Viele jener oben genannten Luftwurzeln führen im Gegensatz zu den gewöhnlichen Bodenwurzeln Chlorophyll, sie betreiben also die Kohlensäureassimilation im Nebenamt. Viel besprochen wird aber die Erscheinung, die wir an den indomalaiischen epiphytischen Orchideen *Taeniophyllum* und *Angraecum*, sowie einigen amerikanischen Arten antreffen, daß die Luftwurzeln abgeflacht sind und an die Stelle von Blättern treten, die Blätter selbst sind nur schuppenförmig entwickelt. Daß jene flachen grünen Stränge wirklich umgebildete Wurzeln sind, lehrt ihre genauere Betrachtung, u. a.

kann man sich leicht davon überzeugen, daß sie mittels Wurzelhaaren auf der Rinde des Tragbaums festsitzen.

Auch bei der ganz besonders merkwürdigen Familie der Podostemonaceen, die im tropischen Amerika, Afrika und Asien in fließenden Wässern vorkommt und deren Gestalt diesen Standort durch mannigfaltige Anpassungserscheinungen widerspiegelt, kommen thallusähnlich verbreiterte, assimilierende Wurzeln vor, mittels deren die Pflanzen ihrem Substrat aufsitzen. An diesen thallusartigen Wurzeln entstehen die Sprosse, deren Blätter oft stark reduziert erscheinen. — Andere ihrer Wurzeln sind zu Haftorganen, Hapteren, metamorphosiert.

Wurzeln der Parasiten.

Als letzte Beispiele für umgebildete Wurzeln treten uns die Wurzeln der Parasiten entgegen, über die oben schon einige Angaben gemacht worden sind. Betrachten wir kurz die Entwicklung der Mistel: Keimt deren Samen auf dem Ast einer geeigneten Nährpflanze, so tritt das Hypokotyl aus, wendet sich, da es das Licht meidet, nach der Rinde des Tragastes hin und bildet auf ihr eine Haftscheibe, von welcher aus die Keimwurzel bis zum Holz des Wirts vordringt. Da, wo sie die Rinde durchsetzt, bildet sie Seitenwurzeln, die sogenannten Rindensaugstränge, welche, in der Rinde fortwachsend, Seitenwurzeln höherer Ordnung, die sogenannten Senker, bis aufs Holz des Wirts treiben. Dadurch, daß der Holzkörper des Wirts in die Dicke wächst und die Senker dies Dickenwachstum da, wo sie den Verdickungsring ihres Wirts durchsetzen, mitmachen, gelangen die Spitzen der Senker ins Holz des Wirts. Mikroskopische Betrachtung würde uns zeigen, daß die Wurzelspitze sich pinselförmig auflöst; ferner daß der Wurzel der Mistel die Haube fehlt, wie wir das oben schon für andere Schmarotzer gefunden haben. Es würde viel zu weit führen, die außerordentlich mannigfachen Anschlußeinrichtungen anderer Schmarotzer aus der gleichen Familie zu beschreiben, nur so viel sei noch erwähnt, daß andere Angehörige der Mistelfamilie außen am Tragast ihre Haftwurzeln dahinkriechen und von Zeit zu Zeit Haftscheiben bilden lassen, von denen aus dann Senker zum Holz des Wirts vordringen.

Es sei dann noch in Kürze erwähnt, daß Wurzelparasiten, wie die bei uns einheimischen chlorophyllführenden Augentrost- und Klappertopfarten die chlorophyllfreie Schuppenwurz und andere, an ihren Wurzeln Haustorien bilden, seitliche „Warzen“, die sich wie „der Sattel um den Pferderücken“ um die Wurzel der Nährpflanze herumlegen können; von ihnen gehen dann Saugfortsätze aus, die ins Innere der Wirtswurzel eindringen.

Wurzelträger.

Wir wollen unsere Betrachtung der Wurzeln mit dem Hinweis schließen, daß wir auch auf Gebilde stoßen, die wir nicht mit Sicherheit als Wurzeln auffassen können, aber auch keinem anderen Grundorgan zurechnen dürfen. Von den Haustorien war eben schon als von solchen „Sondergebilden“ die Rede. Ein weiterer sehr bekannter Fall tritt uns bei den zu den Farnpflanzen gehörigen Selaginellen entgegen. Hier entspringen die Wurzeln nicht dem beblätterten Sproß, sondern besonderen Achsen, an deren Enden sie in Ein- oder Mehrzahl endogen gebildet werden, den sogenannten Wurzelträgern,

zylindrischen, blattlosen Sprossen, die ihrerseits exogen an den Gabelungsstellen der beblätterten Sprosse entstehen. Es sind Mitteldinge zwischen Wurzeln und Stengeln, welche uns in biologischer Hinsicht erinnern an jene Lebermoossprosse, welche von den Stämmchen mancher Formen tief ins Erdreich gesandt werden und diesem vermittels der Rhizoiden, die an ihnen sitzen, Wasser entnehmen.

Sproß. Wachstumszone.

Wir wenden uns nun dem beblätterten Sproß zu und behandeln zuerst die gegenseitigen Beziehungen zwischen Achse und Blatt in Ergänzung dessen, was schon bei Gelegenheit der Blattstellung gesagt wurde, sodann die Achsen selbst und endlich die Blätter in ihren verschiedenen Ausgestaltungen. — Die beblätterten Achsen, deren Gestalt ja im allgemeinen als bekannt vorausgesetzt werden kann, wachsen, wie auch die Wurzeln, an der Spitze; das lebhafteste Längenwachstum findet aber auch bei ihnen nicht unmittelbar an der Spitze statt, sondern um eine größere oder geringere Strecke von ihr entfernt. Die Wachstumszone pflegt bei ihnen länger zu sein als bei Wurzeln, das Dauergewebe ist erst in weiterer Entfernung von der Spitze anzutreffen. Das ist aus mechanischen Gründen sehr leicht erklärlich: Für die Wurzel, die durch den Boden hindurchdringen muß, ist es vorteilhaft, wenn ihre wachsende Spitze nur kurz ist und schon knapp hinter dieser die Verankerung durch die nicht mehr wachsenden Teile, deren Oberfläche dort mit Wurzelhaaren besetzt ist, stattfindet. Bei Stengeln fällt diese Notwendigkeit weg. Übrigens auch bei Luftwurzeln, die dementsprechend, wie wir hier noch nachtragen können, ebenfalls eine längere wachsende Region aufweisen als Bodenwurzeln.

Neben dem Spitzenwachstum kann auch interkalares Wachstum bei beblätterten Achsen vorkommen; es ist allbekannt, daß in den Stengelknoten vieler Pflanzen wachstumsfähiges Gewebe erhalten bleibt, welches Wachstumskrümmungen ausführt, wenn die Stengel umgefallen sind und so ihre Spitzen wieder nach oben richtet.

Endknospe.

Was die Spitze der beblätterten Achse im Gegensatz zur Wurzelspitze auszeichnet, ist nun der Mangel einer Haube. In biologischer Beziehung wird dieser Mangel dadurch ausgeglichen, daß die dem Vegetationspunkt nahen Blätter, deren Anlagen, wie wir wissen, in streng akropetaler Reihenfolge als seitliche, meist dicht gedrängte Höcker an ihm erscheinen, eine Knospe bilden: Sie neigen sich über dem Vegetationspunkt zusammen und schützen ihn vor Unbilden. So kommt die Endknospe (Terminalknospe) am Stengel zuwege. Diese Schutzfunktion tritt uns schon deutlich entgegen, wenn solch eine Knospe aus jugendlichen, aber sonst nicht weiter veränderten Blättern gebildet wird, viele Wasserpflanzen sind gute Beispiele dafür; schlechterdings nicht übersehen werden kann besagte Funktion aber in den Fällen, in welchen Blätter mit Hinblick auf diese Schutzfunktion umgebildet sind, so bei den Winterknospen der Hölzer, wo sie als Knospenschuppen erscheinen. Auch an den Terminalknospen von im Boden dahinkriechenden, beblätterten

Achsen ist die fragliche Funktion oft besonders deutlich, indem die Blätter der Endknospe eine scharfe Spitze bilden, die sich durch den Boden bohrt; häufig sehen wir hier allerdings auch ein anderes Mittel zum selben Zwecke, das wir auch schon am Keimling beobachteten, daß die Achse selbst unterhalb des Vegetationspunktes gebogen ist und so der Schutz des Vegetationspunktes erreicht wird. Eine solche Krümmung und damit eine dorsiventrale Ausbildung des Vegetationspunktes, beobachten wir übrigens auch in anderen Fällen, z. B. bei Wasserpflanzen, ebenfalls zum Schutz des Vegetationspunktes, aber nicht gegen mechanische Insulte.

Seitenknospen.

Die erste Anlage der Blätter am Vegetationspunkt in Form dicht gedrängter, streng akropetal erscheinender seitlicher Höcker würden wir allerdings mit bloßem Auge nicht sehen können, wohl aber nach geeigneter Präparation mit Hilfe einer Lupe oder eines Mikroskopes. Beobachten wir sie nun mit Hilfe eines solchen etwas genauer, so sehen wir, daß in ihren Achseln in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt, d. h. nicht bei den allerjüngsten, sich wiederum Höcker vorwölben — das sind die ersten Anlagen der Seitenzweige — und wir sehen so, daß wir deren axilläre Stellung, die wir am erwachsenen Stengel von Blütenpflanzen — für die Farne trifft sie nicht zu — ohne weiteres mit bloßem Auge wahrnehmen, schon oben in der wachsenden Region feststellen können. Indem diese Anlagen von Seitenzweigen ihrerseits wiederum Blattanlagen ausbilden ganz gleich denen am Vegetationspunkt des Hauptsprosses, werden auch sie zu Knospen, die wir als Seitenknospen bezeichnen; diese wachsen sodann über kurz oder lang zum Seitenzweig, zur beblätterten Seitenachse aus, wenn sie nicht als schlafende Augen ruhen bleiben. Das Blatt, in dessen Achsel die Knospe steht, bezeichnen wir als dessen Trag- oder Deckblatt. In bestimmten Fällen kann es schwach entwickelt sein oder auch ganz fehlen. Auch kann die Seitenknospe über ihrem Tragblatt aus der Achse entspringen. Sodann ist der Fall bekannt, daß zuerst die Seitenachse angelegt wird und das Tragblatt an seiner Basis angelegt wird.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß in manchen Fällen auch mehr als eine Achselknospe in einer Blattachsel stehen kann, sie stehen dann übereinander oder nebeneinander. Umgekehrt kennt man zahlreiche Beispiele dafür, daß Blattachseln keine Seitenknospe stützen. Das gilt für viele Nadeln der Koniferen, und diese sind darum gegen Verstümmelungen empfindlicher als viele andere Bäume, weil nicht so viele ruhende Knospen vorhanden sind, die durch Austreiben den Schaden wieder gut machen können. Betrachtet man einen Sproß der Wasserpest, so sieht man, daß nur in einer Blattachsel jedes achten Wirtels eine Seitenknospe steht.

Auf die eigenartige Erscheinung, daß Seitensprosse, die ursprünglich axillär standen, durch Wachstumsvorgänge an dem Hauptsproß empor- oder am Tragblatt hinaufgeschoben werden und so aus ihrer ursprünglichen Stellung in der Achsel herausgelangen, sei nur kurz hingewiesen.

Der eben geschilderte Fall, in welchem sich seitlich unter dem Vegetationspunkte des Hauptsprosses in den Blattachseln Vegetationspunkte von

Seitenachsen herausgliedern, gilt offenbar nur für den Fall „seitlicher Verzweigung" einer beblätterten Achse, dieser ist aber, wie wir schon wissen, der bei höheren Pflanzen weitaus wichtigste, weil stark überwiegende. Sollten wir den Vegetationspunkt einer gabelig sich verzweigenden Achse vor uns haben, so würde es sich zeigen, daß hier die Verzweigung, d. h. Teilung des Vegetationspunktes ohne bestimmte Beziehung zu den Blattanlagen erfolgt. Axilläre Verzweigung ist also an seitlichen Verzweigungsmodus gebunden.

Doch kehren wir zum Sproß zurück! Wir wissen, daß die Wissenschaft von heutzutage alle Achsenorgane höherer Pflanzen, soweit sie Blätter tragen, als Stengelorgane oder Stammorgane den Wurzeln gegenüberstellt, gleichgültig, ob sie unterirdisch oder oberirdisch wachsen, und wie sie sonst ausgestaltet sein mögen, während früher die unterirdischen Teile der Pflanze unter dem Begriff der Radix, Wurzel, zusammengeworfen wurden, welche Benennung noch heute in den Bezeichnungen der Mediziner und Apotheker vielfach nachklingt. Freilich können die Blätter in manchen Fällen unscheinbar, klein und hinfällig sein. So z. B. bei der Kartoffelknolle, die ein Stengelorgan ist: Hier verschwinden die kleinen Blattschuppen bald und die Augen, d. h. die Seitenknospen scheinen bei oberflächlicher Betrachtung des Tragblattes zu ermangeln.

Adventivsprosse

An einen wichtigen Punkt, den wir früher schon berührt haben, sei hier nochmals kurz erinnert, daß im Gegensatz zu den seitlichen Auszweigungen der Wurzeln die Seitenglieder der Stengel exogen entstehen; dieses gilt von den Blattanlagen sowie von deren Achselsprossen. Es gilt aber nicht immer für diejenigen Ausgliederungen, die wir als Adventivsprosse zu bezeichnen haben, diese entstehen fast immer endogen. Die bekanntesten Fälle von Adventivsproßbildungen an Stämmen sind die sogenannten Stockausschläge an Baumstümpfen. Hier bildet sich aus dem bloßgelegten Verdickungsring des Stammes ein sogenanntes Überwallungsgewebe, ein Kallus, und dieser bildet dann Kallusknospen, die zu Sprossen auswachsen.

Kallus.

Aber auch an Blättern sieht man nicht selten Adventivsprosse auftreten, hier pflegen sie exogen zu entstehen. Adventivsprosse treten unter vielen anderen auch an Sonnentaublättern auf. Vielleicht das bekannteste Beispiel ist das Vorkommen von Adventivsprossen auf Blättern bestimmter Farne (*Asplenium viviparum*); an Blättern gewisser Fettpflanzen steht in jeder Einkerbung des Blattrandes ein Adventivsproß. Hier lösen sich diese Sprosse von der Mutterpflanze los, es liegen also in den beiden letztgenannten Fällen Beispiele von vegetativer Vermehrung vor. Sehr bekannt ist auch „reparative" Adventivsproßbildung auf Blättern: legt man abgeschnittene Begonienblätter — dasselbe gilt für die Blätter einiger anderer Pflanzen — auf feuchten Sand, so bildet erst die Schnittstelle ein undifferenziertes Gewebe, einen Kallus, aus einer Epidermiszelle desselben bildet sich dann der Adventivsproß. Auch ohne Vermittlung eines Kallus kann aus einer Oberhautzelle solch eines Blattes eine neue Pflanze hervorgehen; die genauere Be-

trachtung dieser Dinge würde uns aber zu weit in die Zellenlehre hineinführen; was wir gesagt haben, genügt jedenfalls zum Nachweis der exogenen Entstehung.

Wurzelsprosse.

Wir kommen nun auf die Bildung von Adventivsprossen an Wurzeln zurück, sogenannten Wurzelsprossen, die wir oben bei *Monotropa*, sodann bei den Podostemonaceen schon erwähnt haben. Im Anschluß an die Darstellung bei Warming können wir solche Wurzelsprosse, die übrigens recht häufig sind, einteilen in sogenannte additionelle und reparative; erstere erscheinen normalerweise, letztere nur nach Beschädigung der Wurzel. Die additionellen kommen bei vielen Holzgewächsen und krautigen Pflanzen vor, dienen zur Vermehrung und Erhaltung; wenn die Wurzeln flach dahinkriechen, wird den Pflanzen durch ihre Bildung auch ein gewisses horizontales Verbreitungsvermögen, ein Wandervermögen zugeeignet. Sehr hübsch kann man in vielen Fällen sehen, daß sie reihenförmig über den Erdboden treten, so die Wachstumsrichtung der Wurzel, der sie entsprossen, dem Auge verratend. Sie entstehen meistens endogen. Ganz besonders interessant ist es aber, daß sie in einigen wenigen Fällen direkt aus dem Vegetationspunkt der Wurzel unter der Wurzelhaube sich bilden. Hier liegt also eine wirkliche Umwandlung einer Wurzel in einen Stamm vor. Die Nestwurz ist das am häufigsten genannte Beispiel für diese eigenartige Tatsache; man beobachtet sie auch bei bestimmten Farnen. Sonst finden wir im allgemeinen, daß die Wurzelsprosse erst in ziemlicher Entfernung von der Wurzelspitze angelegt werden, doch rücken sie in anderen Fällen bis dicht an den Vegetationspunkt heran. — Reparative Wurzelsprosse sind, wie schon der Name sagt, solche, die an Schnitt- oder Wundflächen auftreten und für Wiederherstellung der Pflanze sorgen.

Radiäre und dorsiventrale Sprosse.

Fragen wir nun, worauf die so große Vielgestaltigkeit beruht, die wir an den Sprossen verschiedener Pflanzen oder auch an dem Sproßsystem ein und derselben Pflanze beobachten, indem wir zunächst von der Gestalt der Blätter, die dafür natürlich ganz besonders verantwortlich zu machen ist, absehen, so beruht sie, wie wir aus früheren Ausführungen und auch aus dem direkten Anblick der Natur ohne weiteres sehen können, abgesehen von der Querschnittsform und der sonstigen Ausbildung der Achse selbst, wesentlich auf der seitlichen Stellung der Blätter; ist und bleibt diese allseitig, so haben wir radiäre, stehen die Blätter zweizeilig, bilateral symmetrische Sprosse, sind die Blätter auf der einen Flanke zusammengeschoben, so sind die Sprosse dorsiventral, und gleiches ist auch dann der Fall, wenn die zwei- oder allseitig angelegten Blätter infolge der einseitigen Angriffsrichtung äußerer Faktoren ihre ursprüngliche Stellung verändern. Beispiele für radiäre, allseitig beblätterte Sprosse zu nennen erübrigt sich hier, viele orthotrope Stengel, z. B. von Kräutern, die senkrecht von oben beleuchtet werden, bieten gute Beispiele. Als Beispiel für dorsiventrale Sprosse sei auf viele horizontal im oder am Boden kriechende Sprosse hingewiesen, so viele Wurzelstöcke. Das Rhizom des als Engelsüß bekannten Farns, bei welchem die Blätter in zwei Zickzackreihen auf der oberen Seite stehen, der

kriechende Sproß des Wasserfarns *Marsilia*, den wir oben schon nannten, sind Beispiele für Sprosse, bei welchen schon durch die ursprüngliche Blattstellung Dorsiventralität zustande kommt. Ursprünglich radiäre, dann dorsiventrale Sprosse, die häufig genannt werden, sind die plagiotropen Triebe der Edeltanne. Die Nadeln werden hier gleichmäßig allseitig angelegt, später sind sie aber wie mittels eines Kammes derart „gescheitelt", daß sie rechts und links am Sproß stehen und außerdem durch Drehung ihrer Basis die Oberseite nach dem Licht wenden. Die Dorsiventralität solcher Sprosse kann dadurch, daß man die Zweige herumdreht und in der inversen Lage festhält, umgekehrt werden.

Hier wird also die Dorsiventralität durch äußere Faktoren „induziert". Das gilt aber nicht für die zweizeilig beblätterten, dorsiventralen Zweige einer Buche oder eines anderen gleich gebauten Laubbaumes, wie wir oben schon kurz erwähnt haben; hier ist die Richtung der Dorsiventralität durch die Stellung der Achse zur Mutterachse bestimmt, die nach dieser hin gerichtete Flanke der Seitenachsen wird zur Rückenseite (Oberseite). Solche Bäume zeigen übrigens auch in trefflicher Weise, daß ganze Systeme, die aus lauter dorsiventralen Sprossen aufgebaut sind, wie die Kronen dieser Bäume, schließlich doch eine einigermaßen radiäre Gestalt zur Schau tragen, eben infolge des steten Wechsels der Symmetrieebene an aufeinanderfolgenden Sprossen.

Lang- und Kurztriebe.

Nicht minder wichtig für den Habitus eines Sprosses als die Frage, nach wievielen und nach welchen Richtungen die Blätter ausstrahlen, ist die andere nach der Länge der Internodien, also dem vertikalen Abstand der Blätter. Es war oben schon die Rede davon, daß an ein und demselben Sproß dieser Abstand von unten nach oben bei Haupt- und Seitenachsen in gesetzmäßiger Weise wechseln kann. Hier sei noch an die Rosettenpflanzen erinnert, bei welchen wegen der Kürze ihrer basalen Internodien die Achse für das Laienauge streckenweise ganz verschwinden kann, deren Aussehen dann noch auffallender wird, wenn alle Internodien, auch diejenigen, welche die Blüte tragen, gestaucht sind, so daß auch die Blüte am Boden entspringt; man spricht dann von stengellosen Pflanzen. Sehr häufig treffen wir sodann den Fall, daß Sprosse an ein und derselben Pflanze sich dadurch unterscheiden, daß die einen mehr oder minder lange, die anderen mehr oder weniger kurze Internodien haben; die ersteren nennt man Lang-, die anderen Kurztriebe und diese Namen erinnern uns daran, daß wir ganz denselben Unterschied zwischen den Sprossen einer Pflanze auch bei den Algen und Moosen schon antrafen und diese Analogie wird dadurch noch größer, daß, wie dort, so auch bei den höchsten Pflanzen die Kurztriebe oft andere Blätter als die Langtriebe tragen, daß sie oft hinfällig sind, daß sie ferner hier wie dort bestimmten Funktionen angepaßt sein können, z. B. in den Dienst der Fortpflanzung treten.

Betrachten wir nun einige beachtenswerte Sonderfälle: Es gibt Pflanzen, deren vegetativer Körper lediglich aus Langtrieben aufgebaut ist, sie sind sozusagen das andere Extrem der eben genannten „stengellosen" Gewächse. Dazu

gehört u. a. die Tanne, ferner auch Laubbäume, wie etwa die Walnuß, oder andere. Bei solchen Laubbäumen steht oft in Korrelation mit dem Mangel an Kurztrieben die gewaltige Größe der Blätter, die, meistens zerteilt, die verhältnismäßig großen Räume zwischen den langgestreckten Achsen ausfüllen. — Ein Baum, der andererseits immer wieder als Beispiel dafür genannt wird, daß Kurz- und Langtriebe vorhanden und beide scharf voneinander unterscheidbar sind, ist die Kiefer. Bei unserer Kiefer tragen die Langtriebe überhaupt keine Nadeln, sondern nur Schuppen, in deren Achseln die Kurztriebe sitzen; diese haben, abgesehen von Schuppenblättern, nur je zwei Nadeln aufzuweisen. Sind diese Nadeln angelegt, so steht das Wachstum des Kurztriebes still, er fällt nach einigen Jahren ab. Die Sumpfzypresse, die wir oben schon wegen ihrer Atemwurzeln genannt haben, trägt Kurztriebe, an denen rechts und links je eine Reihe von Nadeln sitzen und die infolgedessen etwa aussehen wie ein gefiedertes Blatt; diese Kurztriebe werden am Ende jeder Vegetationsperiode abgeworfen. Lärche und Zeder haben vielnadelige Kurztriebe, welche mehrjährig sind. Auch bei vielen unserer Laubbäume kann man Lang- und Kurztriebe unterscheiden, wenngleich sie häufig ineinander übergehen können. Die Buche besitzt neben ihren Langtrieben Kurztriebe, welche jährlich nur eine geringe Zahl von Blättern bringen, außerdem die Blüten. Die Kurztriebe der Ulmen tragen keine Blätter, sondern nur Blüten.

Der Sinn davon, daß die Kronen der Laubbäume so oft aus Kurz- und Langtrieben bestehen, ist darin zu suchen, daß auf diese Weise am leichtesten der Raum der Krone mit assimilierenden Flächen ausgefüllt werden kann, indem die an den verschiedenen Achsen stehenden Blätter sich zu einem sogenannten Blattmosaik zusammenfügen; so wird ebenso wie bei jenen anderen Bäumen, die durch Ausbildung großer zerteilter Blätter den ihnen zur Verfügung stehenden Raum zwischen den Langtrieben möglichst ausnutzen, erreicht, daß große Flächen dem Licht dargeboten werden, die aber nicht starr sind, sondern dadurch, daß sie aus vielen Blättern zusammengebaut sind, dem Wind, Hagel oder Regengüssen trotzen können.

Ob ein Trieb sich zum Lang- oder Kurztrieb ausbildet, hängt vielfach von äußeren Faktoren ab. Wenn der Lichtzutritt ins Innere einer Baumkrone aus irgendwelchen Gründen erleichtert wird, so kann das bedingen, daß Knospen zu Langtrieben werden, die andernfalls gar nicht oder zu Kurztrieben ausgewachsen wären. Auch Beschneidung, Entfernung von Langtrieben usw. kann ähnliche Erfolge haben und es ist interessant zu konstatieren, daß derartige Überführungen nicht nur bei solchen Bäumen gelingen, die auch in natura sehr häufig Übergänge zwischen beiden Triebformen zeigen, sondern daß auch bei der Kiefer die experimentelle Überführung von Kurztriebanlagen in Langtriebe möglich ist.

Wachstumsrichtung oberirdischer Sprosse.

Daß zur Beurteilung eines Sprosses auch die Kenntnis seiner Wachstumsrichtung gehört, leuchtet ein. Die Erscheinung, daß Hauptsprosse senkrecht nach oben wachsen, die Seitensprosse aber schräg, ist eine mit Rücksicht auf die Durchleuchtung des Gewächses durchaus begreifliche Erscheinung.

Ebenfalls als Anpassung an die Lichtrichtung ist das Kriechen vieler Hauptsprosse begreiflich; es sei das Pfennigkraut genannt. Verschiedene Pflanzen unterscheiden sich auch durch das Maß der Neigung ihrer Seitenäste. Es ist bekannt, daß von dieser, vom sogenannten „Ablaufwinkel“ der Äste der Habitus eines Baumes sehr abhängig ist. Es sei nur an Pyramidenbäume erinnert. Als einen Baum, der durch großen Ablaufwinkel im Gegensatz zu den Pyramidenbäumen ausgezeichnet ist, nennt Warming die Vogelbeere. Bei ersteren strebt alles zum Licht auf die Gefahr hin, daß den inneren Ästen durch den allzusehr besenartigen Wuchs Licht entzogen wird, eine Gefahr, der übrigens durch die Erscheinung der Exotrophie, d. h. befördertes Auswachsen der nach außen von der jeweiligen Mutterachse gelegenen Sproßanlagen entgegengearbeitet wird. Letztere sind durch sparrigen Wuchs ausgezeichnet, häufig wird man bei ihnen beobachten, daß an den plagiotropen Ästen mit Vorliebe die flankenständigen Achselknospen gefördert werden und so Zweigsysteme entstehen, die das volle Oberlicht ausnutzen. Oft ist nachweisbar, daß die Richtung verschiedener Achsen eines Systems miteinander in Korrelation steht. Fällt die Spitze einer Tanne dem Blitz zum Opfer, so wird der Hauptast durch einen nunmehr orthotrop, statt wie bisher plagiotrop wachsenden Seitenast ersetzt, eine Erscheinung, die man im Gebirge z. B. auch an Lärchen gut beobachten kann, während bei der Araukarie die Wachstumsrichtung den Seitenzweigen „inhärent“ ist und bleibt.

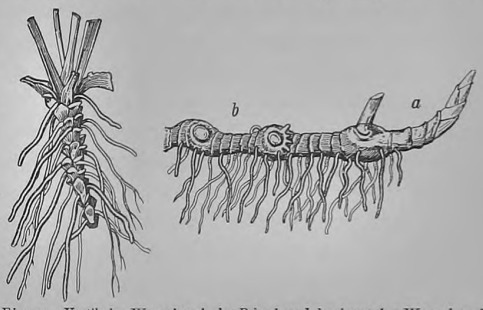


Fig. 39. Vertikaler Wurzelstock der Primel und horizontaler Wurzelstock des Salomonssiegels. Aus Warming nach Wossidlo.

Wachstumsrichtung unterirdischer Sprosse.

Wenn oberirdische Sprosse durch die verschiedene Wachstumsrichtung charakterisiert werden, so gilt das nicht minder für unterirdische, so die Rhizome (Fig. 39). Solche stehen entweder senkrecht oder wagrecht oder auch schräg, je nach der Staude, die vorliegt. Senkrechte Rhizome, so die der Primel, um nur ein Beispiel zu nennen, pflegen Kurztriebe zu sein, wagrechte können entweder ebenfalls Kurztriebe sein oder auch Langtriebe, im letzteren Fall nähern sie sich den unterirdischen Ausläufern, auf die später noch zurückzukommen sein wird. Rhizome sterben von hinten her ab, und wenn sie sich verzweigen, werden durch dies Absterben die Zweige isoliert, die Pflanze vermehrt sich auf vegetativem Weg. Dabei zeigen die Pflanzen ein freilich meist beschränktes Wandervermögen; solche mit vertikalem Rhizom ein vertikales Wandervermögen, sie bilden Rasen, die sich auf ihren eigenen Trümmern langsam in die Höhe heben, — bei den rasenbildenden Moosen trafen wir ganz ähnliche Verhältnisse an. Rhizompflanzen mit horizontalem Wandervermögen, d. h. wagrechtem, sich verzweigendem und hinten ab-

sterbendem Rhizom leben, wie Warming treffend hervorhebt, infolge dieser ihrer Organisation, wenn auch nicht rasenförmig, so doch „gesellig". Daß jedem Rhizom seine Wachstumsrichtung unter bestimmten Bedingungen inhärent ist, kann man durch den Versuch nachweisen, ein normalerweise horizontales Rhizom vertikal mit der Spitze nach oben oder unten in den Boden zu stecken. Es wird sich an seiner wachsenden Spitze so lange krümmen, bis diese die normale Richtung wieder eingenommen hat. Pflanzt man ein Rhizom, dem eine spezifische Tiefenlage zukommt, höher oder tiefer in den Boden, so wird es ebenfalls so lange schräg nach unten oder nach oben wachsen, bis es wieder in richtiger Tiefe ist, für welche es also einen förmlichen „Instinkt" hat, ohne daß es gelungen wäre, bis jetzt diejenigen äußeren Faktoren zu ermitteln, welche dem Organ seine Tiefenlage anzeigen. Daß auch kontraktile Wurzeln dabei helfen können, ein solches Rhizom tiefer in den Boden hinabzuziehen, haben wir früher gehört.

Mono- und sympodiale Sprosse.

Nun bestehen in der Mehrzahl der Fälle die Rhizome aus vielen aneinandergesetzten Sproßgliedern, und wenn wir eben die Richtung der Rhizome diskutiert haben, so müssen wir nun noch ein Wort über die Wachstumsrichtung ihrer einzelnen Glieder sagen. Da ist nun der Fall besonders häufig, daß jedes Glied zuerst horizontal wächst, dann aber senkrecht nach oben, daß es also während des Wachstums aus inneren Gründen „umgestimmt" wird, um am Licht grüne Blätter oder Blüten oder beides zu bilden. Unter der Oberfläche wird es dann fortgesetzt durch einen Seitensproß, der sich in die gerade Verlängerung seines unterirdischen Teiles stellt, eine Strecke horizontal wächst, um sich dann wieder aufzubiegen. Dann ist, wie ersichtlich, das Rhizom ein Sympodium. Solch ein Rhizom pflegt an den wagrechten Teilen Schuppenblätter, an den senkrecht wachsenden grüne Blätter zu tragen. Der Salomonssiegel, bei welcher Staude die Stellen, wo die jährlich absterbenden oberirdischen Teile der Sprosse abgegliedert werden, in Form einer siegelähnlichen Narbe an dem sympodialen Rhizom deutlich bleiben, führt daher diesen Namen (Fig. 39). Seltener kommt es vor, daß ein einziger seiner ganzen Länge nach wagrechter Sproß das Rhizom bildet und grüne Blätter, außerdem Seitenzweige mit Blüten nach oben sendet. In diesem Fall ist das Rhizom ein Monopodium. — Wenn wir Sprosse, die unterirdisch leben, als geophil, solche, die oberirdisch leben oder nach dem Licht wachsen als photophil bezeichnen, so können wir bei einem sympodialen Rhizom offenbar sagen, daß seine Glieder zuerst geo-, dann photophil sind, während das monopodiale dauernd geophil, seine Seitensprosse aber photophil sind.

Wenngleich nun die Rhizome beliebte Schulbeispiele zur Erörterung des Unterschieds zwischen monopodial und sympodial gebauten Achsen sind, so kann doch die gleiche Fragestellung natürlich auch auf oberirdische Sprosse, z. B. die Zweige der Laubbäume angewendet werden, und da wird es den Laien wundern, zu hören, daß die scheinbar aus einem Monopodium bestehenden Langtriebe bei Weiden, Ulmen und vielen anderen Bäumen tatsächlich Sympodien sind, indem das jeweilige Ende des Jahrestriebes abstirbt

und der Trieb fortgesetzt wird durch eine weit obenstehende Seitenknospe (Fig. 40).

Schlingpflanzen.

Da von Wachstumsrichtung die Rede war, sei an dieser Stelle noch darauf hingewiesen, daß manche Sprosse nicht die erforderliche Festigkeit haben, um die von ihnen angestrebte senkrechte Richtung beizubehalten. Soweit sie dies dadurch erreichen, daß ihr Sproß sich an Stützen emporwindet oder emporschlingt, nennt man sie bekanntlich Schlingpflanzen. Die Stengelspitze beschreibt Schraubenlinien in der Luft und kann auf diese Weise andere senkrechte oder schwach geneigte Zweige umschlingen, auf diese Weise in die Höhe gelangen, und so die Blätter und Blüten ans Licht bringen. Die nähere Analyse dieses Vorganges ist Sache der Reizphysiologie. Es sei noch erwähnt, daß Schlingpflanzen häufig eine dimorphe Ausbildung ihrer Sprosse zeigen, indem sie vermittels Langtrieben winden und an nicht windenden Kurztrieben ihre Blüten entwickeln. — Die Schlingpflanzen, wie Bohnen, Hopfen u. v. a., sind das erste Beispiel für „Lianen", das wir angetroffen haben, weitere werden später folgen.



Fig. 40. Ein zu sympodialer Weiterentwicklung vorbereitetes, Mitte Juli gesammeltes Sproßende der Ulme. Der verkümmerte Endtrieb, von dem nur das basale Stück am Stamm zurückbleibt, ist nach rechts abgebogen. *f* Achselknospe des abgebildeten Blattes, welche die Stelle der Endknospe einnimmt, und in der nächsten Vegetationsperiode den Sproß fortsetzen wird. Nach Wiesner.

Umgebildete Achsen.

Wir kommen nun zu den umgebildeten Achsen. Wenn wir die normale Funktion von Achsen darin erblicken, daß sie die Blätter, die Ernährungsorgane des Pflanzenkörpers tragen sollen, so würden wir als „umgebildet" solche Achsen bezeichnen, bei welchen andere Funktionen in den Vordergrund treten, ohne daß die ursprüngliche nun ganz ausgeschaltet zu sein brauchte.

Knollen.

Schon normale Achsen dienen oft zur Speicherung von Reservestoffen, so vor allem die Stämme der Bäume. Auch in Rhizomen haben wir schon Stengelgebilde kennen gelernt, welche der Reservestoffspeicherung neben anderen Funktionen, wie Überwinterung, Ausbreitung der Pflanze, dienen; Sprosse aber, bei welchen die Speicherung der Reservestoffe der eigentliche Lebenszweck ist, sind die Knollen, also dick angeschwollene, meistens unterirdische Stengelgebilde. Sie entstehen häufig aus der Hauptachse z. B. durch Anschwellung des Hypokotyls, so beim Alpenveilchen (*Cyclamen*), beim Rettich, beim Kohlrabi.

Hierher sind auch zu rechnen die Knollen der schon früher erwähnten *Myrmecodia*, die einen halben Meter lang werden können, ferner die des gleichfalls in Java beheimateten und gleichfalls epiphytischen *Hydnophytum*, welche aus den Hypokotylen hervorgegangen, einmal als Wasserspeicher dienen, sodann aber, da sie mit Hohlräumen durchsetzt sind, das Wasser auch von außen auffangen. Endlich beherbergen sie Ameisen, deren Kot die Pflanzen, die nicht wie viele andere Epiphyten Humus sammeln, düngt. —

Als Wasserspeicher fungieren Stengelknollen auch bei anderen Epiphyten, so bei Orchideen, wie man in allen unseren Gewächshäusern sehen kann, ferner bei Xerophyten, unter denen sich Formen finden, deren Knollen lange Zeiten hindurch ohne Wasserzufuhr alljährlich austreiben können. Bei der Kartoffel werden sie, wie allbekannt, am Ende von unterirdischen Ausläufern gebildet.

Knollen können zwar mehrjährig sein, so die des Alpenveilchens, in der Mehrzahl der Fälle aber leben sie nicht einmal ein Jahr, indem sie zu Ende der einen Vegetationsperiode gebildet, zu Beginn der nächsten schon ausgesaugt werden. Für Ersatz wird dann je nach der Organisation der Pflanzen auf die verschiedenste Weise gesorgt. Beim Safran schwillt der Seitentrieb in der Achsel des obersten Laubblattes der Pflanze zur jungen Knolle an; da dieser Trieb nahe an der Knollenspitze steht, sitzt die junge Knolle auf der alten ausgesogenen darauf. Bei der Herbstzeitlose steht die neue Knolle neben der alten, das beruht darauf, daß sie in diesem Fall gebildet wird durch Anschwellung einer Seitenknospe, die seitlich am Grund der alten Knolle sitzt. Manche Knollen bestehen nur aus einem angeschwollenen Internodium, so von den schon erwähnten die des Alpenveilchens, der *Myrmecodia*, des Rettichs. Andere sind „mehrgliedrig", d. h. aus mehreren Stengelgliedern hervorgehend, darum nicht nur an ihrer Basis oder Spitze sondern auch an den Längsseiten mit Schuppenblättern, wie die Kartoffel, oder Blattnarben, wie der Kohlrabi, besetzt; der Kohlrabi ist gleichzeitig ein Beispiel für eine oberirdische, epigäische Knolle, deren normale Ausbildung, wie Vöchting nachwies, an Lichtzutritt gebunden ist.

Sukkulente Stämme.

Die wasserspeichernden Knollen, welche wir eben erwähnt haben, führen uns nun ganz unmittelbar über zu den umgewandelten Achsen, wie wir sie bei den Xerophyten, Pflanzen heißer Gegenden, mit fleischigen Stämmen, bei den sogenannten Stammsukkulenten finden. Wir brauchen an die allbekannten Kakteen und Wolfsmilchgewächse, die hierher gehören, nur kurz zu erinnern. Der Querschnitt dieser sukkulenten Stämme ist sehr verschieden, rund, polygonal, oder die fraglichen Gebilde sind abgeflacht wie bei vielen Opuntien; das ist eine Annäherung an die Form der Blätter, die darum wohl verständlich ist, weil bei solchen Gewächsen die Blätter reduziert sind oder ganz fehlen und der Stamm, der dementsprechend ja auch wegen des Chlorophyllgehalts seiner peripheren Gewebeschichten grün dem Auge erscheint, die Assimilation der Kohlensäure allein übernehmen muß. Solche flache Stämme sind phylogenetisch zweifellos von walzenförmigen herzuleiten; Opuntien schlagen im Dunkeln zur Jugendform zurück, indem sie walzenförmige Sprosse bilden. *Phyllocactus* hat in der Jugend vierkantige, späterhin zwei-

Phyllokladien.

kantige Sprosse. Aber auch bei anderen Pflanzen als Stammsukkulenten kommt es vor, daß die Blätter ganz fehlen und durch assimilierende Sprosse ersetzt werden, so beim Spargel, bei welchem gebüschelte, am Querschnitt runde Kurztriebe diese Funktion erfüllen. Solche Kurztriebe können bei anderen Pflanzen auch vollkommen abgeflacht sein und aussehen wie Blätter;

die Tatsache, daß sie ihrerseits an ihrer Fläche oder Kante Blättchen tragen, in deren Achseln die Blütensprosse stehen, verrät aber, daß es flache Stengel mit begrenztem Wachstum sind. Man nennt sie Phyllokladien. Phyllokladien können mit Blättern und anderen Kurztrieben die Eigenschaft teilen, daß sie kurzlebig sind und abgeworfen werden (Fig. 41).

Im Anschluß hieran ist daran zu erinnern, daß jeder Stengel, soweit er grün ist, neben seiner Hauptfunktion auch assimiliert, und daß man in manchen Fällen beobachten kann, daß Pflanzen mit Blättern, die klein sind, sei es aus Gründen ihrer Organisation, sei es in Anpassung an heißes Klima, in welchem große Blattflächen versengt werden, als Ersatz dafür die Stengel lang, besenartig, auswachsen lassen, um so die assimilierende Fläche zu vergrößern, so der „Besenstrauch".



Fig. 41. Sproßende von Phyllanthus speciosus in $^2/_3$ der nat. Gr. *p* Phyllokladien, *n* ihre Tragblätter, *b* Blüten. Aus Wiesner nach Schneevogt.

Sproßranker.

Vielfach sind Sprosse in Ranken oder andere Kletterorgane umgebildet; man nennt Pflanzen mit solchen Organen auch „Sproßranker". Mit H. Schenck können wir die sogenannten „Zweigranker" als die stammesgeschichtlich jüngsten Sproßranker betrachten. Hier schlingen sich infolge ihrer Kontaktreizbarkeit Seitenzweige, die noch mehr oder minder vollständig beblättert sind, also nach unserer Definition noch nicht völlig umgebildet, da sie eben die typische Funktion der Sprosse, Blätter zu entwickeln, noch nicht aufgegeben haben, sondern offenbar erst auf dem Wege dazu sind, um Stützen. Diese Seitenzweige können ihrerseits wieder verzweigt sein; wir finden sie an tropischen Holzgewächsen. Viel genannt sind dann die „Hakenkletterer", wiederum tropische Lianen mit blattlosen Seitenästen, die sich um Stützen krümmen, und sich sodann durch kräftiges Dickenwachstum in derbe Haken umwandeln. Vielfach sind es reizbar gewordene Blütenstandsstiele, die auch noch Blütenstände tragen können, so bei der bekannten Arzneipflanze *Uncaria Gambir*. — „Uhrfederranken" nennt man spiralig in einer Ebene eingerollte, blattlose Ranken, die ebenfalls umgebildete Blütenstandsstiele sind. Die „Sproßfadenranken" treffen wir z. B. bei der Passionsblume, bei welcher es sich um blattlose, unverzweigte, achselständige Seitenzweige handelt, die mit Berührungsreizbarkeit ausgestattet sind. Beim Wein sind sie verzweigt; die Rankenäste stehen in den Achseln kleiner Schuppenblätter, wodurch die Sproßnatur ohne

weiteres bewiesen wird. Hier stehen sie den Blättern gegenüber an denselben Stellen, an denen bei anderen Blättern Blütenstände stehen. Bekannt ist die Tatsache, daß beim wilden Wein u. a. die Ranken nicht schlingen, sondern Haftballen bilden, die sich an dicken Stützen, an Mauern, Felsen usw. festhaften können.

Sproßdornen. Während Ranken die Pflanzen im Kampf ums Licht unterstützen, dienen die in Dornen umgebildeten Zweige — die „Sproßdornen" — im Kampf gegen die Tierwelt. Sproßdornen haben also im wesentlichen dieselbe biologische Bedeutung wie die „Sondergebilde", die jedermann als Stacheln bei der Rose, Brombeere usw. kennt. Sproßdornen trägt die Schlehe, der Weißdorn, Rotdorn, Kreuzdorn, Sanddorn und viele andere mehr. Beim Kreuzdorn stellt der jeweilige Hauptsproß sein Wachstum ein und läßt seine Spitze verdornen, bei der Schlehe ist es ein Seitensproß, dessen Blattachselständigkeit schon auf die Sproßnatur hinweist. Verzweigt sind die Dornen z. B. bei der in unseren Gärten häufig gezogenen Christusakazie. Dornen sind meistens der Assimilation nicht dienstbar und um diesen Ausfall an beblätterten Zweigen zu decken, sehen wir, daß bestimmte bedornte Pflanzen an den Dornen Seitenknospen zu blatttragenden Zweigen auswachsen lassen, so die Schlehe. Sodann kommt es vor, daß in derselben Blattachsel, in der die zum Dorn auswachsende Seitenknospe steht, noch eine andere Knospe angelegt ist, die zu einem beblätterten Zweig wird. Hier liegt also ein Fall vor, in welchem wir den biologischen Nutzen des Vorkommens solcher früher schon erwähnter „Beiknospen" ohne weiteres einsehen. — Das Maß der Verdornung ist vielfach von den Standortsbedingungen abhängig; sie kann bei Kultur in feuchter Luft ausbleiben. Auch kann man durch experimentelle Eingriffe erzielen, daß Anlagen, die normalerweise verdornte Kurztriebe werden, zu beblätterten Langtrieben auswachsen. — Sehr beachtenswert ist es, daß der Kreuzdorn u. a. im Jugendstadium keine Dornen hat. Auch das zeigt an, daß die Verdornung eine sekundär erworbene Eigenschaft ist. Interessant sind die Vertreter der amerikanischen, mit dem Kreuzdorn verwandten Gattung *Colletia*; hier fallen die Blätter früh ab und die Assimilation muß dann ganz von dem verdornten Sproßsystem übernommen werden. Bei einigen Arten sind die Dornen rund, bei anderen etwas abgeflacht. Bei *Colletia cruciata* sind sie aber stark abgeplattet, als Phyllokladien entwickelt; hier sind also die Sprosse gleichzeitig nach zwei verschiedenen Richtungen hin umgebildet.

Ausläufer. Als letzter Typus umgebildeter Sprosse seien noch die Ausläufer genannt, bei welchen der Sproß die Funktion übernommen hat, für das Wandervermögen, gleichzeitig auch für die vegetative Vermehrung zu sorgen, Funktionen, die wir ja schon, wenngleich vielfach nur andeutungsweise, bei vielen Rhizomen antrafen. Es gibt unterirdische Ausläufer z. B. beim Moschus- oder Hexenkraut, bei der Kartoffel, beim Körnersteinbrech, beim Sumpfziest — die drei letztgenannten Pflanzen bieten gleichzeitig Beispiele dafür, daß Ausläufer Speicherknollen hervorbringen können —; oberirdische Aus-

läufer besitzen die Erdbeeren, die Fingerkräuter usw. Je länger ihre Internodien sind, um so größer ist das Wandervermögen der Pflanze. Im übrigen können solche Ausläufer sowohl monopodial als auch sympodial gebaut sein, im ersteren Falle bilden sie Seitenknospen, die sich adventiv bewurzeln und zu neuen Pflänzchen heranwachsen, im letzteren Falle stellt sich die Endknospe des Ausläufers selbst aufrecht und bewurzelt sich und der Ausläufer wird durch einen wagrecht weiterwachsenden Seitensproß fortgesetzt.

Die Ausläufer gehören zu denjenigen Organen der höheren Pflanzen, bei deren Verwendung als Versuchsobjekten die Wachstums- und Entwicklungsphysiologie besonders schöne Ergebnisse gewonnen hat. Unterirdische Ausläufer, z. B. die eben genannten des Hexen- oder Moschuskrautes wachsen, trotzdem sie am Querschnitt runde, radiäre Gebilde sind, nicht orthotrop, sondern stets senkrecht zur Schwerkraftsrichtung, wenn sie im Dunkeln sich befinden, gleichgültig welche Flanke nach oben gekehrt wird; werden sie aber beleuchtet, so wachsen sie orthotrop und zwar senkrecht nach unten in der Richtung der Schwerkraft und gelangen so wieder in ihr natürliches Medium, wie zuerst Stahl für das Moschuskraut nachwies. Die Wachstumsrichtung ist aber nicht nur von Außenbedingungen abhängig, sondern auch vom Entwicklungsstadium: Der Stengel der Keimpflanze der eben genannten Form wächst zunächst orthotrop nach oben, krümmt sich dann, um wie eine Wurzel senkrecht nach unten zu wachsen und schließlich im Boden horizontal zu wachsen. Auch kann man Ausläufer durch Beleuchtung veranlassen, zu senkrecht wachsenden Sprossen, die statt der diesen Ausläufern eigenen Schuppenblätter grüne Laubblätter tragen, sich umzubilden, die bei Verdunkelung wieder plagiotrope Ausläufer werden. Aber nicht nur durch Wechsel der äußeren Bedingungen kann die Gestalt von Ausläufern und ihren seitlichen Organen, sowie ihre Wachstumsrichtung abgeändert werden, auch als Folge von Korrelation können derartige Umbildungen erscheinen: unterirdische Ausläufer an den beiden oben genannten Pflanzen werden dann zu oberirdischen Laubsprossen, wenn die Pflanze ihrer Laubsprosse beraubt wird. Zu erinnern ist sodann auch hier an die früher erwähnten Versuche von Voechting, die die Frage beantworten, unter welchen Bedingungen Anlagen von Seitensprossen der Kartoffel in Laubsprosse auswachsen, unter welchen sie zu Ausläufern bzw. zu Knollen werden. Diese flüchtigen Hinweise müssen an dieser Stelle genügen.

Wir haben versucht, durch die obigen Ausführungen uns ein Bild zu machen von der Ausgestaltung des Sprosses, soweit er im Dienst des vegetativen Lebens steht. Den Sproß der Blütenpflanzen als Träger der Fortpflanzungsorgane werden wir später noch kennen lernen.

Blatt. — Grund, Stiel, Spreite.

Wenn wir nunmehr zu dem dritten „Grundorgan", zu dem „Blatt" übergehen, so wollen wir uns zuerst der verschiedenen an einem gewöhnlichen Laubblatt sichtbaren Teile, ihrer Ausgestaltung und ihrer Funktionen erinnern, dann einen Blick auf die Entwicklung der Blätter am Vegetationspunkt werfen, um endlich umgebildete Blattformen ins Auge zu fassen.

Am Laubblatt unterscheiden wir den Blattgrund, den Blattstiel und die Blattspreite.

Blattgrund. Was zuerst den Blattgrund anlangt, so ist das der Teil, mittels dessen das Blatt am Stengel ansitzt. In vielen Fällen bietet dieser Blattgrund gestaltlich keine Besonderheiten dar, in anderen Fällen kann er eigenartig ausgestaltet sein und bestimmte Funktionen übernehmen. So kennt jedermann den zu sogenannten Blattpolstern (Blattkissen) umgestalteteten Blattgrund bei der Bohne, der Sinnpflanze und tausend anderen Pflanzen, bei welchen er ein wichtiges Bewegungsorgan vorstellt, das durch seine Gestaltsveränderungen bewirkt, daß die Blätter dieser Pflanzen dem diffusen Tageslicht ihre Fläche voll darbieten, daß sie sich bei zu starker Besonnung so stellen, daß das Licht nur ihre Kante trifft, daß sie nachts schlafen, d. h. sich nach oben oder unten zusammenlegen; daß die der Sinnpflanze und anderer auch auf Stoßreize hin zusammenklappen.

Blattscheide. Bekannt ist sodann die Ausbildung des Blattgrundes als Scheide, die bei Gräsern und vielen anderen Monokotylen jedermann schon aufgefallen ist. Aus umeinandergelegten Blattscheiden, nicht aus Stengelorganen besteht das, was der Laie bei den Vertretern der Gattung *Musa*, jener bei uns so häufig als Blattpflanzen kultivierten Gewächse, denen wir die Bananen verdanken, als Stamm, der kundige Botaniker aber als Scheinstamm bezeichnet, — so übernehmen hier also die mächtig entwickelten Scheiden die Funktion von Stengelorganen. Bei den Gräsern dient die Scheide in erster Linie als Schutz für die von ihr umhüllten Halmpartien; damit nicht zwischen Halm und Scheide Wasser, von der Blattspreite herabfließend sich ansammeln und zu Fäulnisprozessen hier Veranlassung geben kann, ist an der Grenze zwischen Ligula. Scheide und Spreite ein kleines aufrechtes Häutchen, die sogenannte Ligula angebracht. Auch bei Dikotylen sehen wir die Scheide manchmal kräftig entwickelt, so bei Doldengewächsen, bei denen sie einen aufgeblasenen Sack bilden kann, in dem sich, anders als bei den Gräsern, Regenwasser ansammelt, so daß man bei diesen sowie auch bei anderen Pflanzen, z. B. der Karde, bei welcher der Blattgrund eines Blattes mit dem ihm gegenständigen zu einem Trichter verwachsen ist, die Ansicht ausgesprochen hat, daß dies Wasser und etwaige in ihm gelösten Teilchen wie Kot von Tierchen der Pflanze zugute kommen könnte, eine Ansicht, die sicher zutrifft für jene oft beschriebenen tropischen Epiphyten, deren Blätter in analoger Weise mit ihren verbreiterten Ansatzstellen sich zu einem Trichter zusammenschließen. In diesem Fall liegt also eine erwiesene Funktionsbereicherung des Blattgrundes vor. Sehr häufig ist der Blattgrund zu sogenannten Nebenblättern rechts und links vom Stiel ausgewachsen; diese unterstützen, falls sie am erwachsenen Blatt einigermaßen kräftig ausgebildet sind, die Blätter in ihrer Assimilationstätigkeit, ja wir sehen sie in einigen Fällen die Assimilationsarbeit fast ausschließlich leisten. In anderen Fällen dienen die Nebenblätter, die sich frühzeitig ausbilden, als Schutzorgan für die noch nicht entwickelte Spreite, die im jugendlich zarten Zustand hauptsächlich des Schutzes gegen Austrocknung

bedarf. Bei den Feigenbäumen hat wohl jedermann die zu „Tuten“ umgebildeten Nebenblätter schon gesehen.

Blattstiel.

Wir kommen zum Blattstiel und erinnern uns zunächst daran, daß er oft fehlen kann. Dann sitzt die Spreite direkt dem Stengel an, oft mit breitem Grund, oder „stengelumfassend“ oder vom Stengel „durchwachsen“, oder „herablaufend“; auch „verwachsen“ können die Spreiten gegenständiger Blätter sein, Bezeichnungen, die fast jeder ohne weiteres versteht und aus seiner Jugendzeit, da er Herbarien anlegte, noch kennt. In den Fällen aber, in welchen der Stiel ausgebildet ist, dient er als wichtiges Organ, um die Spreite nicht nur am Stengel zu befestigen, sondern auch, in die richtige Lage zu bringen, dadurch daß er länger oder kürzer gestreckt ist, daß er sich krümmt oder dreht. Bei Blattrosetten kann man nicht selten hübsch beobachten, wie die Stiele der unteren Blätter länger sind als die der oberen und dadurch ihre Spreiten aus dem Schatten dieser „herausschieben“. So bei den auf dem Wasserspiegel schwimmenden Rosetten der Wassernuß. Auch die Behandlung der von uns schon genannten Anisophyllie gibt uns Gelegenheit, auf die Bedeutung der Blattstiellänge hinzuweisen. Definieren wir die Anisophyllie zunächst etwas genauer: so haben wir die Erscheinung bezeichnet, daß Blätter, die am Stengel auf gleicher oder annähernd gleicher Höhe stehen, verschieden groß ausgebildet sind. Sie ist entweder für alle Sprosse einer Pflanze kennzeichnend, so für viele Arten der schon gelegentlich anderweitiger organographischer Betrachtungen genannte *Selaginella*, an deren Stengel wir zwei Reihen kleinerer Ober- und größerer Unterblätter finden (Fig. 34), — meist sind aus Beleuchtungsgründen die nach unten stehenden Blätter anisophyller Sprosse größer als die nach oben fallenden. Von lateraler Anisophyllie spricht man dann, wenn nur die plagiotropen Äste sie zeigen, die am besten bekannten Beispiele dafür sind Bäume mit dekussierter Blattstellung. Hier, übrigens auch bei Gewächsen mit spiraliger Blattstellung ist zu beobachten, daß die nach unten stehenden Blätter in jeder Hinsicht größer sind und — darauf eben wollten wir in diesem Zusammenhang hinweisen — auch die Blattstiele länger. So sehen wir hierin eine Anpassung an Beleuchtungsverhältnisse; bedingt wird sie aber bei den genannten Bäumen durch die Schwerkraft, und zwar schon während die Blätter noch in der Knospe eingeschlossen sind. Dreht man eine Knospe eines solchen Baumes um 180 Grad, so wird, wie Nordhausen fand, erst in der nächsten darauffolgenden Vegetationsperiode die volle Umkehrung der Anisophyllie erreicht werden; sie ist zwar schon an den jugendlichen Blattanlagen ausgeprägt, aber nicht inhärent geworden. Doch kehren wir zum Blattstiel zurück, so sehen wir in manchen Fällen, daß seine Anheftung an die Spreite für das Blatt von großer biologischer Bedeutung sein kann; allbekannt sind die schildförmigen Blätter; wenn wir diese Ausbildung, bei welcher also der Stiel nicht am Rand, sondern unter der Fläche der Spreite ansitzt, in manchen Fällen vorläufig als Organisationseigenart hinnehmen müssen, können wir doch in anderen Fällen, so bei Schwimmblättern diese Ausbildung als vorteilhaft verstehen. In einigen Fällen ist bei Schwimm-

Blattstiel als Schwimmorgan oder Wasserspeicher.

pflanzen der Stiel dieser Lebensweise derart angepaßt, daß er aus lockerem Gewebe besteht und aufgeblasen ist, so als Schwimmorgan fungiert. Bei bestimmten Epiphyten des tropischen Regenwalds dient er als Wasserspeicher. Endlich

Phyllodium.

ist noch zu erwähnen die Ausbildung des Stiels als „Phyllodium". Das am häufigsten dafür genannte Beispiel bieten viele, nämlich die sog. „phyllodinen" Akazien (Fig. 42). Die Keimpflanzen dieser oft genannten Gewächse haben doppeltgefiederte „bipinnate" Blätter an Stielen, die auf dem Querschnitt annähernd rundlich sind, die erwachsenen Pflanzen zeigen aber Blätter, die größtenteils nur aus Stielen, die in vertikaler Richtung abgeflacht sind, bestehen; dazwischen findet man alle möglichen Übergangsformen mit mehr oder minder verkümmerten Blattspreiten. Die eigenartige Umbildung, die in der Phyllodienbildung gipfelt, ist eine Akkomodation an heiße Standorte, in denen die Unterdrückung zarter Blattgebilde und gleichzeitig senkrechte Stellung der Assimilatoren biologisch wenigstens begreiflich ist. Zweifellos stammen die phyllodinen Akazien von bipinnaten ab, und so dürfen wir sagen, daß die Ontogenie der ersteren ihre Phylogenie wiederholt. Nach L. Diels ist dieser Schluß allerdings nicht allgemein gültig; denn es können auch umgekehrt phyllodine Akazien wieder zu Stammeltern von bipinnaten werden, dann nämlich, wenn erstere, vielleicht durch klimatische Bedingungen veranlaßt, schon blühreif werden, ehe sie Phyllodien ausbilden, und wenn diese Erscheinung bei ihren Deszendenten erblich fixiert wird. — Daß nicht selten auch bei Pflanzen unserer Heimat der Blattstiel assimilatorische Funktion in beträchtlichem Umfang übernehmen kann, lehrt uns der Anblick geflügelter Blattstiele.

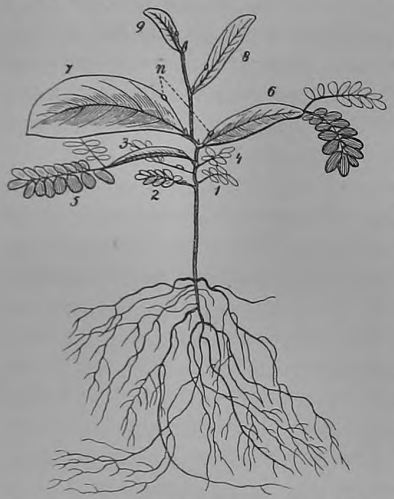



Fig. 42. Keimpflanze einer phyllodinen Akazie. Die Primärblätter 1—4 sind entwickelt wie bei anderen Acacia-Arten, 5—6 Übergänge zur Phyllodienbildung. 7—9 Phyllodien. n Nektarien. Nach Strasburger.

Auch in anderer Hinsicht kann ein wohl entwickelter, langer Blattstiel von Nutzen sein: Er bildet einen „langen Hebelarm", vermittels dessen die Blätter leichter den Windstößen, Regengüssen und Hagelschauern ausweichen können, um gleich nachher stets wieder in die richtige Lage zurückzuschnellen. Oft beschrieben ist die eigenartige, seitliche Abflachung der Espenlaubstiele, welche bewirkt, daß die Blattflächen im Winde „zittern"; so wird die Transpiration gesteigert und damit die Zufuhr von Nährsalzen aus dem Boden erhöht.

Blattspreite.

Wenden wir uns nun der Blattspreite zu, so können wir in die große Formenmannigfaltigkeit, die sich uns hier bietet, ganz unmöglich tief eintauchen mit unserer Darstellung. Zuerst sei daran erinnert, daß in der über-

großen Mehrzahl der Fälle die Spreite — wie ja auch der Stiel — ein dorsiventrales Gebilde ist. In den Fällen, in welchen im Gegensatz zur Regel Ober- und Unterseite der Blätter gleich oder fast gleich gestaltet sind, redet man von isolateralen Blättern. Ganz selten sind Blätter radiär wie die vieler Binsen. Im allgemeinen können wir an der Spreite die Nerven und das grüne Blattgewebe unterscheiden; die ersteren dienen der Festigung der Spreite und sind Leitungsbahnen für die Stoffe, die von der Pflanze her ins Blatt strömen, sodann für diejenigen, welche im grünen, durchleuchteten Blattgewebe gebildet, wieder der Pflanze zugute kommen, und häufig, aber keineswegs immer können wir die Ausgestaltung des Blattes im Zusammenhang mit seiner eben kurz geschilderten Aufgabe im Haushalt der Pflanze verständlich machen.

Auf die verschiedenen Formen der Blattspreite, die Ausgestaltung des Randes und andere Dinge, die beim „Pflanzenbestimmen“ eine so große Rolle spielen, hier einzugehen, würde für uns bedeutungslos sein; auch auf die Tatsache, daß es einfache und geteilte, „verzweigte“ Blattspreiten gibt, sei hier nur kurz hingewiesen. Betreffs der Nervatur wollen wir lediglich soviel bemerken, daß nach Potonié, der sich auf die Entwicklung der Pflanzenwelt stützt, die primitivste Form der Aderung, die wir heute noch bei Farnen und auch der Gymnosperme *Ginkgo* antreffen, die „Fächeraderung“ ist: vom Blattstiel her treten in die Spreite lauter gleich starke Adern ein, um sich unter wiederholter Gabelung und fächerartiger Auseinanderbiegung nach dem Rande zu erstrecken. Es schließt sich an die „Flußsystemaderung“, bei welcher wir Hauptnerven mit seitlichen Nerven verschiedener Ordnung haben, ohne daß aber seitliche Anastomosen zwischen ihnen zu beobachten wären. Höher steht dann die sogenannte „Maschenaderung“, endlich die Doppelmaschenaderung, bei welchen durch seitliche Verbindungen eine möglichst vollkommene „Berieselungs“- und „Entrieselungsanlage“ geschaffen und außerdem auch der mechanische Zweck der Nervatur, die Spreite auszuspannen, recht vollkommen erreicht wird. Auf weitere biologisch verständliche Besonderheiten, starke Ausbildung der Nervenverbindungen längs des Randes, um das Einreißen zu verhüten usw., sei nur hingewiesen; ferner darauf, daß große Blätter, wie das der Banane, umgekehrt derart gebaut sind, daß die Spreite zwischen den Fiedernerven erster Ordnung durch Wind oder Regen leicht zerrissen werden kann, ohne daß das Blatt wesentlichen Schaden nimmt; so erreicht die Pflanze dasselbe, was andere Pflanzen durch Ausbildung verzweigter Spreiten erzielen. Bei Palmen findet das Zerreißen der ursprünglich einheitlichen Blattfläche während der Entwicklung des Blattes aus inneren Gründen statt.

Nervatur.

Im übrigen wird die Gestalt der Blattspreite beherrscht von dem Prinzip möglichster Oberflächenvergrößerung, das aber nicht übertrieben wird, da es sonst zu Schädigungen der Pflanze führen könnte. Dies Prinzip ist, wie wir schon am Eingang unserer Betrachtungen gehört haben, deshalb so wichtig, weil nur bei großen Oberflächen die Kohlensäure für die Assimilation in ge-

Bauprinzipien der Spreite

nügender Menge dem Blattgewebe zugeführt werden kann. Bei Pflanzen feuchter, nicht zu stark besonnter Standorte kann es ungetrübt in die Erscheinung treten, damit das Blatt genügend Licht auffangen kann, damit es ferner genügend Wasser verdunstet und der dadurch unterhaltene Transpirationsstrom die Pflanze mit zureichenden Mengen von Nährsalzen versorgt. An heißen, trockenen Standorten aber tritt, wie allbekannt, das Prinzip in Konkurrenz mit dem anderen, durch mehr massige Entwicklung der Spreite eine allzu große, schädliche Wasserabgabe zu verhindern. Abgesehen von der Gestalt ist auch die Stellung der Spreite im Raum von Bedeutung: an feuchten, schattigen Orten kehrt die Spreite ihre volle Fläche dem Lichte zu, an sehr trockenen aber können wir häufig Kantenstellung beobachten; so wird zu starke Erwärmung verhindert. Beleuchten wir das nun etwas näher und beginnen wir mit der Abhängigkeit der Blattgestalt und Blattrichtung vom Licht.

Blattspreite und Beleuchtungsbedingungen.

Bei bestimmten Pflanzen hat man den Eindruck, daß weder Gestalt noch Stellung der Blätter in wesentlichem Maße von den Beleuchtungsverhältnissen abhinge; so kann man bei Gräsern, Seggen, Binsen usw., sofern sie an hellen Stellen wachsen, ja wohl sagen, die steile Stellung ihrer Blätter sei eine Anpassung an die Beleuchtungsbedingungen, doch hat man nicht den Eindruck einer Anpassung, sondern höchstens den eines Angepaßtseins, die Stellung der Blätter, möchte man fast sagen, ist „von selbst“ die richtige, d. h. sie ist Folge der Organisation. Gleiches gilt, wenn Pflanzen mit reitenden Blättern, wie Schwertlilien, bei welchen also die Spreite senkrecht statt wagrecht an den Blattgrund angeheftet ist, an sonnigen Plätzen stehen. Das Gegenstück solcher Blätter sind die Rosettenblätter, die, dem Boden flach aufliegend, das volle Oberlicht ausnutzen. Diese Ausnutzung ist in vielen Fällen um so schöner zu beobachten, als Rosettenblätter häufig um so breiter sind, je kleiner die Zahl der Geradzeilen, in denen sie stehen. (Vgl. ob. Phyllotaxis) In Gegensatz zu den eben berührten treten solche Gewächse, welche durch nachträgliche Stellungsveränderungen günstige Lichtlage erzielen; die berühmtesten sind die viel besprochenen, vorhin schon genannten Kompaßpflanzen mit ihren vertikal sich stellenden Spreiten, die nur der Früh- oder Spätsonne ihre Flächen darbieten. Derartige Blätter sind im höchsten Grad photometrisch, wie Wiesner solche nennt, die eine bestimmte „Lichtlage“ einnehmen im Gegensatz zu den aphotometrischen. Als vollkommen aphotometrisch werden u. a. die Kiefernadeln bezeichnet.

Photometrische und aphotometrische Blätter.

Unter den photometrischen Blättern unterscheiden wir mit Wiesner panphotometrische, welche sich derart einstellen, daß sie nicht nur diffuses Licht, sondern auch Sonnenlicht mit ihrer Fläche abfangen, und die euphotometrischen, die ihre Fläche so stellen, daß sie möglichst viel diffuses Licht empfängt; wir erwähnen das hier, um darauf hinzuweisen, daß man eben bei den letzteren, die besonders im Waldesschatten oder anderen, ähnlichen Orten vorkommen, ganz besonders schön manche Eigenarten der Gestalt mit der Tatsache sich erklären kann, daß Flächen geschaffen werden, die möglichst viel

Licht auffangen und ausnützen sollen. Assymetrische Ausgestaltung der Blattfläche, eigenartige, gegenseitige Stellung der Teile eines zerteilten Blattes, kombiniert mit den früher besprochenen Wachstumserscheinungen, Drehungen von Blattstielen und Internodien, Anisophyllie usw. bedingt, daß eine große assimilierende Fläche geschaffen wird, ein Blattmosaik, wie wir es früher nannten, das von Wind und Wetter nicht erst in Scherben geschlagen werden kann, weil es selbst schon aus vielen Teilstückchen besteht. Zu erinnern ist an dieser Stelle daran, daß die Lichtlage vielfach erst in einem gewissen Entwicklungsstadium eingenommen wird. So werden die Blätter der Tropenbäume zunächst, wie man sich im Anschluß an Treub recht bezeichnend auszudrücken pflegt, „ausgeschüttet", d. h. sie hängen zunächst noch, wenn sie ihre definitive Größe schon erreicht haben, schlaff an schlaffen Stielen herab, erst nach einiger Zeit findet die Ausbildung des Chlorophyllapparates statt, und dann nehmen sie ihre Lichtlage ein, indem Stiel und Spreite ihre Festigungseinrichtungen ausbilden. — Bei den panphotometrischen Blättern, welche auch das direkte Sonnenlicht nicht scheuen, finden wir nicht in gleich ausgeprägtem Maße diese Ausbreitung der Spreite in möglichst ebener Fläche. In Gegensatz zu diesen Blättern mit sogenannter fixer Lichtlage treten die oben schon erwähnten, welche mit Hilfe von Gelenken sich jeweils in die ihnen zusagende Lichtlage bringen.

Blattoberfläche.

Daß auch die Ausbildung der Blattoberfläche den Lichtgenuß der Blätter reguliert, zeigt die bekannte Erscheinung, daß Blätter sonniger Standorte vielfach durch ihre glänzende Oberfläche viel von dem auf sie aufstrahlenden Licht zurückwerfen — es sei an die „Glanzlichter" der Blätter in den Tropen erinnert —, Schattenpflanzen umgekehrt häufig mit matter, „sammetartiger", viel Licht absorbierender Oberfläche ausgerüstet sind. Auch sei auf die Behaarung, die besonders bei Pflanzen sonniger Orte mächtig entwickelt sein kann, hingewiesen. Vergleicht man Sonnen- und Schattenblätter ein und derselben Pflanze, so zeigt sich ganz im allgemeinen, daß die ersteren derber gebaut, von größerer Dicke sind als die letzteren.

Sonnen- und Schattenblätter.

Werfen wir nun einen kurzen vergleichenden Blick auf Blattgestalten trockener und feuchter Standorte, auf sogenannte xerophile und hygrophile Blätter, so ist es ohne weiteres klar, daß sich der Begriff xerophiles Blatt häufig mit dem Begriff Sonnenblatt, der Name hygrophiles Blatt mit Schattenblatt decken wird. So sehen wir denn auch beim hygrophilen Blatt mächtige Flächenentwicklung, dünnen Querschnitt, beim Blatt der Xerophyten umgekehrt Reduktion der Oberfläche verbunden mit anderen zweckentsprechenden Einrichtungen. Diese xerophilen Blätter sind entweder Organisationsmerkmale, so bei den Nadelhölzern, oder aber nachträglich erworbene Anpassungen an trockene Standorte, so bei denjenigen Mono- oder Dikotylen mit solcher Blattform, bei deren Vorfahren wir Blätter mit größerer Flächenentwicklung anzunehmen haben. Daß solche xerophile Blätter von anderen mit größerer Flächenentwicklung abzuleiten sind, kann auch daraus entnommen werden, daß letztere häufig an der Jugendform von Xerophyten

Xerophile Blätter.

noch auftreten. Falls dies der Fall ist, kann man durch Kultur im feuchten Raum erzielen, daß auch an den älteren Pflanzen nicht xerophil ausgebildete Blätter wieder auftreten. Von besonderen gestaltlichen Anpassungen dürfen

Rollblätter.

wir bei den xerophilen Blättern auf die nicht seltene Umrollung des Blattrandes hinweisen, auch auf die Tatsache, daß wir wirkliche Rollblätter kennen, die bei feuchter Witterung flach sind, bei trockener aber eingerollt.

Hygrophile Blätter. Träufelspitze.

Als Anpassungserscheinungen hygrophiler Blätter sei auf die so häufig erwähnte „Träufelspitze" hingewiesen, welche bedingt, daß das Regenwasser schnell abläuft und die Spreite trocken gelegt wird. Zumal im feuchten Tropenwald findet man diese lang ausgezogene Spitze des Blattes häufig, die dann in ihrer Funktion durch die schon erwähnte, sammetartige Ausgestaltung der Oberfläche unterstützt wird. Ombrophil können wir mit Wiesner solche Blätter des Regenwaldes nennen im Gegensatz zu den ombrophoben, denen solch feuchtes Klima nicht zusagt, weil ihnen die eben genannten Einrichtungen abgehen. Mit der Wasserökonomie steht sodann die Ausbildung des Blattrandes im Zusammenhang, da auf dessen Zähnen häufig Wasserdrüsen, Hydathoden, stehen, durch die Wasser ausgepreßt wird. Bestimmte Ausgestaltungen des Blattrandes hat man übrigens auch als Schutzmittel gegen Tierfraß zu deuten versucht.

Hydrophile Blätter. Tauchblätter.

Hier schließen sich dann die „hydrophilen" Blätter an, die Blätter von Wasserpflanzen. Am charakteristischsten dem Medium Wasser angepaßt sind begreiflicherweise die Tauchblätter, die ganz submers wachsen. Solche zeigen vielfach eine sehr große Oberfläche infolge von weitgehender Zerteilung der Fläche, sogenannte Kiemenblätter, in anderen Fällen sind es bandförmige, lange Gestalten oder auch sehr dünne Flächen, die in ihrer äußeren Form mit Salatblättern verglichen werden. Die Ausbildung kann als nützlich betrachtet werden, indem solche Blätter aus dem Wasser Kohlensäure und andere Nährstoffe in großer Menge aufnehmen können.

Gitterblätter.

Besonders interessant sind die Tauchblätter ausgestaltet, nämlich als sogenannte Gitterblätter, bei verschiedenen Arten der mit unseren Laichkräutern entfernt verwandten Gattung *Aponogeton*, z. B. der danach so genannten Art *A. fenestralis*, bei welcher die ganze Blattfläche ein feines Gitterwerk vorstellt. Vielleicht liegt hier ein biologisches Analogon vor zu jenen früher genannten Algen, *Agarum* und anderen Formen, deren flächenförmiger Thallus durchlöchert ist.

Heterophyllie bei Wasserpflanzen.

Bei Wasserpflanzen können die eben erwähnten, stark zerteilten submersen Blätter vereint vorkommen mit Schwimmblättern oder Luftblättern, manchmal auch mit Schwimm- und Luftblättern zusammen (Fig. 43); auch gibt es andere Wassergewächse, bei welchen nur Schwimm- und Luftblätter sich zeigen. Jedenfalls haben wir hier die schönsten, mannigfachsten Beispiele für Heterophyllie. Man kann mit Goebel die zuerst erscheinenden submersen Blätter auch als Jugendblätter den Folgeblättern entgegenstellen und sagen, daß sie Hemmungsbildungen sind im Vergleich mit den anderen Blättern,

insofern als ihre Anlagen durch das Wasser verhindert werden, sich in der Weise, wie sie es bei Luftzutritt getan haben würden, weiter zu entwickeln, und zwar Hemmungsbildungen, bei denen sich gleichzeitig in der Ausbildung der zerteilten Spreite ein Fortschritt in anderer Richtung, und zwar ein für die Pflanze nützlicher zeigt.

Jugendformen, von denen wir eben ein Beispiel vor uns hatten, sind wir ja früher schon begegnet: Ein Sproß kann sich an einer jugendlichen Pflanze durch andere Blattstellung, durch andere Querschnittsform von dem Sproß der erwachsenen Pflanze unterscheiden; bei den phyllodinen Akazien ist es wie auch bei den soeben behandelten Wasserpflanzen die Heterophyllie, welche den Unterschied der Jugendform gegenüber der Gestalt der älteren Pflanze ausmacht. Doch brauchen wir eigentlich nicht so weit zu suchen, um Beispiele für diese Erscheinung zu finden: jeder Keimling ist infolge der eigenartigen Gestalt der Keimblätter ebenfalls heterophyll; aber auch wenn wir von Keimblättern absehen, können wir feststellen, daß die auf die Keimblätter folgenden Blätter, die sogenannten Primärblätter anders und zwar einfacher aussehen als die Folgeblätter; sie können sogar auf kleine Schuppen reduziert sein. Nordhausen zeigte ganz neuerdings, daß an Laubhölzern die unteren Laubblätter jedes Sprosses „selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen" im Vergleich mit den höher stehenden Laubblättern. Bei solchen Pflanzen, die im erwachsenen Stadium durch Reduktion der Blätter ausgezeichnet sind, bei denen z. B. die Blätter verdornen und der Stengel die Assimilation übernimmt, oder in analogen Fällen, kann es vorkommen, daß auf die Keimblätter und die eigentlichen Primärblätter zuerst noch Blätter folgen, welche normal entwickelt sind, und auf diese erst die zu Dornen reduzierten. Wenn man hier die normal entwickelten Blätter mit zu den Jugendblättern zählen will, sind sie vollkommener entwickelt als die der älteren Achsen, in Wirklichkeit sind sie aber eben die „eigentlichen" Blätter und die der erwachsenen Pflanze rückgebildet.

Jugendblätter.

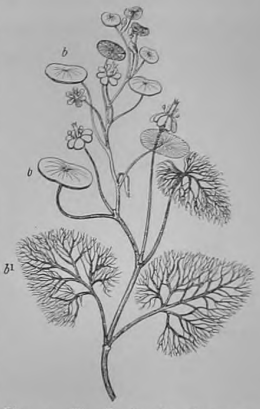



Fig. 43. Ein Zweig des Seerosengewächses Cabomba. $b$ Luft- bzw. Schwimmblätter, $b^1$ Tauchblätter. Aus Wiesner nach Baillon.

Einen besonders interessanten Fall von Heterophyllie zeigt der Efeu. Die kletternden Sprosse haben drei- oder fünflappige Blätter; die an diesen stehenden, nicht kletternden Blütensprosse aber elliptische, nicht gelappte. Betrachtet man Keimpflanzen, so sieht man, daß deren Primärblätter nicht gelappt und elliptisch sind wie die am Blütensproß. Diese Blattform ist also die phylogenetisch ältere, die gelappte aber nachträglich mit der kletternden Lebensweise erworben. Auch bei Nadelhölzern kann man aus der Ontogenie ein Stück Phylogenie ablesen: Die Jugendformen der mit Schuppenblättern ausgestatteten Lebensbäume haben Nadeln, d. h. die Blattform, die ihren Aszen-

Heterophyllie beim Efeu.

Heterophyllie bei Nadelhölzern. Fixierte Jugendformen.

denten zu eigen war. Für den Gartenliebhaber wie für den theoretischen Morphologen gleich interessant ist die Erscheinung, daß Stecklinge der Jugendform dieser Lebensbäume, welche noch Nadelblätter haben, diese dauernd beibehalten, man kann die Jugendform „fixieren". Für Stecklinge von Blütensprossen des Efeus gilt dasselbe; sie wachsen zu Efeubäumen heran. — Alle diese Beispiele für Heterophyllie sind offenbar Sonderfälle jener heteroblastischen Entwicklung, welche wir früher u. a. bei den Armleuchteralgen, beim Moosgametophyten, unter den Blütenpflanzen bei den phyllodinen Akazien schon kennen gelernt haben. Da die verschiedenen Altersstadien solcher Pflanzen durch verschiedene Gestaltung ausgezeichnet sind, schlägt L. Diels vor, diese Heteroblastien unter dem Begriff der „Helikomorphie" (ἡλικία, Alter) zusammenzufassen.

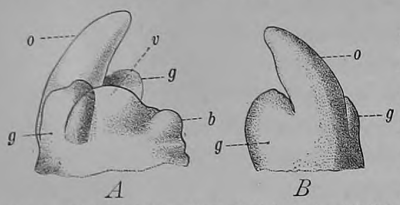



Fig. 44. Blattentwicklung bei der Feldulme. *A*: *v* Scheitel des Stammes, *b* jüngste Blattanlage in Form eines noch ungegliederten Höckers. Die Anlage des nächstälteren Blattes gegliedert in Blattgrund (*g*) und Oberblatt (*o*). *B* Die Anlage des älteren Blattes schräg von außen gesehen. Vergr. 58. Nach Strasburger.

Die ganze Ontogenie, die Gestaltung ihrer einzelnen Phasen und ihre Aufeinanderfolge ist aber wandelbar unter dem Einfluß der Lebensbedingungen und wir haben oben bei Besprechung der phyllodinen Akazien schon gehört, daß nicht alle Phasen der Heterophyllie durchlaufen werden müssen, vielmehr die Ausbildung der Folgeblätter unter Umständen unterbleiben kann, dann z. B., wenn schon die Jugendformen blühreif sind. Beachtenswert ist der durch Goebel geführte Nachweis, daß die Jugendblätter bestimmter Pflanzen bei schwacher Beleuchtung, die zur Ausbildung der späteren Blätter nicht ausreicht, sich entwickeln können und daß man durch schwache Beleuchtung der erwachsenen Pflanze diese dazu veranlassen kann, wiederum Jugendblätter zu bilden. So sieht man, daß die Reihenfolge: Jugendblätter, Folgeblätter, keine der Pflanze unbedingt inhärente ist, sondern die Blattausbildung unter dem Bann der äußeren Bedingungen steht. In ganz gleicher Weise kann man übrigens auch bei heterophyllen Wasserpflanzen die Blattanlagen, je nachdem man sie in Luft oder in Wasser heranwachsen läßt, zu Luft- oder Wasserblättern werden lassen.

Heterophyllie epiphytischer Farne.

Auf einige besonders beachtenswerte Fälle von Heterophyllie, bei Epiphyten des tropischen Regenwaldes, sei schließlich hingewiesen: Bestimmte Farne bilden, mit ihren Sprossen am Stamme eines Stützbaumes emporkletternd, abwechselnd Blätter aus, die als Assimilatoren (und auch zur Bildung der Sporen) dienen, und andere, sogenannte Nischenblätter, hinter denen sich Humus ansammelt. Bei anderen Formen werden statt der Nischenblätter fest an dem Stützbaum anliegende „Mantelblätter" gebildet, die, sich dicht übereinander legend, vermodern und so selbst zu Humus werden.

Entwicklung des Blattes.

Nachdem wir uns über die Teile des Blattes, Grund, Stiel, Spreite in großen Zügen unterrichtet haben, wollen wir einen kurzen Blick auf die Ent-

wicklung des Blattes werfen (Fig. 44 u. 45.) Soviel wissen wir schon, daß Blätter am Vegetationspunkt in streng akropetaler Reihenfolge als Höcker angelegt werden. Diese Höcker, wir folgen einer von Warming gegebenen Darstellung, wachsen nun zuerst gleichmäßig oder aber an ihrer Spitze in bevorzugter Weise, hierauf zeigt sich eine Teilung der Anlage in zwei Teile, den Blattgrund und das sogenannte Oberblatt. Nun wächst zuerst der Blattgrund am kräftigsten weiter, hierauf findet die Ausmodellierung der Spreite statt, in einer übrigens sehr verschiedenartigen Weise. Wie Fig. 45 zeigt, werden bei gefiederten Blättern die Abschnitte der Spreite in akropetaler Folge angelegt. Meist „eilt" die Blattspitze in ihrer Entwicklung der Spreite „voraus"; ganz besonders auffallend bei tropischen Lianen, bei denen man mit Raciborski von einer „Vorläuferspitze" spricht. — Die Ausbildung des Stiels erfolgt zuletzt, es bleibt also zwischen Grund und junger Spreite eine interkalare Wachstumszone erhalten; dies ist ein Merkmal in der Entwicklung, worin sich die Blätter von den nicht interkalar, sondern durch Spitzenwachstum sich verlängernden Achsenorganen unterscheiden. Da nun der Blattstiel selbst da, wo er mächtig entwickelt ist, nicht unbegrenzt in die Länge wächst, besitzen die Blätter, wie allbekannt, ein begrenztes Wachstum, wiederum im Gegensatz zu den Achsenorganen, die ein theoretisch unbegrenztes Wachstum besitzen. Freilich, Übergänge sind auch hier vorhanden, erinnern wir uns doch, daß auch Achsen, vorwiegend Kurztriebe, „aus inneren Gründen" auf einer gewissen Entwicklungsstufe stehen bleiben.

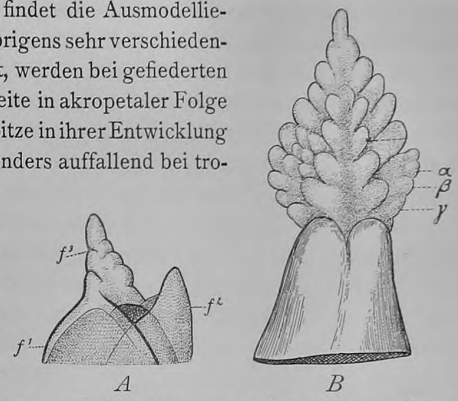



Fig. 45. Fenchel. *A* Sproßspitze mit den drei jüngsten Blättern. $f^1$ noch ungeteilt, durch die Scheide von $f^3$ hindurch sichtbar. In $f^2$ ist die Trennung von Blattgrund und Oberblatt erfolgt. In $f^3$ werden die Seitenteile akropetal angelegt. *B* Das sechst-jüngste Blatt: Scheide etwa ebensogroß als die Spreite. Die Abschnitte der Spreite entstehen akropetal. $\alpha$ ist jünger als $\beta$, $\beta$ jünger als $\gamma$. Aus Warming nach Oersted.

Interkalarwachstum der Blätter.

Auch in der Lebensdauer erinnern Blätter vielfach an Kurztriebe; wie diese haben sie eine meist nur ziemlich kurze Lebensdauer; für die gewöhnlichen Blätter ist es unnötig, darauf noch besonders hinzuweisen, aber auch die sogenannten immergrünen Blätter dauern im allgemeinen nicht so lange aus als die Achsen, die sie tragen; die Fichtennadeln, die etwas über zehn Jahre alt werden können, sind wohl die am längsten lebenden immergrünen Blattorgane. Warming weist darauf hin, daß eine Pflanze, deren Blätter ebenso alt werden als die Pflanze selbst, die eigenartige südwestafrikanische Wüstenpflanze *Welwitschia mirabilis* ist. Hier trägt der aus dem Hypokotyl hervorgehende, rübenartig geformte Stamm an seinem oberen Rand nur zwei gegenständige Blätter, die mittels einer basalen Wachstumszone dauernd in die Länge wachsen, während die Blattspitzen allmählich absterben. Bei dem oben (S. 257) erwähnten *Streptocarpus* wird das Blatt gleichfalls so alt, wie die ganze Pflanze.

Lebensdauer der Blätter

Blätter mit Spitzenwachstum.

Einen sehr eigenartigen Ausnahmefall von der Regel, daß die Blätter interkalar wachsen, bilden, abgesehen von vereinzelten Samenpflanzenblättern, die Farnwedel, bei welchen die spiralig eingerollte Spitze wächst. Die seitlichen Ausgliederungen werden streng akropetal angelegt. Das Spitzenwachstum kann mehrere Jahre dauern, die Wedel können bei bestimmten Formen außerordentlich lang werden; auch können ganz wie bei Achsen Perioden des Wachstums und solche der Ruhe miteinander abwechseln. Es deutet das darauf hin, daß die Farne ein phylogenetisch alter Typus sind, bei welchem der Unterschied zwischen Blatt und Achse noch nicht so durchgreifend ist wie bei den Samenpflanzen; es zeigt also, daß der Unterschied zwischen Blatt und Achse sich erst allmählich herausgebildet hat, und daß es falsch ist, von einer vollkommenen Wesensverschiedenheit beider zu sprechen, zwischen denen es keine Übergänge geben könne.

Farnwedel als Ausläufer.

Es sei in diesem Zusammenhange auf die ganz eigentümliche Tatsache hingewiesen, daß bei bestimmten Farnen der Vegetationspunkt der Wedel direkt in den eines Sprosses übergehen kann. Es handelt sich um Farnblätter, die sich ausläuferartig umgestalten und an der Spitze ein junges Farnpflänzchen bilden. — Indem sich an einem Wedel dieses letzteren der gleiche Vorgang wiederholt, können lange, sympodial gebaute Ausläufer entstehen.

Umgebildete Blätter.

Wir haben nun noch einige Worte über umgebildete Blätter zu sagen und kommen zuerst zu denjenigen Blattgebilden, welche ganz oder teilweise in Ranken umgebildet sind. Pflanzen, die solche tragen, würden wir als

Blattranker.

Blattranker den oben abgehandelten Sproßrankern gegenüberzustellen haben. Zunächst haben wir hinzuweisen auf Formen, bei welchen die Blätter, obwohl gestaltlich kaum verändert, zum Ranken befähigt sind. Hierher gehören als häufig genannte Arten die Vertreter der als Erdrauch bekannten Gattung, bei der einige Arten mit ihrer durch Berührung reizbaren Blattspreite, andere — in etwas vollkommenerer Weise — mit ihren Blattstielen, welche die gleiche Reizbarkeit besitzen, Stützen umschlingen. Ein Blattstielranker ist ferner die Waldrebe, *Clematis*. Auch gibt es Blattspitzenranker, so einige Liliengewächse (Fig. 46), deren lang ausgezogene Blattspitze auf der Unterseite, ferner die mit den Binsen verwandte tropische Gattung *Flagellaria*, deren Blattspitzen auf der Oberseite für Berührungsreize empfänglich sind. Die wichtigsten Blattranker sind aber Blattfadenranker. Hier ist zunächst die Gattung *Smilax* (Sassaparill) zu nennen, welche an ihren Blattstielen zwei fadenförmige Auswüchse zeigt, die als Ranken fungieren. Diese sind eine Crux der Morphologen gewesen, da sie keiner Kategorie von Grundorganen zugerechnet werden können; wir haben wieder einen Fall des Vorkommens von Sondergebilden, Emergenzen oder wie man sie sonst nennen will. Bei den rankenden Schmetterlingsblütlern werden in den meisten Fällen die endständigen und die oberen seitenständigen Fiederblättchen in Ranken verwandelt, die unteren Fiederblättchen sind Assimilatoren. Doch ist auch eine Form bekannt, bei welcher alle Blattfiedern Ranken vorstellen und die Assimilation den Nebenblättern übertragen ist. Bei noch anderen Familien sind es im wesentlichen

die Stiele von Fiederblättern, deren Spreite nicht ausgebildet ist, welche ranken. Sehr bemerkenswert ist es, daß von F. Czapek ein Fall beschrieben wird, in welchem die Spreite nur dann, wenn der Stiel keine Gelegenheit gehabt hat, eine Stütze zu fassen, als Assimilator ausgebildet wird. — Während in allen den eben berührten Fällen die Fadenranken Teile zusammengesetzter Blätter sind, die außerdem auch noch assimilierende Blattflächen ausbilden, treffen wir bei den Kürbisgewächsen neben den der Assimilation dienenden Blättern solche, welche ausschließliche Rankenfunktion übernommen haben. Die genaue Besprechung ihrer Morphologie würde zu weit führen.

Lianen und Halblianen.

Während wir alle Pflanzen, welche entweder mit ihren Achsen schlingen oder irgendwelche Organe zu reizbaren Ranken umbilden, als Lianen bezeichnen, können wir mit Warming von Halblianen dann reden, wenn durch nicht reizbare, sparrig abstehende Blätter und Seitenzweige oder durch Ausbildung von Stacheln, Haaren oder dergleichen Sondergebilden Pflanzen in den Stand gesetzt werden, sich zwischen ihresgleichen festzuhalten, also durch Mittel, die wir vielfach nebenbei auch bei echten Lianen antreffen, so beim Hopfen. Das bekannteste Beispiel für solche Formen in unseren Wäldern ist vielleicht das danach so benannte Klebkraut in den Tropenwäldern bilden sie gefürchtete Dickichte. Zu den beachtenswertesten unter diesen Halblianen zählen bestimmte tropische Kletterpalmen, bei denen die Mittelrippe der gefiederten Blätter zu langen biegsamen „Flagellen“ ausgewachsen ist, an welchen in rückwärts gerichtete Dornen verwandelte Fiedern, sodann auch Stacheln sitzen, und welche für Mensch und Tier, die sich in die von solchen gebildeten Dickichte wagen, sehr gefährlich werden können.



Fig. 46. Sproßspitze des Liliengewächses Gloriosa superba. Laubblattspitzen in Ranken umgebildet. Verkleinert. Nach Wiesner.

Blattdornen.

Solche Kletterpalmen und ähnliche Gewächse führen uns über zu denjenigen Pflanzen, welche ihre Blätter verdornen lassen und auf diese Weise gegenüber den Angriffen von Tieren geschützt sind. Vielleicht das am häufigsten genannte Beispiel dafür ist der Sauerdorn, an dessen Langtrieben die Blätter in einfache oder zusammengesetzte Dornen verwandelt werden, in deren Achseln Kurztriebe mit normalen Blättern stehen. Übergangsformen zwischen Blättern und Dornen fehlen übrigens an den Langtrieben nicht und lassen auch ohne genauere Betrachtung leicht die Natur der Dornen erkennen (Fig. 47). Während hier das gesamte Blatt verdornt, sind es bei den Robinien und Verwandten die Nebenblätter, welche zwei rechts und links von dem Blattkissen der Blattspindel stehende, diese schützende Dorne bilden. Bei mexikanischen Akazien sind solche Dornen hohl und von Ameisen bewohnt, sie spielen darum in den Diskussionen über „Ameisenpflanzen“ eine Rolle.

Bei den Traganth liefernden Schmetterlingsblütlern sind es die Blattspindeln, welche nach dem Abfallen der Fiederblättchen als Dornen erhalten bleiben und die basalen Teile der Pflanze, da wo die Assimilatoren längst verschwunden sind, mit einem dichten Mantel verzweigter Wehrorgane umgeben: eine Konvergenzerscheinung zu jenen Palmen, deren Wurzeldornen oben erwähnt wurden. — Allbekannt ist es von dem Anblick der Kakteen her, daß Gewächse, welche wir den Stammsukkulenten zurechnen, nicht selten verdornte Blätter tragen. Auch finden wir, daß in manchen Fällen in deren Achseln Dornbüschel stehen, d. h. umgebildete Blätter an gestauchten Achselsprossen. Oben war schon die Rede davon, daß die Jugendstadien von Pflanzen mit derart umgebildeten Blättern nicht selten noch die normalen, flächenförmig ausgebildeten Blätter tragen; auch durch Kultur unter geeigneten Bedingungen kann man Rückschlag zu der Blattform der Ahnen erzwingen.

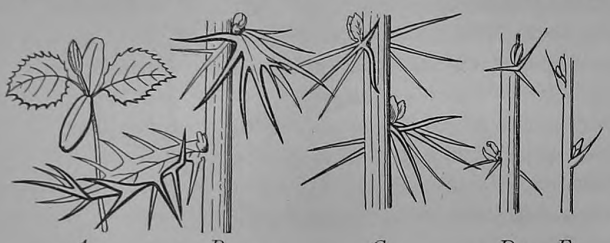



Fig. 47. Berberitze. *A* Keimpflanze. *B*—*E* Stücke eines Sprosses mit Dornen. Aus Warming nach de Candolle.

Blätter als Tierfallen.

Ganz besonders auffallend und darum häufig von berufener und unberufener Seite beschrieben sind diejenigen Blattumwandlungen, welche zur Bildung von Tierfallen führen. Bei der Kannenpflanze wird der Blattgrund als Assimilator, der Stiel als Ranke und die Spreite als Kanne mit ihren verschiedenen Einrichtungen zum Anlocken, Fangen, Ersäufen und Verdauen von Tierchen ausgebildet. Bei der Gattung *Utricularia*, welche auch bei uns einheimische Vertreter hat, werden kleine, mit Klappen verschlossene Blasen ausgebildet, in welche Wassertierchen eindringen, um zugrunde zu gehen. Auf die mannigfachen anderen Ausbildungsweisen der Insektivorenblätter, auf die Klappfallen, in welche sich die Blätter der Venusfliegenfalle umgewandelt zeigen, auf die Blätter des Sonnentaus mit ihren Emergenzen, den sogenannten Tentakeln, auf die gleichfalls mit Tentakeln besetzten Blätter der in Spanien, Portugal und Marokko heimischen Gattung *Drosophyllum*, welche mit den Farnwedeln die Eigenschaft teilen, ein ausgesprochenes Spitzenwachstum zu besitzen, kann hier nur hingewiesen werden. Doch darf wohl erwähnt werden, daß eine der eben genannten Pflanzen für den Morphologen noch aus einem anderen Grunde von ganz besonderem Interesse ist. Betrachten wir die im Wasser flutenden Sprosse der *Utricularia vulgaris*, so sehen wir, daß sie dorsiventral sind: die Spitze ist spiralig eingerollt, auf beiden Flanken stehen fiederig geteilte Gebilde, die man für zerteilte Blätter, ähnlich den Tauchblättern anderer Wasserpflanzen, halten würde und vielfach auch hält, und an denen

Tentakel.

jene tierfangenden Blasen sitzen. Auf der Oberseite entstehen die Knospen, welche zu Blütensprossen oder Ausläufern auswachsen. Dies ganze Gebilde, welches man bei unbefangener Betrachtung für einen flutenden, zweizeilig beblätterten Sproß halten würde, ist aber nach Goebel einem freilebenden Blatt homolog, nur sind wegen des Spitzenwachstums dieses Gebildes, wegen der Erscheinung, daß Blüten und Ausläufer an ihm gebildet werden, die Eigenschaften, die sonst Blättern eignen, hier so weitgehend verwischt, daß man diese Gebilde, wie sie heute aussehen, weder in die Kategorie der Sprosse, noch in die der Blätter einzwängen kann.

Blätter als Reservestoffspeicher.

Fahren wir in der Besprechung der Umbildungen von Blättern fort, so gelangen wir zu den Fällen, in welchen die Blätter zu Reservestoffspeichern werden; die assimilatorische Funktion kann dabei erhalten bleiben oder verloren gehen. Das erstere ist der Fall bei den Blattsukkulenten, welche in erster Linie als Wasserspeicher dienen, und für welche wir in den Blättern der Fetthennen, Eiskräuter, Hauswurzarten, Agaven und Aloëarten und vielen anderen mehr Beispiele haben, Blätter, die in der Mehrzahl der Fälle ungestielt oder kurzgestielt, auch häufig in Rosetten angeordnet sind, indem die Internodien solcher Pflanzen gestaucht zu sein pflegen.

Zwiebelpflanzen.

Ihre assimilatorische Funktion eingebüßt haben diejenigen, zu Reservestoffspeichern umgebildeten Blätter oder Blattbasen, welche als Zwiebelschuppen Wasser und andere Stoffe speichern und an einer gestauchten Achse, dem sogenannten Zwiebelkuchen, inseriert, mit diesem vereint jenes, einer großen Knospe vergleichbare Gebilde aufbauen, das man allgemein als Zwiebel kennt. Zwiebelpflanzen kommen ganz ebenso wie Knollenpflanzen vorwiegend in Wüsten und Steppen oder ähnlichen Gegenden vor, in welchen sie nur eine kurze Zeit des Jahres wachsen können und darum darauf angewiesen sind, möglichst bald, nachdem die Jahreszeit es ihnen erlaubt, zu treiben, zur Blüte zu kommen. — Zwiebeln können sehr verschieden aussehen und ausgebildet sein. Wir haben die sogenannten tunikaten Zwiebeln, bei welchen die Schuppen den ganzen Sproß umfassen; bei den Schuppenzwiebeln umfassen sie nur einen Teil des Sprosses. Der Zwiebelkuchen läuft entweder direkt in den Blütenstand aus, dann wird die nächstjährige Zwiebel von einer Seitenknospe, die in der Achsel einer Zwiebelschale sitzt, gebildet; oder aber das Wachstum der Hauptachse der Zwiebel ist unbegrenzt, dann stehen die Blütenstände nicht endständig am Kuchen, sondern ihrerseits in der Achsel einer Zwiebelschale. Wir können sodann einjährige Zwiebeln unterscheiden, bei welchen in einer Vegetationsperiode alle Zwiebelschalen entleert werden, von mehrjährigen, bei welchen dies Los nur die jeweilig äußersten trifft. Es sei noch daran erinnert, daß eine Zwiebel auch Vermehrungszwiebeln oder Brutzwiebeln in der Achsel ihrer Zwiebelschuppen bilden kann, sodann daran, daß solche Brutzwiebeln auch oberirdisch in den Laubblattachseln mancher Pflanzen erscheinen können. Während bei den Zwiebeln die Hauptmasse der Reservestoffe in den Schuppen gespeichert wird, der Kuchen wesentlich Tragfunktion hat, gilt, wie wir früher hörten, das Umgekehrte

für die Sproßknollen; doch wollen wir noch darauf hinweisen, daß es mannigfache Übergangsgebilde zwischen diesen Organkategorien gibt.

Knospenschuppen

Endlich ist hinzuweisen auf diejenigen Blattgebilde, welche zu Knospenschuppen ausgebildet bei unseren Hölzern vorkommen und deren Funktion darin besteht, daß sie die in ihnen eingeschlossenen, jugendlichen Blätter schützen. Entfernt man die Schuppen, so sieht man jene in ihnen derart ruhen, daß sie wenig Platz einnehmen, aber doch so weit schon ausgebildet, daß sie sich zur gegebenen Zeit möglichst schnell zu entfalten vermögen. Man unterscheidet zwischen der Knospenlage der Laubblätter, welche besagt, wie jede einzelne Spreite in der Knospe liegt, ob sie gefaltet, gerollt usw. ist, und zwischen der Knospendeckung, welche ausdrückt, wie die Blätter innerhalb der Knospenschuppen gegenseitig angeordnet sind; wir können auf diese Dinge nicht weiter eingehen. Solche Knospenschuppen haben wir schon früher als Hemmungsbildungen erkannt im Vergleich mit Laubblättern, aus denen sie jedenfalls phylogenetisch hervorgegangen sind: Man nimmt an, daß ursprünglich alle Pflanzen offene Knospen, wie heute von Hölzern z. B. noch der Schneeball, ferner krautige Gewächse sie zeigen, besessen haben, daß die Bildung von Knospenschuppen also eine sekundäre Anpassung ist. Die Knospenschuppen entsprechen entweder dem ganzen Laubblatt, oder aber sie bestehen nur aus dem Blattgrund und die in der Ontogenese noch sichtbare Spreite verkümmert (Fig. 48). Durch experimentelle Eingriffe, so hörten wir früher, kann man bewirken, daß Anlagen, die ohne sie zu Knospenschuppen geworden wären, zu Laubblättern auswachsen. Lehrreich ist es auch, daß bei solchen Schuppen, die dem Blattgrund entsprechen, oft sehr hübsche Übergangsformen beim Austreiben der Knospen in die Erscheinung treten, indem der Blattgrund mehr und mehr reduziert wird, die Spreite sich im selben Maß kräftiger ausbildet.

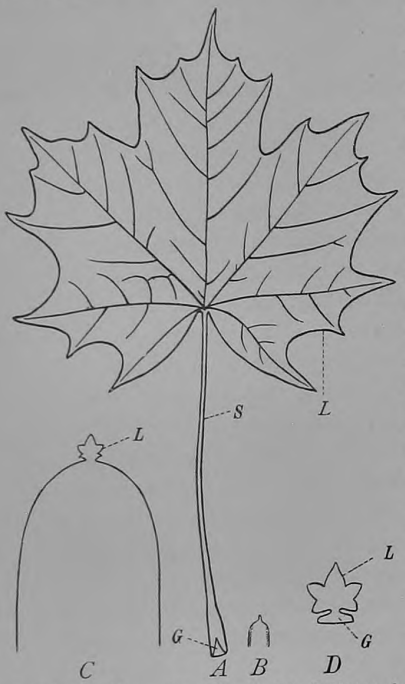



Fig. 48. Spitz-Ahorn. *A* Laubblatt (verkl.). *G* Blattgrund, *S* Blattstiel, *L* Blattspreite. *B* Knospenschuppe. *C* Junge Knospenschuppe, vergr. *L* Später verkümmernde Spreitenanlage. *D* Laubblattanlage, vergr. und schematisiert. Nach Goebel.

Nackte Knospen. Winterknospen.

Um nochmals auf nackte Knospen zurückzukommen, so können wir solche in ganz besonders mächtiger Ausbildung im Herbst an den Enden der Sprosse submerser Wasserpflanzen als grüne, kugelige oder mehr keulige

Gebilde beobachten. Das sind die sogenannten Hibernakeln oder Winterknospen, die Überwinterungsorgane der genannten Pflanzen, welche man auch jederzeit künstlich durch Übertragen dieser Gewächse in ungünstige Bedingungen hervorrufen kann.

Rückbildung der Blätter.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf Pflanzen, denen die Blätter fast vollständig oder auch ganz und gar verloren gegangen sind, so haben wir früher schon Stammsukkulente als Beispiele dafür erwähnt. Desgleichen unterirdische Rhizome oder Ausläufer, an denen die Blätter zu funktionslosen Schuppen zurückgebildet sind. Ebenso auffallend aber ist die Reduktion oder der Schwund von Blättern bei den parasitischen Blütenpflanzen, für welche die Kleeseide ein altbekanntes Beispiel abgibt mit ihren zu kleinen, für die Pflanze bedeutungslosen Schuppen umgebildeten Blättern. Diese Reduktion treffen wir begreiflicherweise nur bei den sog. Ganzparasiten, nicht aber bei Halbparasiten wie Mistel oder Klappertopf, die ihren Wirten im wesentlichen nur Nährsalze entnehmen und die Blätter zur Assimilation der Kohlensäure und Bildung organischer Nährstoffe noch nötig haben. Wenn die Blätter unserer Mistel derb und fleischig sind, so hängt das nicht mit dem Parasitismus, sondern damit zusammen, daß die Mistel wintergrün ist und ihre Blätter den Unbilden der Witterung trotzen müssen.

Die auffallendste Rückbildung nicht nur der Blätter, sondern des ganzen Körpers, soweit er vegetativen Funktionen dient, finden wir dann aber bei jenen so häufig genannten parasitischen Blütenpflanzen wärmerer Gegenden, die in den extremsten Fällen, bei den Rafflesiaceen, ihren ganzen vegetativen Körper auflösen in Zellfäden, die an Pilzmyzelien erinnern. Diese Fäden durchwuchern den Körper der vom Parasiten befallenen Wirtspflanze, und die Bildung von Gewebekörpern, wie sie bei den anderen Blütenpflanzen üblich ist, findet nur da statt, wo der Parasit sich anschickt, Blütensprosse zu bilden. In manchen Fällen ist von dem Parasiten äußerlich nichts zu sehen als die Blüte, und die Erscheinung derselben wird dadurch nur um so auffallender, daß wir bei ihnen in der Gattung *Rafflesia* die größten Blüten antreffen, die es gibt. — In der den Pilzen analogen Ausgestaltung des Körpers liegt eine der auffallendsten Konvergenzerscheinungen, bedingt durch gleichartige Nahrungsaufnahme, vor, welche wir im ganzen Pflanzenreich kennen. Der Anblick des vegetativen Körpers bietet beinahe keine Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, welche systematische Stellung dem Parasiten zukommt; lediglich aus dem Studium der Blüten und Früchte kann diese erschlossen werden.

Nieder-, Laub-, Hochblätter.

Wollen wir nun zum Schluß nochmals einen Blick auf die Gesamtheit der Blätter höherer Pflanzen werfen und auf ihre sukzessive Stellung an der Achse achten, so können wir bei den Blütenpflanzen die am weitesten unten stehenden Blätter, soweit sie in ihrer Gestalt von den eigentlichen Laubblättern abweichen, als „Niederblätter" bezeichnen; hierher wären also zu rechnen die Keimblätter, die diesen folgenden Primärblätter, bei Zwiebelpflanzen die Zwiebelschuppen, auch die Knospenschuppen der Holzgewächse, insofern diese zu unterst an den Jahrestrieben stehn. Auf diese folgen dann die Laubblätter

und nach oben von den Laubblättern werden Blätter entwickelt, welche wir bislang noch nicht erwähnt haben; man faßt sie als „Hochblätter“ zusammen; es sind Blätter, die in der Blütenregion der Pflanze stehend meist Hemmungsbildungen der Laubblätter darstellen, d. h. kleiner, mit einfacherer Spreite ausgestattet sind als jene. Auf diese endlich folgen die Blätter, welche die Blüte selbst zusammensetzen, die Blütenhüllblätter, Staub- und Fruchtblätter. So führt uns denn die vergleichende Betrachtung der Blätter ganz von selbst in die Blütenregion und damit vor unsere letzte Aufgabe: Beschreibung des Blütensprosses.

Sporophyllstände homo- und heterosporer Farnpflanzen.

Ehe wir uns aber den Blüten der am höchsten organisierten Gewächse, der Phanerogamen, zuwenden, müssen wir noch untersuchen, durch welche Übergangsformen sie verbunden sind mit jenen Organen, die wir als Vorläufer echter Blüten bei bestimmten Farnpflanzen, den Schachtelhalmen und dem Bärlapp, kennen gelernt haben (Fig. 29 a. S. 246). Wir erinnern uns, daß wir dort jene ährenförmigen Sprosse mit begrenztem Wachstum antrafen, deren Blätter in den Dienst der Fortpflanzung treten, indem sie Sporangien tragen und darum im Gegensatz zu den Laubblättern oder Trophophyllen als Sporenblätter oder Sporophylle bezeichnet werden. Solchen Sporophyllständen, wie wir sie nennen, fehlt aber noch etwas am Charakter echter Blüten, denn diese sind durch den Besitz von geschlechtlich differenzierten Blättern ausgezeichnet, von Staubblättern (Staubgefäßen), welche Pollen bilden, und von Fruchtblättern, welche Samen tragen. Eine solche Differenzierung der Sporenblätter vermissen wir noch beim Bärlapp, tritt bei dieser Pflanze Geschlechtlichkeit doch erst an dem Produkt der Spore, dem Prothallium (Gametophyten) mit seinen Archegonien und Antheridien zutage. Wenden wir uns nun aber einigen weiteren Farnformen zu, die wir bislang noch nicht mit Rücksicht auf ihre Fortpflanzung betrachtet, sondern erst zur Diskussion einiger Eigenheiten ihrer vegetativen Gestaltung herangezogen haben, den Wasserfarnen und Selaginellen, so finden wir bei diesen nicht einerlei Sporen, Sporangien und Sporophylle, sondern zweierlei Sporen; größere, die in geringer Zahl ausgebildet werden, die sog. Makrosporen, und kleinere, die in großer Zahl in ihren Sporangien entstehen, die Mikrosporen, und somit auch zweierlei Sporangien und vielfach auch zweierlei Sporophylle, die Makro- und die Mikrosporangien bzw. -Sporophylle.

Diese Farnkräuter sind „heterospor“. Bei dem Wasserfarn *Marsilia* sitzen Makro- und Mikrosporangien in einer hier nicht näher zu schildernden Weise in sogenannten Sporokarpien eingeschlossen, am Grund der Blätter, deren nicht sporenbildender Teil einem vierblättrigen Kleeblatt ähnlich ist. Bei *Salvinia* sitzen sie am Grund der Wasserblätter, die also einmal als Wurzeln funktionieren, sodann als Träger der Fortpflanzungsorgane (Fig. 49, links). Auch bei dem Brachsenkraut, *Isoëtes*, treffen wir Makro- und Mikrosporangien und zwar hier innen am Grund der Blätter; etwas genauer wollen wir uns die fraglichen Gebilde bei *Selaginella* betrachten. Bei diesen in ihrer Tracht

dem Bärlapp ähnlichen Farnpflanzen (Fig. 34 a. S. 259) finden wir in einem Sporophyllstande oben Mikrosporophylle mit je einem Mikrosporangium über der Achsel der Sporophylle, unten aber Makrosporophylle mit je einem Makrosporangium. Die Geschlechtlichkeit, welche sich beim Bärlapp, wie eben gesagt, erst an dem der Spore entkeimten Prothallium zeigt, tritt hier also schon an der Spore, somit auch an den Sporangien und Sporophyllständen in die Erscheinung, sie „greift", wie wir auch sagen dürfen, „vom Gametophyten auf den Sporophyten über", und hiermit haben wir denn bei *Selaginella* eine typische, zwittrige Blüte. Denn setzen wir statt Mikrosporophylle: Staubgefäße, statt Makrosporophylle: Fruchtblätter, so unterscheidet sich die Selaginellenblüte von der Blüte der meisten Phanerogamen im wesentlichen nur durch den Mangel einer Blütenhülle, deren Ausbildung wir ja aber auch bei vielen dieser Gewächse vermissen.

Blüte der Selaginella.

Bibliothek des Königl. Gymnasiums Beuthen O/S.

Wenden wir uns noch mit wenigen Worten den Gametophyten (Prothallien) der Selaginellen zu, so sehen wir, daß sie stark reduziert sind und im Sporophyten mehr oder minder verborgen sich entwickeln: sie bleiben dauernd von den Sporen eingeschlossen. Die in großer Zahl in jedem Mikrosporangium gebildeten Mikrosporen lassen kein Prothallium austreten, entlassen vielmehr nur die Zellen, aus denen sich die Spermatozoiden bilden. Die in der Vierzahl in jedem Makrosporangium gebildeten Sporen öffnen sich, wenn sie die Makrosporangien verlassen haben und am Erdboden liegen, an ihrem Scheitel; es wird dann das in ihnen sitzende Prothallium mit Archegonien sichtbar und diese werden durch die heranschwärmenden Spermatozoiden befruchtet. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich dann wieder der Sporophyt, die Selaginelle mit ihren Stengeln und Blättern, Wurzeln und Wurzelträgern, um endlich Sporophyllstände zu bilden. — Besonders beachtenswert ist es, daß bei gewissen Selaginellen die Archegonien nicht, wie eben geschildert, erst dann befruchtet werden, wenn die Makrosporen aus ihren Sporangien freigeworden sind, daß vielmehr die Befruchtung erfolgt, wenn jene noch in den Sporangien auf der Mutterpflanze sitzen, also an demselben Ort, an welchem sie auch bei den Blütenpflanzen stattfindet.

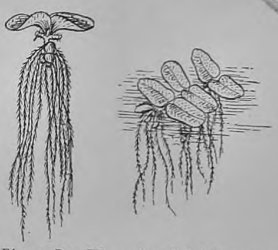


Fig. 49. Der Wasserfarn Salvinia natans, von der Seite und von oben. Verkleinert. Aus Schenck nach Bischoff.

Gametophyt der Selaginella.

Ableitung der Phanerogamenblüte von der Selaginellablüte.

Nun ist es uns ein leichtes, den Anschluß an die Blütenpflanzen zu finden: Nannten wir die Mikrosporophylle bereits Staubblätter, so bezeichnen wir die Mikrosporangien als Pollensäcke, die Mikrosporen als Pollenkörner. Die Makrosporophylle bezeichneten wir als Fruchtblätter, die Makrosporangien nennen wir Kerne der Samenanlage, und die Makrospore, die bei den Blütenpflanzen nur in Einzahl in jedem Makrosporangium ausgebildet werden, den Embryosack. Darin, daß dieser mit dem Makrosporangium innerlich verwächst und zu einem äußerlich einheitlichen Gebilde, der Samenanlage, d. h. dem späteren Samen wird, liegt ein wesentliches Charakteristi-

kum der Blütenpflanzen, die wir danach auch treffend als Samenpflanzen bezeichnen. Die Samenanlagen besitzen ein oder zwei Hüllen, Integumente, die an einem Pol eine kleine Öffnung, das Fensterchen, die Mikropyle frei lassen (Fig. 54 a. S. 316). Im Innern der Makrospore (des Embryosacks) wird nun in einer, je höher wir im Pflanzenreiche steigen, um so unvollkommeneren Weise der Gametophyt, das Prothallium ausgebildet und an diesem mehr oder minder reduzierte Archegonien. Die Eizelle wird befruchtet, so zur Keimzelle und wächst dann zum Embryo heran, der dann in der zum Samen herangereiften Samenanlage von der Mutterpflanze frei wird; nach längerer oder kürzerer Ruhezeit keimt der Samen und der Embryo wächst zur neuen Pflanze heran. — Den Befruchtungsakt wollen wir nachher bei den beiden großen Abteilungen der Blütenpflanzen, den nacktsamigen und den bedecktsamigen gesondert darstellen. —

Blütensproß der Gymnospermen. *Cycas.*



Fig. 50. Links: Mikrosporophyll von Cycas circinalis aus Karsten nach Richard. Rechts: Makrosporophyll von Cycas revoluta aus Karsten nach Sachs. (Verkleinert.)

Betrachten wir nun zuerst die Blüten der nacktsamigen oder gymnospermen Pflanzen an zwei willkürlich gewählten Beispielen. An dem sogenannten Palmfarn, *Cycas*, den wir als erstes wählen, fällt uns zunächst auf, daß er wie fast alle anderen Gymnospermen eingeschlechtige Blüten hat, die hier außerdem zweihäusige Verteilung zeigen, anders als bei *Selaginella*, wo wir zwittrige Sporophyllstände antrafen — wie denn überhaupt die Gymnospermenblüten nicht etwa direkt auf die von *Selaginella* oder andere heute noch lebenden heterosporen Farnen zurückzuführen sind, vielmehr auf Blüten anderer heterosporer Farnformen, die ähnlich gewesen sein mögen denen der heute nur fossil bekannten, oben (S. 250) schon dem Namen nach erwähnten Pteridospermen. Die männlichen Blüten der *Cycas* sind nun zapfenähnliche Sporophyllstände, jedes Mikrosporophyll (Fig. 50, links) trägt auf der Unterseite zahlreiche Pollensäcke, aus denen der Wind den Pollen, wenn er reif ist, verweht. Was die Fruchtblätter von *Cycas* angeht, so sind sie gefiedert wie die Trophophylle, aber kleiner als diese, nicht grün, sondern braun behaart und erweisen sich als Makrosporophylle dadurch, daß sie frei am Rand eine Anzahl Makrosporangien oder Samenanlagen tragen (Fig. 50, rechts). Eine Eigenart der weiblichen Cycaspflanzen besteht nun darin, daß ihr Stamm mit der Bildung der Makrosporophylle sein Wachstum nicht abschließt, vielmehr, wenn er eine Anzahl Sporophylle gebildet hat, wieder zur Ausbildung von grünen Blättern schreitet und daß dieser Wechsel von Tropho- und Sporophyllen sich wiederholt, solange die Pflanze lebt. Man kann sagen, die weibliche Blüte wird immer wieder „durchwachsen", kann aber auch der weiblichen Cycaspflanze eine eigentliche Blüte absprechen. Hierin liegt ein Anklang an ihre Vorfahren, die ebengenannten Pteridospermen, da bei diesen ebenfalls

keine Sporophyllstände zu beobachten sind, die Sporophylle sich vielmehr in ihrer Gestalt von den anderen Wedeln kaum unterscheiden. – Andere Cycadeen besitzen eine echte weibliche Blüte.

Befruchtung bei *Cycas*.

Es gelangen nun bei *Cycas* die Pollenkörner durch den Wind, wie bei fast allen anderen Gymnospermen, auf die Spitze der Samenanlage, wo sich die Mikropyle findet, von da in die sog. Pollenkammer, eine mit Flüssigkeit gefüllte kleine Höhlung in der Spitze des Nucellus, hier verankern sich die Pollenkörner durch Schläuche, die sie ins Gewebe der Samenanlage treiben, schließlich werden in der Nähe der Archegonien die Spermatozoiden aus den Schläuchen gemeinsam mit einem Flüssigkeitstropfen entlassen und in diesen schwärmen jene bis zum Hals der Archegonien; die Befruchtung und dadurch bedingte Entwicklung der Eizelle eines Archegoniums zum Embryo, und die Ausbildung der Samenanlage zum Samen ist der Enderfolg. So sehen wir denn bei *Cycas* und den anderen Cycadeen bewegliche Spermatozoiden, die durch Vermittlung einer wässrigen Flüssigkeit zum Archegonium hin schwärmen, ebenso wie bei den Altvordern dieser Pflanzen, bei welchen aber nicht selbst ausgeschiedene Flüssigkeit, sondern Regen- oder Tautropfen das Medium sind, durch welches die männlichen Geschlechtszellen ihren Weg zum Archegonium finden.

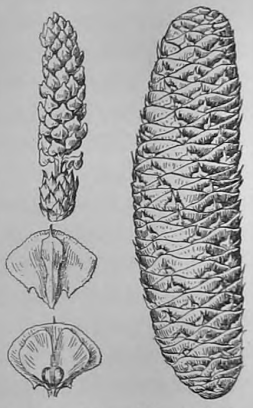


Fig. 51. Tanne, Abies pectinata. Männliche Blüte (links oben, $^2/_3$ der nat. Gr.), weiblicher Zapfen (rechts, ca. $^1/_3$ der nat. Gr.) und zwei Zapfenschuppen (links unten, $^2/_3$ der nat. Gr.), die eine von außen, die andere von innen; auf letzterer die beiden geflügelten Samen sichtbar. Aus Karsten nach Berg und Schmidt.

Blüten der Koniferen.

Auch bei unseren Nadelhölzern, um uns diesen Gymnospermen in Kürze zuzuwenden, finden wir, daß die Blüten eingeschlechtig, aber hier einhäusig verteilt sind (Fig. 51). Die männlichen Blüten sind, z. B. bei der Tanne, kleine zapfenförmige Sporophyllstände, deren Sporophylle hier nur je zwei Pollensäcke an ihrer Unterseite führen. Unschwer sieht man unterhalb des Sporophyllstands eine Anzahl steriler Schuppenblätter, die eine einfache Blütenhülle vorstellen. Die weiblichen Blüten stehen hier zu Blütenständen, den jugendlichen Tannenzapfen vereinigt. Jede Zapfenschuppe stellt eine weibliche Blüte vor, die auf ihrer Oberseite zwischen den Schuppen je zwei Samenanlagen trägt. An deren nach unten schauender Spitze findet sich die Mikropyle, in ihrem Innern der Nucellus, in dem sich innerhalb des Embryosacks das Prothallium mit seinen Archegonien entwickelt. Auf die Mikropyle gelangen die Pollenkörner durch den Wind und keimen aus. Doch leisten hier die Pollenschläuche mehr als bei *Cycas*, insofern sie die männlichen Geschlechtskerne bis unmittelbar zur Eizelle hinbefördern. Frei in Flüssigkeitstropfen bewegliche Geschlechtszellen, Spermatozoiden, wie wir sie noch bei Cycadeen trafen und auch bei einigen anderen primitiven Gymnospermen, so der allbekannten *Ginkgo biloba* treffen würden, fehlen den Tannen und ihren näheren Verwandten, und kommen von nun an auf den höheren Stufen

des Pflanzenreichs überhaupt nicht mehr vor. Hiermit sind bei diesen die letzten Anklänge an das Wasserleben ihrer Ahnen verschwunden.

Wenn nach der Befruchtung die Samenanlagen zu den Samen herangewachsen sind, so sehen wir deren Wand mit Flügeln versehen, die der Verbreitung der Samen durch den Wind förderlich sind. Aber nicht nur die Samenanlagen, auch andere Teile der Blüte werden nach der Befruchtung in mannigfacher Weise verändert, wie uns vor allem die Verholzung des Tannenzapfens zeigt, Veränderungen, die in irgendwelcher Weise mit der Reifung und Verbreitung der Samen in Beziehung stehen und die uns später bei der Fruchtbildung der Fruchtknotenpflanzen wieder begegnen werden. Öffnen wir einen reifen Tannensamen, so sehen wir in seiner Schale, die aus den Integumenten der Samenanlage hervorgegangen ist, den Keimling mit seinem schon früher besprochenen Quirl von Keimblättern eingebettet in das Nährgewebe, das ihn bei der Keimung des Samens ernähren soll und das in diesem Fall nichts weiter ist als das Prothallium, der Gametophyt des Tannenbaums.

Um den wesentlichsten Punkt, den uns die Betrachtung der Cycadeen und der Nadelhölzer gelehrt hat, nochmals zu betonen, so ist es der, daß die Fruchtblätter oder Makrosporophylle hier nicht zu einem Fruchtknoten um die Samenanlagen zusammenschließen, sondern diese frei auf jenen sitzen, bei *Cycas* ganz offen, bei den Nadelhölzern zwar durch die Zapfenschuppen einigermaßen geschützt aber doch insofern „nackt", als die Pollenkörner zwischen den Schuppen direkt bis auf die Spitze der Samenanlage gelangen können.

Blütensproß der Angiospermen.

Wir kommen jetzt zur Behandlung des Blütensprosses der Angiospermen oder Fruchtknotenpflanzen, und da wir hier an Allbekanntes anknüpfen können, wollen wir ihn nicht an einigen wenigen Beispielen schildern, sondern einen allgemeinen Überblick über seinen Aufbau unter Verweisung auf zahlreiche Einzelbeispiele zu geben suchen.

Die Angiospermenblüte besteht aus einem Sproß mit begrenztem Wachstum, an dessen Ende, durch meistens sehr kurze Internodien getrennt, die Blütenblätter seitlich daran sitzen. Es sind das einmal die Staub- und Fruchtblätter, sodann die Blätter, welche die Blütenhülle, das Perianth, bilden. Das Ende der Blütenachse heißt der Blütenboden.

Nicht alle die genannten Blätter kommen jeder Blüte zu. So kann das Perianth fehlen, die Blüte nackt sein; ein Beispiel bietet die Pfefferblüte, die Blüte vieler Wolfsmilchgewächse u. a. m. Nackte Blüten sind entweder Zeugen einer primitiven Stellung der Pflanze unter den Angiospermen, in anderen Fällen sind sie stammesgeschichtlich von Blüten mit Hülle abzuleiten. Ersteres trifft wahrscheinlich zu für die nackte Blüte der Wolfsmilcharten, letzteres u. a. für die nackte Blüte bestimmter angiospermer Schmarotzer.

Die Mehrzahl der Angiospermenblüten ist zwittrig, doch ist auch Eingeschlechtigkeit weit verbreitet und die Blüten sind dann entweder einhäusig, wie bei der Birke, oder zweihäusig, wie bei der Weide.

Man nimmt an, daß die Zwitterblüte phylogenetisch stets auf eine eingeschlechtige Blüte zurückzuführen ist, andererseits können aber eingeschlechtige Blüten auch in rückschreitender Entwicklung aus Zwitterblüten hervorgegangen sein. Letzteres, um nur eines der in unendlicher Zahl sich bietenden Beispiele zu nennen, ist der Fall bei den eingeschlechtigen Blüten, die wir in den Blütenständen vieler Korbblütler antreffen.

Stellungsverhältnis der Blütenblätter.

Was die Stellung der Blütenblätter angeht, so finden wir dieselben Fälle wie bei der Stellung der Laubblätter: Sie stehen entweder quirlig oder schraubig. Manchmal stehen sie innerhalb einer Blüte teilweise quirlig, teilweise schraubig. Quirlstellung kann man z. B. sehr hübsch an den Staub- und Fruchtblättern der Rosengewächse studieren, Schraubenstellung u.a. an den Fruchtblättern der Hahnenfußarten. Gehen wir auf Blüten mit Wirtelstellung, welche die wichtigere ist, ein, so haben wir auf die Zahl der Wirtel zu achten und finden, daß diese bei verschiedenen Blüten stark schwankt. Sehr häufig sind fünf Wirtel zu finden, die Blüte heißt dann pentazyklisch; zwei Wirtel bilden in diesem Fall das Perianth, in zwei weiteren stehen die Staubblätter, den fünften Wirtel bilden die Fruchtblätter. Wechselnd ist auch die Zahl der Glieder eines Wirtels. Bei einer Tulpe wird man sich leicht von der Dreizahl, Trimerie, überzeugen, bei Dikotylen findet sich nicht selten die Fünfzahl, Pentamerie. Die Zahl der Glieder in den verschiedenen Wirteln einer Blüte kann verschieden oder gleich sein; gleich ist sie u. a. bei der Primel, wo alle Wirtel aus fünf Gliedern bestehen, verschieden bei Lippenblütlern, bei welchen wir Kelch und Krone aus fünf, den Staubblattwirtel meist aus vier und den Fruchtblattwirtel nur aus zwei Gliedern aufgebaut finden.

Betrachten wir eine Blüte als Ganzes, so sehen wir, daß sie entweder radiär (aktinomorph) gebaut ist, z. B. die Rose, oder aber bilateral symmetrisch oder, wie man meistens sagt, zygomorph, wie die Salbeiblüte, unter Umständen können Blüten auch ganz asymmetrisch sein, ein oft genanntes Beispiel dafür ist die Baldrianblüte. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle können die Symmetrieverhältnisse als Anpassungen an den Insektenbesuch gedeutet werden.

Perianth der Angiospermenblüte.

Wenden wir uns nun den einzelnen Teilen der Blüte zu, und zwar zuerst dem Perianth, so sind dessen Blätter entweder alle gleich ausgebildet, man nennt dann das Perianth ein Perigon, oder aber es ist in Kelch und Krone gesondert. Das Perigon kann einen oder zwei Wirtel bilden, kann ferner entweder unscheinbar, kelchartig oder auffallend, kronartig erscheinen, ersteres bei den Binsen, letzteres bei den Tulpen. Im letzteren Fall haben Farbe oder Form Bedeutung für den Insektenbesuch; die Orchideenblüte führt ein gesporntes Perigonblatt, das Nektar abscheidet und in seinem Innern aufbewahrt.

Der Kelch dient in erster Linie als Schutzorgan für die Knospe und kann sehr bald abfallen, dies z. B. beim Mohn, in anderen Fällen bleibt er lange erhalten und kann dann während der Blüte mit als Schauapparat dienen, um Insekten anzulocken, dies z. B. auch in solchen Fällen, in denen

die Krone fehlt, oder unscheinbar ist; nicht selten sammelt sich in ihm der Nektar an; er kann auch länger als die Krone erhalten bleiben und dann unter Funktionswechsel in irgendwelche Beziehung zur Verbreitung der Samen oder Früchte treten: Bei der Judenkirsche macht er als häutig aufgeblasener gelber Sack die rote Beere noch auffallender. Er kann aber auch stark rückgebildet sein, ohne dadurch stets funktionslos zu werden. Jedermann kennt den als Haarkranz ausgebildeten Kelch des Löwenzahns, des Baldrians, wo er als Flugapparat oder als Fallschirm für die Früchte dient. In anderen Fällen kann er ganz fehlen.

Auf die außerordentlich mannigfaltige Ausbildung der Blumenkrone können wir hier nur hinweisen. Die Blumenkronblätter sind, wie übrigens auch die Kelch- oder Perigonblätter, bald frei, bald miteinander verwachsen. Im letzteren Fall bilden sie eine mehr oder minder lange Röhre, welche oben den Saum trägt, – man denke etwa an eine Stechapfelblüte; im letzteren Fall haben sie, wie eine Nelke uns zeigt, einen Nagel als basalen Teil, der nach oben zur Platte sich verbreitert. Da, wo Nagel und Platte zusammenstoßen, finden sich gelegentlich, wie wiederum viele Nelkengewächse zeigen, Anhängsel, die in ihrer Gesamtheit eine sogenannte Nebenkrone bilden können. Die Krone ist als Schauapparat wirksam, sodann kann sie auch als Schutzorgan für die Geschlechtsorgane dienen, etwa den Pollen gegen Regen schützen; bestimmte Ausgestaltungen derselben dienen dazu, den Anflug der die Blüte besuchenden Insekten zu erleichtern, den Rüssel derselben derart zum Honig zu leiten, daß er in einer für die Fremdbestäubung bedeutungsvollen Weise zuerst mit der Narbe, sodann mit den Staubbeuteln in Berührung kommt. Auch steht die Krone im Dienst der Beschaffung von Nektar, wie jene an der Basis der Blumenkronblätter der Hahnenfußarten vorkommenden Drüsen uns zeigen; sodann können Kronblätter, ganz in der Funktion der Honigbereitung aufgehend, Nektarien werden, so z. B. die sog. Pferdchen in der Blüte des Sturmhuts, dessen kronähnliche blaue Blütenhülle den Kelch darstellt. Gespornte Blumenkronblätter, wie sie der Veilchenblüte eigen, dienen gleichfalls der Aufbewahrung des Nektars. Meist fällt die Krone bald nach der Bestäubung von selbst ab, durch mannigfache Außenbedingungen sowie durch künstliche Eingriffe kann der Zeitpunkt dieses Abfalls verschoben werden. Beim Klee u. a. fällt die Krone nicht ab, sondern bleibt noch an der Frucht in vertrocknetem Zustand erhalten.

Blüten ohne Krone heißen apetal, oder, wenn sie abgeleitet werden von Blüten mit Krone, apopetal. In letzterem Fall kann, wie wir schon hörten, ein bunter Kelch als Ersatz für die Krone dienen und heißt dann petaloid ausgebildet.

Androeceum der Angiospermenblüte.

Die Gesamtheit der Staubblätter (Mikrosporophylle) einer Blüte, die entweder auf dem Blütenboden aufsitzen oder aber der Krone ein Stück weit angewachsen sein können, heißt das Androeceum. Es kann aus einem bis sehr vielen Staubblättern bestehen, ersteres bei der Wolfsmilch, letzteres bei den Rosen. Jedes Staubblatt, das typisch ausgebildet ist, besteht aus dem

Staubfaden, Filament, und dem Staubbeutel oder der Anthere. Meistens besteht jeder Beutel aus zwei Antherenhälften, Theken, und in jeder Theka finden sich zwei Pollensäcke (Mikrosporangien). Abweichungen sind sehr häufig; so ist oft nur die eine Beutelhälfte vorhanden, phylogenetisch pflegt solch ein Staubblatt der Hälfte eines normalen zu entsprechen, aus diesem, wie man sagt, durch Spaltung hervorgegangen zu sein. Umgekehrt kommen auch häufig Verwachsungen der Staubblätter zu sogenannten Brüderschaften vor, unter Umständen zu einer einzigen Brüderschaft in einer Blüte. Es können auch die Staubfäden unten mehr oder minder hoch miteinander verwachsen sein, dabei kann oben Spaltung eintreten, so daß die Beutel nur eine Theka haben, so bei den Malven. Sodann können die Staubfäden frei, die Beutel zu einer Röhre, innerhalb deren der Griffel liegt, verklebt sein, dies bei Glockenblumen oder Korbblütlern. Beim *Ricinus* begegnen wir zierlich verzweigten Staubfäden. In anderen Blüten fehlen die Staubfäden und die Antheren sitzen. Auf die oft auffallende Farbe der Antheren sei nur nebenher hingewiesen. Nicht immer sind alle Staubblätter einer Blüte gleich groß. Die verschiedene Länge der Staubfäden bei Lippenblütlern oder Kreuzblütlern muß schon jeder Sextaner lernen.

Blüten ohne Staubblätter heißen weibliche Blüten und wir wissen schon, daß solche Eingeschlechtigkeit ein ursprüngliches Verhalten oder aber Folge einer Reduktion des Androeceums sein kann. Nicht selten sind im letzteren Fall die Staubgefäße noch als Rudimente vorhanden und heißen dann Staminodien. Ein altberühmtes Beispiel liefert die Familie der Skrofelkräuter, innerhalb deren man Reihen konstruieren kann, welche führen von Blüten, welche ein vollständiges Androeceum besitzen, zu solchen mit stark reduziertem. In anderen Fällen ist ein Funktionswechsel eingetreten. In den Cassiablüten stehen neben normalen Staubblättern solche mit „Futterantheren"; oder die Staubblätter sorgen für die Versorgung der Blüte mit Nektar. Solche Funktion kann neben der eigentlichen vorhanden sein; so sieht man an Lorbeerstaubfäden mit normalen Antheren Honigdrüsen daransitzen, zwei Staubblätter des Veilchens führen schwanzförmige Anhängsel, welche Honig ausscheiden und in den Sporn der Blumenkrone hineinragen. — Petaloide Ausbildung der Staubblätter ist häufig, so in gefüllten Blüten, wie bei den Centifolien. Sodann in den Blüten der Ingwergewächse, deren Farbenpracht zum großen Teil auf kronähnlicher Ausbildung der Mehrzahl der Staubblätter ihrer Blüte beruht, und in vielen anderen Fällen.

Die Art und Weise der Anheftung der Beutel an dem Faden ist recht verschieden. Bei Windblütlern sind sie aus leicht ersichtlichen Gründen beweglich angeheftet, so daß sie im Wind schaukeln. Ist der Pollen reif, so öffnen sich die Antherenhälften in verschiedener Weise; oft durch einen entweder an der inneren oder äußeren Seite entstehenden Längsriß. In anderen Fällen durch Poren, die man z. B. bei der Kartoffelblüte gut sehen kann, oder beim Lorbeer, wo auch die über den Löchern angehefteten Deckel, durch deren Zurückklappen die Öffnung erfolgt, sichtbar sind. Den Pollen

selbst zu untersuchen ist Sache des Mikroskopikers. Die Pollenkörner (Mikrosporen) stellen entweder ein Pulver dar, oder sie bleiben zu „Massen“ miteinander vereinigt. Bei Windblütlern sind sie trocken und zerstäuben leicht, Insektenblütler sorgen durch rauhe Oberfläche oder durch klebrige Beschaffenheit dafür, daß der Pollen am Insektenleib haften bleibt. Bei den wenigen Blütenpflanzen, die im Gegensatz zu allen andern Phanerogamen unter Wasser blühen und bei denen auch die Befruchtung unter Wasser stattfindet, ist der Pollen wurmförmig gestaltet, so beim Seegras.

Gynaeceum der Angiopspermenblüte.

Haben die Staubblätter die Funktion, den Pollen zu bilden, so ist es Aufgabe der Fruchtblätter (Makrosporophylle, auch Karpelle genannt) oder des Gynaeceums einer Blüte, die Samenanlagen oder Makrosporangien zu erzeugen und mit einer schützenden Hülle, dem Fruchtknoten, zu umgeben. Sitzt in einer Blüte nur ein Fruchtblatt, wie bei den Schmetterlingsblütlern, so führt die Blüte auch nur einen Fruchtknoten. Bildet die Blüte mehrere Fruchtblätter, so treten diese entweder gleichfalls zu einem einzigen Fruchtknoten zusammen, oder jedes Fruchtblatt bildet für sich einen Fruchtknoten, deren dann mehrere in einer Blüte sitzen. Letzteres kann man bei Hahnenfußgewächsen, Rosen u. a. m. leicht beobachten. Der oder die Fruchtknoten werden von einem meistens fadenförmigen Griffel gekrönt, Fruchtknoten und Griffel werden zusammen als Stempel (Pistill) bezeichnet. In bestimmten Fällen kann der Griffel der Basis des Fruchtknotens entspringen (Fig. 52 B). Auch können auf einem Fruchtknoten, falls er aus mehreren Fruchtblättern gebildet ist, mehrere Griffel sitzen. Jeder Griffel trägt die Narbe, die in außerordentlich verschiedener Weise ausgebildet ist, um den Pollen aufzufangen und festzuhalten. Beim Rhabarber sieht man drei „kopfförmige“ Narben, hier, wie bei anderen Insektenblütlern, klebrig. Bei Windblütlern wie den Gräsern erscheinen die langen, dem Auffangen der Pollenkörner dienenden Narbenpapillen deutlich schon dem bloßen Auge, und die Narben werden je nach der Stellung der Papillen als „federförmig“, „sprengwedelförmig“ usw. bezeichnet. Bei den Schwertlilien sind die Narben petaloid und erhöhen dadurch die Pracht der Blüten. Häufig fallen sie durch intensive Färbung auf; man erinnere sich der roten Narben der Haselnuß. Fehlt der Griffel, so heißt die Narbe sitzend.

Anhangsweise sei erwähnt, daß der Stempel, abgesehen von seiner Hauptfunktion, die Samenanlagen zu tragen und zu schützen und Bestäubungsapparate auszubilden, noch nebenher in anderer Weise in den Dienst der Fortpflanzung treten kann. In der Hyazinthenblüte ist er das Nektar abscheidende Organ.

Stellung des Fruchtknotens in der Blüte.

Ehe wir uns den Fruchtknoten von innen betrachten, müssen wir nach seiner Stellung in der Blüte fragen, und sehen alsbald, daß diese abhängig ist von der Ausbildung des Blütenbodens (Fig. 52). Ist dieser kuppenförmig, so krönt der Fruchtknoten, oder falls deren mehrere vorhanden sind, die Fruchtknoten seinen Scheitel. Man spricht dann von oberständigen Fruchtknoten, oder unterständigen Blüten. Ist der Blütenboden becherförmig ausgehöhlt,

und steht er frei am Grund des Bechers, so heißt er mittelständig, die Blüte umständig. In der Pflaumenblüte, beim Frauenmantel (Fig. 52 B) sieht man einen mittelständigen Fruchtknoten. Die Rosen geben ein bekanntes Beispiel für mehrere mittelständige Fruchtknoten in einer Blüte. Ist endlich der Blütenboden becherförmig und der Fruchtknoten derart in den Becher eingesenkt, daß er allseitig mit ihm verwachsen ist, so heißt er unterständig, die Blüte selbst oberständig. Die Apfel- oder Birnenblüte hat einen unterständigen Fruchtknoten. Zu beachten ist noch, daß der Blütenboden im übrigen in sehr verschiedenartiger Weise ausgebildet sein kann, oft bildet er außerhalb oder innerhalb des Androeceums einen Ringwall, der Nektar absondert, einen sogenannten Diskus, den man etwa in der Rhabarberblüte sehen kann, oder er trägt kleine rundliche Nektarien, am Grund der Staubblätter in verschiedenartigster Weise angeordnet, dies bei den Kreuzblütlern.




Fig. 52. *A* Längsschnitt durch die Blüte des Sumpffingerkrautes; oberständige Fruchtknoten. *B* Längsschnitt durch die Blüte des Alpenfrauenmantels; mittelständiger Fruchtknoten. *C* Längsschnitt durch die Blüte des Apfelbaums; unterständiger Fruchtknoten. Alle Fig. etwas vergr. Aus Karsten nach Focke.

Ein- und mehrfächerige Fruchtknoten.

Schneiden wir nun einen aus einem Fruchtblatt bestehenden Fruchtknoten, etwa den einer Bohne, quer durch, so sehen wir, daß er einfächerig ist. Die Naht, welche von den verwachsenen Rändern des Fruchtblattes gebildet wird, nennt man die Bauchnaht des Fruchtknotens, der Mittelnerv bildet die sogenannte Rückennaht. Handelt es sich um einen aus mehreren Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten, so kann dieser gleichfalls einfächerig sein; das könnten wir an einer Orchidee, an einem Enzian beobachten. Mehrfächerig wird aber der Fruchtknoten dann, wenn die Fruchtblätter mit ihren Rändern eingeschlagen sind, derart, daß sie im Zentrum des Fruchtknotens miteinander verwachsen, wie bei der Tulpe, bei den Nachtschattengewächsen u. a. m. Sind die Ränder der Fruchtblätter nicht ganz bis zur Mitte eingeschlagen, so wird der Fruchtknoten gekammert, das ist beim Mohn der Fall. Im Innern des Fruchtknotens zeigen sich die Samenanlagen, und zwar in Ein- oder Mehrzahl, oft in sehr großer Zahl in jedem Fruchtknoten. Die Stellen, denen sie angeheftet sind, werden als die Placenten bezeichnet. Meist sind diese an den Rändern der Fruchtblätter gelegen, die Placentation ist „marginal", dann sitzen die Samenanlagen bei einfächerigem Fruchtknoten innen an dessen Wand, sie sind „wandständig", bei Mehrfächerigkeit des Fruchtknotens aber in dessen Mitte, die Samenanlagen sind „zentralwinkelständig". — In selteneren Fällen sitzen die Samenanlagen auf der Fläche der Fruchtblätter, „laminal", und dann immer wandständig, so bei dem eben genannten Mohnfruchtknoten oder beim Veilchen, oder aber sie sitzen unabhängig von den Fruchtblättern am Grund des Fruchtknotens, die

Placentation heißt dann „axil“ oder „zentral“; so bei der Nelke, der Primel (vgl. Fig. 53).

Bau der Samenanlage.

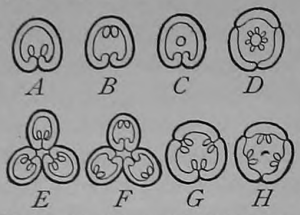



Fig. 53. Fruchtknotenquerschnitte. Von links oben nach rechts unten: *A* einblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler, marginaler Placentation, *B* ebensolcher mit parietaler, laminaler Placentation, *C* ebensolcher mit zentraler (axiler) Placentation, *D* dreiblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit zentraler Placentation, *E* dreiblättriger, dreifächeriger Fruchtknoten mit zentralwinkelständiger Placentation, *F* ebensolcher mit laminaler Placentation, *G* dreiblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler, marginaler Placentation, *H* ebensolcher mit parietaler, laminaler Placentation. Nach Wettstein.

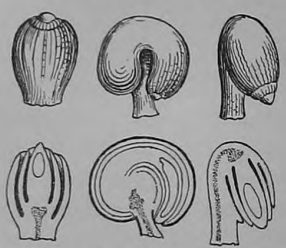


Fig. 54. Gerade (orthotrope), gekrümmte (campylotrope) und umgewendete (anatrope) Samenanlage von außen, darunter die Längsschnitte. Auf den letzteren sieht man den Embryosack in dem Nucellus; dieser ist umgeben von zwei Integumenten. Die Mikropyle ist in der ersten Fig. nach oben, in den zwei anderen nach unten gerichtet, die Samenanlagen sind also „aufrecht“ gezeichnet. Stark vergr. Aus Wettstein nach Baillon.



Ontogenie der Angiospermenblüte.

Fig. 55. Zwei Blütendiagramme. Links das Diagramm einer pentazyklischen, trimeren Blüte eines monokotylen Gewächses. Rechts das Diagramm der tetrazyklischen, pentameren Blüte des Veilchens. Die erstere Blüte ist aktinomorph, die letztere zygomorph. Nach Karsten.

Sehen wir uns die Samenanlagen selbst an (Fig. 54), so erscheinen sie uns als kleine, etwa eiförmige Gebilde, danach früher als Ovula bezeichnet, welche mit einem Stielchen, dem sogenannten Nabelstrang, an der Placenta befestigt sind. Sie sind entweder aufrecht oder hängend, oder aber wagrecht und die Art ihrer Orientierung im Raum ist oft ein charakteristisches Familienmerkmal. Die Längsachse der Samenanlage fällt entweder in die gerade Verlängerung des Stiels, oder aber die Samenanlage ist an diesem herumgeschlagen und längs einer Seitenkante mit ihm verwachsen, oder aber die Samenanlage selbst ist gekrümmt. Wir reden danach von geraden, umgewendeten oder gekrümmten Samenanlagen. Sie besitzen ein oder zwei Hüllen, Integumente, die auch hier an einem Pol, wie bei den Gymnospermen, ein kleines Loch, die Mikropyle, offen lassen, und welches auf die Spitze des Kerns der Samenanlage des sogenannten Nucellus oder Makrosporangiums führt. Bei gerader Samenanlage ist die Mikropyle der Ansatzstelle des Stielchens opponiert, bei umgewendeter liegt sie hart neben dieser Ansatzstelle, bei gekrümmter ihr genähert.

Im Innern des Kerns der Samenanlage treffen wir dann eine Makrospore, den Embryosack; auf dessen Ausbildung gehen wir hier nicht ein und beschränken uns auf die Bemerkung, daß an seinem der Mikropyle zugewandten Pol die Eizelle der Befruchtung harrt.

Will man die Stellungsverhältnisse der Blütenteile in übersichtlicher Weise zur Anschauung bringen, so entwirft man Grundrisse, sog. Diagramme der Blüte. Es sei auf Fig. 55 verwiesen.

Werfen wir nun einen ganz flüchtigen Blick auf die Ontogenie der Angiospermenblüte, so sehen wir Bilder (Fig. 56), die uns erinnern an die Ontogenie des vegetativen Sprosses: In der Mitte des sich entwickelnden Blüten-

sprosses zeigt sich uns der Sproßscheitel, mehr oder minder abgeflacht und um denselben herum erheben sich als dicht gedrängte, und in üblicher Weise in akropetaler Folge entstehende Höcker, die jugendlichen Blütenblattanlagen. Zuerst erscheinen also die Kelchblätter, zuletzt die Fruchtblätter. Mannigfache Ausnahmen sind zu beobachten, so kann die akropetale Entstehungsfolge gestört werden, dies bei zygomorphen Blüten und auch in anderen Fällen. Mit der uns bekannten Begrenztheit des Wachstums des Blütensprosses ist es zu erklären, daß nach Anlage der Fruchtblätter der Vegetationsscheitel nicht weiterwächst, sondern in Gemeinschaft mit den Fruchtblättern den Fruchtknoten herausmodelliert. Auf irgendwelche Einzelheiten einzugehen ist hier nicht der Ort.

Phylogenie der Angiospermenblüte.

Blicken wir zurück auf die Angiospermenblüte, soweit sie bis jetzt besprochen ist, so sehen wir, daß sie sich von der Gymnospermenblüte, ab-



Fig. 56. Entwicklungsstadien der Blüte einer Johanniskrautart. Vergr. Aus Wettstein nach Payer.

gesehen vom Besitz des Fruchtknotens, wesentlich in zwei Punkten unterscheidet: einmal durch die reichere Ausbildung der Blütenhülle, die als Folge der Erwerbung der Insektenblütigkeit leicht verständlich ist, sodann durch die häufig zu beobachtende Zwittrigkeit. Aus letzterer Tatsache erwächst offenbar eine Schwierigkeit für den Versuch, die Angiospermen- von der Gymnospermenblüte phylogenetisch abzuleiten.

Wettstein sucht diese Schwierigkeit zu überwinden mit der Annahme, daß die als Vorstufe der angiospermen Zwitterblüte zu betrachtende eingeschlechtige Angiospermenblüte abzuleiten sei von einem eingeschlechtigen Blütenstand, der allmählich den Charakter einer Einzelblüte angenommen habe, und daß dann die Zwitterblüte entstanden sei aus einem blütenähnlich gewordenen weiblichen Blütenstand mit einem Kranz ebensolcher männlicher Blütenstände, die um jenen herumstehen. Gibt es doch heutigen Tages, so bei der Wolfsmilch, noch Blütenstände, die bestehen aus einer zentralen weiblichen, und mehreren im Kreis um dieselbe angeordneten männlichen Blüten und die dem Unbefangenen ganz den Eindruck von Einzelblüten machen. Nach dieser Anschauung soll das ursprüngliche Perianth jener zu einer Blüte herabgesunkenen männlichen Blütenstände, in deren Mitte der weibliche hineinverlegt wurde, zum Kelch der Angiospermenblüte geworden sein, während die Blumenkrone aus umgebildeten Staubblättern hervorgegangen sein soll; sehen wir doch auch sonst, daß Blumenblätter umgewandelte Staubblätter sind, so bei den oben schon genannten Centifolien.

Während die eben skizzierte Hypothese auch derart umschrieben werden kann, daß man sagt, sie betrachte die heutige Angiospermenblüte nicht als ursprünglich einachsiges, sondern als ursprünglich vielachsiges Gebilde,

halten andere Forscher dieselbe für einen ab origine einachsigen Sproß. Auf das Für und Wider können wir hier nicht eingehen. Wohl aber erinnern uns diese Diskussionen daran, daß auch die Angiospermenblüte von heute, ebenso, wie wir es schon bei den Gymnospermen, so beim Tannenzapfen fanden, vielfach zu Blütenständen oder Infloreszenzen zusammentreten, welchen wir nun ein paar Worte widmen wollen.

Traubige und trugdoldige Blütenstände.

Wir haben zweierlei Arten von Blütenständen zu unterscheiden, je nachdem die Hauptachse des Blütenstands theoretisch unbegrenzt weiter wächst oder mit einer Blüte ihr Wachstum abschließt. Liegt der erstere Fall vor, so nennen wir den Blütenstand traubig (racemös), im zweiten Fall aber trugdoldig (cymös).

Bei dem Prototyp der erstgenannten Blütenstände, der Traube, haben wir eine gestreckte, durchlaufende Hauptachse, an welcher seitlich, mehr oder minder langgestreckt, die mit Blüten endenden Seitenachsen daransitzen. Die Seitenachsen erscheinen in akropetaler Folge, dementsprechend ist auch die Aufblühfolge akropetal, oder, wie man auch sagt, zentripetal. Die Berechtigung letzterer Bezeichnungsweise leuchtet zumal dann ein, wenn die Traube nicht allzulang gestreckt, sondern mehr schirmförmig gestaltet ist. Als Beispiele für die Traube mag der Blütenstand des Sturmhuts oder der Aloe dienen.

Sind die Blüten nicht gestielt, sondern sitzend, so wird aus der Traube die Ähre, die wir bei unseren Orchideen finden. Die Ähre wird Kätzchen genannt, wenn nach der Blüte nicht die Einzelblüten, sondern der Blütenstand als Ganzes abfällt, wie bei den Weiden. Zum Kolben wird die Ähre, wenn die Hauptachse sich verdickt und fleischig wird, wie wir es beim Aronstab bewundern. Stauchen sich nicht die Seitenachsen, sondern die Hauptachse einer Traube, so erhalten wir die Dolde, die wir von der Strentze her kennen. Stauchen sich aber Haupt- und Seitenachsen der Traube, so wird aus ihr das Köpfchen, etwa einer Karde oder der Sonnenblume.

Die trugdoldigen (cymösen) Blütenstände, bei welchen also die jeweiligen Hauptachsen des Standes mit einer Blüte abschließen, unterscheidet man nach der Zahl der Seitenachsen gleicher Ordnung. Beim Dichasium, welches man u. a. bei den Nelkengewächsen antrifft, sind zwei Seitenachsen vorhanden, die an ihrer Mutterachse gegenständig stehen, im typischen Fall beide gleichstark entwickelt. Oft zeigt sich die eine vor der anderen gefördert, und verschwindet diese ganz, so resultiert das Monochasium. Fallen sämtliche Achsen des Monochasiums in eine Ebene, was der Fall ist, wenn sie median zu ihrer jeweiligen Mutterachse stehen, so erhalten wir die Sichel, falls die Seitenachsen bei seitlicher Ansicht immer auf dieselbe Seite ihrer Abstammungsachse fallen — manche Binsen bieten Beispiele dafür —, oder wir erhalten den sogenannten Fächel, wenn die Seitenachsen bei seitlicher Betrachtung der Inflorescenz abwechselnd rechts und links von der Hauptachse stehen. Schöne Fächel zeigen uns die Schwertlilien. Stehen aber die Seitenachsen nicht alle in einer Ebene, fallen vielmehr die Seitenachsen quer zu ihrer jeweiligen

Mutterachse, d. h. stehen sie transversal, so erhält man die Schraubel, wenn sie immer auf dieselbe Seite, den Wickel, wenn sie abwechselnd auf verschiedene Seiten der Abstammungsachse fallen. Schraubelförmige Blütenstände hat das Johanniskraut, wickelförmige der Sonnentau. Bei dem Pleiochasium stehen mehr als zwei Seitenachsen in einem Wirtel an der Abstammungsachse, die Blütenstände der Wolfsmilcharten sind dafür oft genannte Beispiele.

Sehr häufig treffen wir Kombinationen von Blütenständen. Die Rispe des Weinstocks ist eine Doppeltraube. Die Mehrzahl der Doldengewächse ist durch den Besitz von Doppeldolden ausgezeichnet. Zusammengesetzte Ähren haben die Ährengräser, wie Weizen, Roggen oder Lolch. Bei dem Wollkraut finden wir traubige Blütenstände, welche seitlich Dichasien tragen, also eine Kombination von traubigem und trugdoldigem Blütenstand. Die „Scheinquirle" der Lippenblütler bestehen aus zwei gegenständigen Blüten, an deren Stielen je zwei gegenständige Wickel sitzen.




Fig. 57. Blüte der Glockenblume. *a* Deckblatt der abgebildeten, *d* der nächsthöheren Blüte, *v* Vorblätter. $^2/_3$ der nat. Gr. Nach Karsten.

Deck- und Vorblätter.

Die Blütenstände, deren wichtigste Typen wir, ohne Vollständigkeit anzustreben, hier aufgeführt haben, geben uns Gelegenheit, noch ein Wort über die Hochblätter zu sagen; mit diesem Namen, so wissen wir schon, belegt man die vegetativen Blätter innerhalb der Blütenregion, die meistens im Vergleich mit den anderen Laubblättern Hemmungsbildungen darstellen. Die Hochblätter, in deren Achseln Blüten oder Inflorescenzen stehen, nennt man deren Deckblätter oder Tragblätter. An den Blütenstielen selbst sitzen die Vorblätter, die ihrerseits wieder Deckblätter von Blüten höherer Ordnung werden können. Die Monokotylen zeigen meist ein Vorblatt, das median nach der Mutterachse zu gestellt ist, die Dikotylen, zwei rechts und links stehende Vorblätter (Fig. 57). Häufig fehlen Hochblätter und haben auch vielfach für die Pflanze offenbar keine weitere Bedeutung; es sind Relikte aus jener Zeit, in welcher vegetative und fruktifikative Region noch nicht scharf geschieden war und rückgebildet im gleichen Maß, als die obere Region der Pflanze mehr und mehr in den ausschließlichen Dienst der Fortpflanzung trat. In vielen anderen Fällen aber handelt es sich um metamorphe Blätter, die für die Pflanze von Bedeutung sind. Jedermann kennt das als Spatha bezeichnete Deckblatt des Araceenkolbens, das nicht nur als Schutz für den jugendlichen Blütenstand dient, sondern vielfach auch durch seine bunte Färbung Insekten anlockt. Lebhaft gefärbte Hochblätter trifft man außerdem noch bei Wolfsmilchgewächsen, in den Blütenständen der Ingwerpflanzen usw. an.

Verschiedene Ausbildung der Blüten einer Pflanze.

Die Betrachtung der Blütenstände erinnert uns ferner daran, daß sich in einem Stand oft Blüten vereint finden, die nicht die gleiche Ausbildung zeigen. Oft sind die geschlechtlichen Verhältnisse der Blüten einer In-

florescenz verschieden; im unteren Teil können zwittrige, im oberen männliche Blüten stehen, wie beim Germer. Beim *Ricinus* finden wir unten männliche, durch ihre zierlichen verzweigten gelben Staubfäden gekennzeichnet, im oberen weibliche, die durch die leuchtend rote Farbe ihrer Narben auffallen. In den Köpfchen der *Calendula* sind die randständigen Blüten weiblich, die Scheibenblüten zwittrig. In noch anderen Fällen dienen die randständigen lediglich als Schauapparat und sind ungeschlechtlich, das kann man leicht an der Kornblume beobachten. Ein berühmtes Beispiel für Verschiedenblütigkeit innerhalb eines Blütenstandes ist eine Kleeart, deren Blütenstand sich nach der Blüte in den Boden krümmt und in diesem durch die zuletzt am Vegetationspunkt gebildeten, mit ankerartigen Kelchzipfeln ausgerüsteten sterilen Blüten befestigt wird.

Chasmogamie und Kleistogamie.

Auf weitere biologische Besonderheiten der Blüten können wir hier nicht eingehen, wollen aber noch darauf hinweisen, daß neben Blüten, die sich in normaler Weise öffnen, sogenannten „chasmogamen" Blüten, auch „kleistogame" Blüten vorkommen, die dauernd geschlossen bleiben, aber durch Selbstbestäubung Samen ansetzen. Das wohlriechende Veilchen, der Sauerklee sind bekannte Beispiele für Gewächse, welche im Frühjahr chasmogame, später aber kleistogame Blätter entwickeln. Andere Pflanzen bringen lediglich kleistogame Blüten und der stengelumfassende Bienensaug ist ein Beispiel für eine Art, welche neben Rassen mit normalen Blüten auch solche mit kleistogamen produziert. In bestimmten Fällen gelingt es dem Experimentator, durch schlechte Beleuchtung und Ernährung oder durch ungünstige Temperatur Kleistogamie willkürlich auszulösen.

Befruchtung bei den Angiospermen.

Die Befruchtung der angiospermen Blüte findet derart statt, daß Pollenkörner auf die eine oder die andere Weise auf die Narbe gelangen, um dort zu keimen und den Pollenschlauch durch den Griffelkanal oder das Griffelleitgewebe in den Fruchtknoten hinabzutreiben. Hier wächst er, entweder stets an das Fruchtblattgewebe sich anschließend, oder auch streckenweise frei durch die Fruchtknotenhöhlung nach den Samenanlagen, und dringt entweder durch die Mikropyle oder durch andere Stellen ins Innere, gelangt endlich in den Embryosack und es erfolgt die Befruchtung der Eizelle, die dadurch zur Weiterentwicklung angeregt wird. Ebenfalls unter der anregenden Wirkung der Befruchtung, wie hier nicht weiter auseinandergesetzt werden kann, entsteht im Embryosack ein Nährgewebe, das entweder im reifen Samen noch sichtbar ist und dann bei der Keimung des Samens verbraucht wird, oder aber schon während der Samenreife von dem wachsenden Keim aufgezehrt wird. Aber nicht nur die Samenanlagen werden dergestalt infolge der Befruchtung zu reifen Samen, vielmehr erfahren auch die Fruchtblätter, ja häufig auch andere Teile der Blüte Veränderungen, während die Blüte zur Frucht wird, und diesen Veränderungen gilt es nun noch nachzuspüren.

Früchte und Fruchtstände der Angiospermen.

Fragen wir zuerst: Was bezeichnen wir als Frucht der Angiospermen? Mit Arthur Meyer nennen wir Frucht „das Gebilde, welches zur Zeit der Samenreife aus einem Stempel hervorgegangen ist", unter Um-

bildung der Fruchtknotenwand in die Fruchtwand (Perikarp). Der Griffel kann abfallen oder an der Frucht erhalten bleiben und Teile des Perianths oder auch der Blütenstiel können sich zu „Fruchtanhängseln“ umbilden. Nach obiger Definition geht aus einer Blüte, die nur einen Fruchtknoten besitzt, auch nur eine Frucht hervor, die allerdings unter Umständen später in mehrere Teilfrüchte zerfallen kann, so die Malvenfrüchte; besitzt eine Blüte aber mehrere Fruchtknoten, so bilden diese später einen einachsigen Fruchtstand, beispielsweise der Hahnenfuß. Als „Fruchtstandsanhängsel“ kann der Blütenboden mit dem Fruchtstand vereint bleiben.

Nennen wir nun einige besonders wichtige Fruchtformen unter Verweisung auf allgemein bekannte Beispiele:

Kapseln. Nüsse. Beeren. Steinfrüchte.

Öffnet sich die Fruchtwand bei der Reife, um in dieser oder jener Weise die Samen zu entlassen, so heißt die Frucht eine Kapsel. Die Kapselfrucht einer Tulpe, des Stechapfels und viele andere zeigen uns, daß den Kapseln meistens trockene Perikarpien eigen. Öffnen sich die Kapseln durch Längsspalten, so heißen wir sie Klappenkapseln. Hierzu gehören u. a. die Hülsen der Leguminosen, die aus einem Fruchtblatt gebildet sind, welche sich an der Rücken- und Bauchnaht öffnen; Hülsen sind also zweiklappige Kapseln. Auch die Schoten gehören hierher, das sind die Früchte der Kreuzblütler; diese bestehen aus zwei bei der Reife sich längs der Bauchnähte trennenden Fruchtblättern, zwischen denen sich während der Fruchtreife eine Scheidewand ausgespannt hatte, die auch nach Öffnung der Schote stehen bleibt und die Samen an ihren Rändern trägt. Einklappige, nur längs der Bauchnaht aufspringende Früchte, wie wir sie im Fruchtstand der Sumpfdotterblume, des Eisenhuts usw. finden, heißen Balgkapseln. Deckelkapseln oder Büchsen werfen einen Deckel ab, so die Frucht des Gauchheils oder des Bilsenkrautes. Porenkapseln öffnen sich durch Löcher und wirken wie Streubüchsen, so die Mohnkapsel. Ein bekanntes Beispiel für Kapseln mit fleischigem Perikarp bieten die Springfrüchte des nach ihnen so benannten Springkrautes *(Impatiens)*, bei welchen in der Fruchtwand vorhandene Spannungen durch Berühren plötzlich ausgelöst werden, die Fruchtklappen sich elastisch aufrollen und die Samen wegschleudern.

In Gegensatz zu den Kapseln treten die Schließfrüchte, die sich nicht öffnen, wie ihr Name besagt. Eine Nuß ist eine hartschalige Schließfrucht, die einen Samen enthält. Dieser kann mit der Fruchtwand vollkommen verwachsen sein, so bei den Grasnüssen, den sogenannten Karyopsen. Auch die Achaene der Körbchenblütler ist eine Nußfrucht, doch ist hier der Samen mit der Fruchtwand nicht verwachsen.

Ist die Fruchtwand einer Schließfrucht derart gebaut, daß sie außen eine Hüllschicht hat, auf welche eine fleischige Schicht folgt, während die innersten Schichten hart sind, so haben wir eine Steinfrucht vor uns. Die Pflaume ist eine Steinfrucht mit einem Stein, desgleichen die Walnuß, andere Steinfrüchte, so die des Faulbaums, haben mehrere Steine. Eine Beere endlich liegt dann vor, wenn die Fruchtwand, abgesehen von der äußeren Hüllschicht, durch und durch fleischig ist, wie etwa die Tollkirsche.

Betrachten wir nun noch einige Fruchtstände, so bietet sich uns beispielsweise die Himbeere dar. Hier ist der Fruchtstand gebildet aus vielen kleinen Steinfrüchten. Die Erdbeere ist ein Fruchtstand, der besteht aus einer Unzahl kleiner trockener Nüßchen, die auf dem fleischig gewordenen Blütenboden sitzen. In Gegensatz zu diesen aus einer einzigen Blüte hervorgegangenen, darum einachsigen Fruchtständen treten mehrachsige, die aus Blütenständen hervorgegangen sind, so die Maulbeere, die Feige, die Brotfrucht, Fruchtstände, an deren Bildung sich nicht nur die Blütenachse, sondern wesentlich auch die Blütenstandsachse beteiligt; diese ist bei der Brotfrucht oder Maulbeere gewölbt, bei der Feige krugförmig eingesenkt.

Bei den Schließfrüchten sind am Perikarp die mannigfachsten, der Verbreitung dienenden Einrichtungen zu beobachten. So das eßbare Fleisch der Beeren und Steinfrüchte, welche außerdem häufig durch leuchtende Farben die Tiere, die ihnen nachstellen, anlocken, ferner Widerhaken bei den Achaenen der Klette oder den Nußfrüchten des Klebkrautes, Flügelbildungen bei der Esche, Ausbildung von Geweben der Fruchtwand, die Schwimmfähigkeit bedingen, wie bei der Kokosnuß oder anderen Pflanzen der Seestrandflora, von Fruchtanhängseln, wie Kelchen, die als Flugorgane oder Fallschirme ausgebildet sind, ganz zu schweigen. Liegen aber Kapselfrüchte vor, so sind es die Samen selbst, die mit derartigen Verbreitungseinrichtungen versehen sind.

Samen der Angiospermen

Betrachten wir nun die Samen, so fällt uns zu äußerst die aus den Integumenten hervorgegangene Samenschale auf, die übrigens ganz außerordentlich mannigfach ausgebildet sein kann, bald glatt, bald rauh, bald bei Benetzung quellend und so die Samen bei der Keimung am Substrat befestigend, oft auch in bunten Farben leuchtend, und häufig mit Flughaaren Grannen oder anderen Verbreitungsorganen versehen.

Die Stelle, an welcher der Samen mittels des Stiels an der Placenta festsaß, ist meistens noch als sogenannter Samennabel sichtbar. Eine Linie, welche längs einer Kante des Samens verläuft, falls der Samen aus einer umgewendeten Anlage hervorgegangen ist, wird als Samennaht bezeichnet, längs derselben war die Samenanlage mit dem Stiel verwachsen. Auch die Mikropyle ist häufig noch sichtbar, unmittelbar neben dem Nabel, wenn die Samenanlage umgewendet war, bei geraden Samenanlagen an dem dem Nabel entgegengesetzten Pol. Bei der Bohne liegt sie, wie bei anderen gekrümmten Samen, in einiger Entfernung vom Nabel, sie sieht aus, wie ein feines, mit einer Nadel in die Samenschale gestochenes Loch, und dient hier als Organ für die Luftzufuhr unmittelbar vor und während der Keimung. An der Mikropyle tritt später bei der Keimung das Würzelchen aus, entweder wird dabei die Samenschale zerrissen, oder aber in der Schale ist an dieser Stelle ein sogenannter Samendeckel präformiert, der vom Würzelchen herausgeschoben wird. Beim Rizinussamen sieht man in der Nähe der Mikropyle eine kleine, fleischige Wucherung, die sogenannte Caruncula, welche beim Ablösen des Samens von der Placenta wirksam war und später bei der Keimung wohl auch dem Würzelchen Schutz gewährt. Besonders auffallend

sind solche Samen, welche außer der Samenschale noch als äußere Hülle einen sogenannten Samenmantel besitzen. Wohl das bekannteste Beispiel sind die Samen der Muskatnuß mit ihrem leuchtend roten, zerschlitzten Samenmantel, der den Tieren, welche den Früchten dieses Baumes nachstellen, in die Augen sticht. — Oft sind Samen, wie jedermann weiß, recht stattliche Gebilde, in anderen Fällen aber sind sie fabelhaft klein, das letztere z. B. bei parasitischen Pflanzen, wie der Sommerwurz, deren Samen nur an der Wurzel einer Wirtspflanze keimen und darum keine Reservestoffe benötigen, oder bei den Orchideen, die ebenfalls von mitgegebenen Reservestoffen unabhängig sind, weil sie nur bei Gegenwart von Pilzen, mit denen sie in ernährungsphysiologische Gemeinschaft treten, auszukeimen vermögen.

Nährgewebe. Endo- und Perisperm.



Fig. 58. Samen von Myristica fragrans mit Samenmantel, rechts, von Myristica argentea, ohne Samenmantel, links. Am letzteren die Samennaht deutlich sichtbar. 2/3 der nat. Gr. Aus Karsten nach Warburg.

Öffnen wir nun endlich einen Samen, so haben wir das Bild wieder vor uns, welches wir oben (S. 253) schon beschrieben haben. In Ergänzung zu dem dort Ausgeführten wollen wir jetzt, nachdem wir den Bau der Samenanlage inzwischen kennen gelernt haben, nur das Eine noch hinzufügen: Wir sollten erwarten, daß wir innerhalb der Samenschale ein aus dem Kern der Samenanlage, dem Nucellus, hervorgegangenes Gewebe antreffen würden. Tatsächlich aber wird während der Samenreife der Nucellus, bei der Mehrzahl der Pflanzen, mehr oder minder bis auf wenig kenntliche Reste zerdrückt und spielt im reifen Samen keine Rolle mehr. Nur bei einer gewissen Anzahl von Fällen ist er im reifen Samen noch erhalten und dient dann als Nährgewebe, welches man als Perisperm bezeichnet, im Gegensatz zu dem als Endosperm benannten, aus dem Embryosack hervorgegangenen Nährgewebe. In der Pfefferfrucht oder in den Kardamomensamen würden wir ein solches Perisperm neben dem Endosperm antreffen. — Daß ein Endosperm im übrigen im reifen Samen entweder erhalten sein kann, wie beim Rizinus, oder auch verschwunden ist, wie bei der Bohne, indem die Reservestoffe in den Keim übergegangen sind, wissen wir schon. Auch der Bau und die Lage des Keimes im Samen ist oben schon geschildert worden, und so hätten wir denn hiermit das Ende unserer Darstellung der Organographie der höheren Pflanzen wieder an den Anfang angeknüpft.

Ein-, zwei-, mehrachsige Pflanzen.

Nachdem wir nun die Gesamtheit der Blätter, seien es Laub- oder Blütenblätter, kennen gelernt haben, wollen wir noch die Achsen einer kormophylischen Pflanze mit Rücksicht auf die daransitzenden Blätter betrachten. Wir sehen, daß bei einigen Pflanzen alle Blätter von den Keimblättern bis hinauf zu den Blütenblättern an einer Achse sitzen können; es ist, damit die Pflanze ihren ganzen Entwicklungsgang zu Ende führen kann, nur die Ausbildung einer einzigen Achse erforderlich; solche Pflanzen heißen einachsige, als Beispiel diene die Tulpe, der Mohn, die schwarze Nieswurz. Während hier die Hauptachse ihr Wachstum mit der Blüte abschließt, besitzen die zweiachsigen Pflanzen eine Hauptachse, die theoretisch unbegrenzt

weiter wächst, Nieder-, Laub- und allenfalls Hochblätter trägt, während die Blütenbildung den Achsen zweiter Ordnung vorbehalten ist. Zweiachsige Pflanzen sind das Hirtentäschel, die Primeln. Dreiachsig sind solche Pflanzen, bei welchen die Achsen zweiter Ordnung Hochblätter tragen und erst die der dritten Ordnung die Blüten; das Maiglöckchen, der große Wegerich sind Beispiele für solche. Vierachsig ist u. a. die Bohne. Diese Aufeinanderfolge von verschiedenen, durch die Art der Blätter, die sie tragen, unterscheidbaren Achsen bezeichnet man als „Sproßfolge"; durch die Bezeichnung wird ausgedrückt, wieviel Achsensorten normalerweise am Sproß einer Pflanze vorhanden sein müssen, damit sie zum Blühen gelangt und ihren Lebenszyklus vollendet.

Diejenigen Achsen, welche an einem Pflanzenkörper zu den bei typischer Ausbildung notwendigen noch hinzutreten, und von denen ganz wesentlich der Habitus eines Individuums abhängt, bezeichnet man als „unwesentliche" oder Bereicherungssprosse. Ob und in welcher Menge sie auftreten, hängt ganz von den Lebensbedingungen ab; auf fettem Boden werden mehr, auf magerem weniger oder gar keine gebildet. Die Zahl der wesentlichen Achsen ist dagegen in den meisten Fällen ein Organisationsmerkmal, das auch der Systematiker vielfach benutzt; doch soll nicht der falschen Meinung Vorschub geleistet werden, als ob nicht die Zahl auch der „wesentlichen" Achsen einer Pflanze unter extremen Bedingungen oder im physiologischen Versuch ein veränderliches Merkmal sein könnte.

Lebensdauer der Farne und Blütenpflanzen.

Verschaffen wir uns nun noch eine übersichtliche Einteilung der Farn- und Blütenpflanzen, indem wir die Konsistenz ihrer Achsen und die damit im innigen Zusammenhang stehende Lebensdauer und Lebensführung in Abhängigkeit vom Wechsel der Jahreszeiten oder, allgemeiner gesagt, der äußeren Lebensbedingungen zugrunde legen.

Wie jeder Laie, unterscheidet auch die Wissenschaft zunächst Kräuter und Holzgewächse.

Mono- und polykarpische Pflanzen.

Die Kräuter kann man weiter danach einteilen, ob sie nur einmal blühen und fruchten um dann abzusterben, oder ob sie mehrmals blühen und fruchten. Die ersteren nennt man hapaxanthische oder monokarpische, die letzteren polykarpische Kräuter.

Einjährige Pflanzen.

Zu den monokarpischen gehören zuerst die einjährigen annuellen oder monozyklischen Kräuter, welche im selben Jahr, in dem sie den Samen entkeimen, auch blühen und Samen tragen. Sie sind häufig charakterisiert durch gestreckte Internodien und meistens verzweigte Achsen; wir können an ihnen Achsen dritter oder sogar vierter Ordnung beobachten. Die Streckung der Internodien ist biologisch u. a. dadurch verständlich, daß der Samen, das einzige Verbreitungs- und Fortpflanzungsmittel der Annuellen, nicht unmittelbar am Boden reifen soll, was für die Verbreitung durch den Wind und andere Faktoren von Bedeutung ist. — Es ist kaum nötig hinzuzufügen, daß die Knospen der Annuellen keine Knospenschuppen haben, sondern nackt sind. Die Wurzel zeigt, wenn es sich um ein dikotyles Gewächs handelt, die bei diesen übliche Bildung einer Pfahlwurzel, Monokotyle sind mit Faserwurzeln

im Boden befestigt. — Zu den Annuellen gehören neben vielen andern unter den Dikotylen Flachs und Hanf usw., unter den Monokotylen z. B. Hafer und Gerste.

Überwinternde einjährige Pflanzen.

An die einjährigen schließen sich an die sogenannten überwinternd einjährigen Pflanzen. Hier keimt der Samen im Herbst, die Wurzeln nebst Blättern überwintern und die Blütezeit fällt ins Frühjahr. Hierher gehört unter anderen das Pflänzchen, welches den charakteristischen Namen Hungerblümchen führt.

Zweijährige Pflanzen.

Die dritte Gruppe monokarpischer Kräuter sind die zweijährigen dizyklischen. Sie bilden oft, wenigstens wenn es sich um Dikotyle handelt, im ersten Jahr an oberirdischen Teilen nur einen Stengel mit gestauchten Internodien und Rosettenblättern aus, der mit offener Knospe überwintert; im zweiten Jahr werden die mit gestreckten Internodien ausgerüsteten Blütensprosse gebildet. Nach der Samenreife stirbt auch bei ihnen alles ab bis auf die Samen. Hierher gehören Winterroggen und Winterweizen, ferner der Fingerhut, die Zuckerrübe u. a. m. Die zweijährigen Gewächse sind, wie wir bei Warming lesen können, Kinder eines rauhen Klimas und fehlen in wärmeren Regionen. Übrigens können sie in warmen Jahren auch zu einjährigen werden.

Mehrjährige Pflanzen.

An die zweijährigen schließen sich an die pleiozyklischen Kräuter, welche erst nach mehr als zwei Jahren zur Blüte gelangen, um dann mit Ausnahme der Samen ganz abzusterben; hierher gehören unter anderen manche Doldengewächse, z. B. solche der asiatischen Steppen. Dizyklische Gewächse können infolge Ungunst der Witterung im zweiten Jahr zu pleiozyklischen werden, umgekehrt kommt es unter günstigen Witterungsverhältnissen vor, daß pleiozyklische schon im zweiten Jahr blühen.

Ausdauernde Kräuter.

Es folgen die polykarpischen Kräuter; hier haben wir Stauden mit Rhizom, Knollen- oder Zwiebelgewächse, bei welchen im Gegensatz zu den obengenannten monokarpischen nicht nur der Samen überwintert, sondern auch das Rhizom bzw. andere entsprechende Teile. In der großen Mehrzahl der Fälle sind es geophile Pflanzen, welche unterirdisch ausdauernde Teile besitzen, von denen einjährige, photophile Sprosse, die meist unter dem Boden angelegt werden, sich erheben.

Bäume und Sträucher.

Vor den Kräutern sind die Holzgewächse dadurch ausgezeichnet, daß die oberirdischen, photophilen Sprosse verholzen, auf solche Weise leistungsfähiger werden, was Tragkraft und Stoffleitung angeht und auch — in unseren Breiten — den Unbilden der winterlichen Witterung besser trotzen können. Teilweise sind die Holzgewächse monokarpisch; es gibt Palmen, die gleich nach der oft erst im späten Alter des Baumes erfolgenden Blüte absterben, ohne daß andere Teile als die Samen lebend bleiben; die große Mehrzahl der Holzgewächse blüht und fruchtet aber mehrfach. Unter den Holzgewächsen unterscheidet man Bäume und Sträucher; auf deren Unterscheidungsmerkmale hinzuweisen ist wohl überflüssig. Nur das sei betont, weil darüber manchmal falsche Ansichten herrschen, daß es kleine Bäume wie den Seidelbast und andererseits auch große Sträucher wie die Hasel gibt.

Kennzeichnend für die Holzgewächse ist es, daß sie regelmäßig nur die Blätter unter Bildung von Narben abwerfen, während bei Kräutern der

Stengel und die an ihn angehefteten Blätter vielfach gemeinsam zugrunde gehn. Die „Reinigung“ der Baumkronen durch Abwurf von Kurztrieben, auf welche wir oben hingewiesen haben, darf dabei allerdings nicht vergessen werden.

Bei den Bäumen treffen wir zuerst den „Palmentypus“: Der mit gestauchten Internodien versehene Stamm einer Palme, Sagopalme usw. wächst, ohne sich zu verdicken, in die Länge, dementsprechend vergrößert sich auch die aus den bekannten großen Blättern bestehende Krone nicht jahraus, jahrein, vielmehr sterben unten stets etwa ebensoviele Blätter ab, als oben neue hinzukommen. Die Endknospe des Stammes ist nackt. — Im Gegensatz dazu wachsen Laub- und Nadelbaumstämme in die Dicke und die Krone nimmt jahrelang an Mächtigkeit zu, bis endlich ein stationärer Zustand erreicht ist. Die Internodien ihrer Keimpflanzen sind gestreckt. Der Zuwachs der Krone findet derart statt, daß jährlich nur ein „Schub“ unverzweigter Jahrestriebe gebildet wird, abgesehen von den Fällen, in welchen ein zweiter Trieb um Johanni erfolgt oder in welchen ein Baum derart wächst, daß blattlose Langtriebe und daransitzende beblätterte Kurztriebe gebildet werden, wofür wir früher Beispiele kennen gelernt haben (Kiefer usw.). Geophile Sprosse treten bei den Holzgewächsen an Bedeutung zurück hinter den photophilen. Der monokotyle Baum ist mit Adventivwurzeln im Boden befestigt, bei den anderen Bäumen sind Adventivwurzeln seltener.

Die eben gegebene Übersicht über den Lebenszyklus der Pflanzen, bei deren Aufstellung wir im wesentlichen Warming folgten, bezieht sich in erster Linie auf die Pflanzen, welche die Winterszeit zur Ruhe zwingt oder veranlaßt, nach Beendigung der Vegetation bis auf die Samen oder unterirdischen Teile abzusterben. — Bezüglich der tropischen Pflanzenwelt sei mit Haberlandt hier nur das eine bemerkt, daß im indomalaiischen Archipel die Zahl der Holzgewächse im Vergleich zu den krautigen weit größer ist als bei uns; die Gunst des dortigen Klimas ermöglicht es, kann man sagen, den Pflanzengestalten, zu tunlichst vollkommenen, d. h. leistungsfähigen Formen, wie sie in den Holzgewächsen uns entgegentreten, sich auszuwachsen, während bei uns nur solche Hölzer, die sich in weitgehender Weise gegen die Schäden der winterlichen Abkühlung und der schwierigen Wasserversorgung aus dem kalten Boden schützen, durch Ausbildung derber Blätter, falls diese wintergrün sind, durch Blattfall, und durch Knospenschuppenbildung, wenn sie zarte Laubblätter haben, es möglich machen, sich im Winter ungestraft weit in die klare, kalte Luft zu erheben.

Stammsukkulente Gewächse.

Man wäre versucht, zu glauben, daß man die gesamten Vertreter der kormophytischen Pflanzenwelt in Kräuter einerseits, Hölzer andererseits einteilen könne, Warming macht aber treffend darauf aufmerksam, daß es noch eine dritte Kategorie von Gewächsen gibt, das sind die Stammsukkulenten, denen wir in unserer Darstellung mehrfach begegnet sind. Darin, daß ihre saftigen Sprosse nicht verholzen, schließen sie sich an die Kräuter an, darin aber, daß sie derb und ausdauernd sind, nähern sie sich den Holzgewächsen.

## Literatur.

Das Hauptwerk über die pflanzliche Gestaltungslehre ist das Buch von K. E. GOEBEL, Organographie der Pflanzen, Jena, 1898 bis 1901. Wie der Titel besagt, berücksichtigt es besonders die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Teile. Eine formale Morphologie bietet das ältere Werk von F. PAX, Allgemeine Morphologie der Pflanzen, Stuttgart 1890. — Zu nennen sind ferner: J. VELENOVSKY, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag 1905 bis 1910, sodann F. O. BOWER, Origin of Land Flora, London 1908. — H. POTONIÉ behandelt die Grundlinien der Morphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912.

Es ist sodann hinzuweisen auf die Darstellungen der Morphologie und Entwicklungsgeschichte in den bekannten Lehrbüchern der allgemeinen Botanik: Es seien genannt: STRASBURGER, JOST, SCHENCK, KARSTEN, Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl. Jena 1911. Die Morphologie ist von ED. STRASBURGER bearbeitet. Die systematischen Teile des Buches, die aus der Feder von H. SCHENCK und G. KARSTEN stammen, geben einen guten Überblick über die heutigen Anschauungen von der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Pflanzenreichs. — J. v. WIESNER, Organographie der Pflanzen, 2. Bd. der Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Wien 1890. — E. WARMING und W. JOHANNSEN, Lehrbuch der allgemeinen Botanik, deutsche Übersetzung, Berlin 1909; auf die treffliche, lebensvolle Darstellung der Organographie in diesem Buch, der wir viele Beispiele für die obige Darstellung entnommen haben, sei besonders aufmerksam gemacht. — ARTHUR MEYER, Wissenschaftliche Drogenkunde, Berlin 1891—92. — Auch die systematischen Handbücher der Botanik bringen eine Fülle morphologischen Materials. Es seien genannt A. ENGLER und K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1889 ff. A. ENGLER, Das Pflanzenreich, Leipzig 1900 ff., sowie R. v. WETTSTEIN, Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl. Leipzig und Wien 1911.

Die in unsere Darstellung eingeflochtenen geschichtlichen Daten wurden entnommen dem Werk von J. v. SACHS, Geschichte der Botanik, München 1875, der Darstellung von K. GOEBEL, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, in Schenks Handbuch der Botanik, Bd. 3, Breslau 1884, der Abhandlung H. VOECHTINGS: Zu T. A. Knights Versuchen über Knollenbildung, Bot. Ztg. 1895, endlich dem oben genannten Werk H. POTONIÉS.

Über entwicklungsphysiologische Fragen vergleiche man die Darstellung in W. PFEFFERS Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, Leipzig 1904 Kap. 6 bis 9, in L. JOSTS Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Jena 1908, 2. Teil, Formwechsel, sowie in W. PALLADINS, Pflanzenphysiologie, Berlin 1911, Kap. 6. Außerdem seien noch folgende Werke genannt: H. VOECHTING, Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1874 und 1884, sowie desselben Autors Untersuchungen zur Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908. G. KLEBS, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen, Jena 1896, desselben Forschers Willkürliche Entwicklungsänderungen, Jena 1903, und Künstliche Metamorphosen, Halle 1906; K. GOEBEL, Einleitung in die experimentelle Morphologie, Leipzig und Berlin 1908; J. REINKE, Einleitung in die theoretische Biologie, 2. Aufl., Berlin 1911.

Morphologisch-biologische Darstellungen, zum guten Teil der Tropenwelt entnommen, finden sich bei A. F. W. SCHIMPER, Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Jena 1888 bis 1891, bei K. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen, Marburg 1889 bis 1891, bei G. HABERLANDT, Eine botanische Tropenreise, 2. Aufl., Leipzig 1910, und bei G. KARSTEN im Lehrbuch der Biologie für Hochschulen, Leipzig 1911. Die obige Behandlung der Algenbiologie gründet sich auf F. OLTMANNS, Morphologie und Biologie der Algen, 2. Bd., Jena 1905.

Es ist sodann noch hinzuweisen auf die organographischen Beiträge zu dem Handlexikon der Naturwissenschaften, Jena 1911 ff. Für die obige Darstellung wurden verwertet die Artikel von F. OLTMANNS über Moose, von H. SCHENCK über Lianen und von R. v. WETTSTEIN über die Blüte. — Schließlich sei aufmerksam gemacht auf die knappe und klare Darstellung, welche M. NORDHAUSEN in seinem Werkchen über die Morphologie und Organographie der Pflanzen, Leipzig 1911, gibt.

# NAMEN- UND SACHREGISTER.

Pflanzennamen wurden in das Register nur in jenen Fällen aufgenommen, wenn an der betreffenden Stelle die Pflanze ausführlicher besprochen oder etwas besonders Charakteristisches hervorgehoben wurde.


## A.

*Abies* 309
Ableitung der Phanerogamenblüte 307
*Acacia* 121, 292
*Acanthorhiza* 274
*Acer* 105, 304
*Acetabularia* 220
Adventivsprosse 279
Adventivwurzeln 257, 271
Ähre 318
Änderung der Blattstellung 265
Äquationsteilung 61
Äquatorialplatte 54
Aërenchym 90
Ätherische Öle 43
Ahorn 105, 304
Akazie 121, 292
Akropetale Aufblühfolge 318
Aktinomorphe Blüte 311
Aleuron 34
Algen 206
Alkaloide 41
*Allium* 136, 138, 139
Allotypische Kernteilung 61
Alpenfrauenmantel 315
Alpenrose 118
Alter der Bäume 150
Ameisenpflanzen 121
Amide 35
Amöbe der Schleimpilze 2
Amphigastrien 237
Amphivasale Gefäßbündel 141
Amygdalin 41
Amylase 33
Amylose 33
Anabiose 22
Analoge Teile 201
Analogie 201
Anaphase 55
Androeceum 312
Angiospermen 249, 310
Angiospermenblüte 310
Angiospermenblüte, Ontogenie derselben 316
Angiospermenblüte, Phylogenie derselben 317
*Angraecum* 275
Anisophyllie 291
Anorganische Nahrungsstoffe der Pflanzen 7
Anpassungsmerkmale 204
Ankerhaare 115
Annuelle 324
Anthere 313
Antherenhälfte 313
Antheridien 242
Antheridienstände 242
*Anthoceros* 245
Anthokyane 40
Antitoxine 42
Apetale Blüten 312
Apfelbaum 315
Apfelsäure 39
Aphotometrische Blätter 294
Apicalöffnungen (der Blattspitzen) 112
Apogamie 70
*Aponogeton* 296
Apopetale Blüten 312
Arabinose 48
Archegoniaten 242
Archegonien 242
Archegonienstände 242
Architypus 183
*Aristolochia* 130, 144, 145, 161
Armleuchteralgen 220
Assimilate, Bahnen derselben 148
Assimilationsgewebe 135
Assimilatoren 214
Asparagin 35
*Asplenium* 279
Asymmetrische Blüte 311
Atemhöhle 108
Atemwurzeln 275
Aufnahme fester Nahrung durch Amöben 6
Aufnahme flüssiger Nahrung durch Pflanzen 6
Ausdauernde Kräuter 325
Ausläufer 288
Axile Placentation 316
Axilläre Verzweigung 260

## B.

Bärenlauch 136
Bärlapp 246
Bäume 325
Bahnen des Nährwassers und der Assimilate 148
Bakterien, Protoplast derselben 74
Balata 44
Basidienpilze 228
Bast 144
Bastfasern 93
Bauchschuppen 233
Bau der Chlorophyllkörner 26
Bau der Wurzel 138
Bau des ruhenden Kernes 23
Baumwollhaare 116
Bedecktsamige Pflanzen 249
Beere 321
Befruchtung 65
Befruchtung der Angiospermen 320
Beltsche Körperchen 121
*Berberis* 123
Berberitze 302
Bereicherungssprosse 324
Bewegung der Plasmodien 2
Beziehungen von Kern- und Zellteilung 79
Bilateralsymmetrische Blüte 311
Biuretreaktion 17
Blätter, dorsiventrale 105
Blätter mit Spitzenwachstum 300
Blatt 289
Blattalgen 216
Blattanlagen 88
Blattbau 134
Blatt der Laubmoose 240
Blattdornen 301
Blatteigene Gefäßbündel 131
Blattfall 165
Blattgrund 290
Blattkissen 290
Blattoberfläche 295
Blattpolster 290
Blattranken 300
Blattrippen 137
Blattscheide 290
Blattspreite 292
Blattspur 131
Blattstellung 261
Blattstiel 291
Blattsukkulenten 303
Blattwachstum 100
Blattzyklus 262
Blauholz 149
Blausäurenachweis in den Pflanzen 17
Blüte 307
Blüte der Angiospermen 310
Blüte der Angiospermen, Ontogenie derselben 316
Blüte der Angiospermen, Phylogenie derselben 317
Blüte der Phanerogamen, Ableitung derselben [307
Blütenblätter 311
Blütenboden 310, 314
Blütenhülle 310
Blütenpflanzen 249
Blütensproß der Angiospermen 310
Blütenstände 318
Blumenblätter 136
Blumenkrone 312
Blutbaum 143
Blutbuche 27
Borke 162
Borsten 114
*Botrychium* 245
Brennhaare 114
Bromeliaceen 122
*Broussonetia* 97
Brückenspore 227
Brutknospen 235
Brutkörper bei Moosen 244
*Bryopsis* 215

## C.

*Cabomba* 297
*Caesalpinia* 149
*Callitris* 160
*Campanula* 105
Campeche 149
*Canna* 32
Caruncula 322
*Caulerpa* 81, 215
*Centaurea* 123
*Ceriops* 256
*Chara* 181
Chasmogamie 320
*Chelidonium* 97
Chemische Natur des Protoplasmas 16
Chitin 50
*Chlorophora* 149
Chlorophylline 25
Chlorophyllkörner 11, 26
Chlorophyllkörper 24
Chlorophyllpigmente, Rolle derselben 25
Chloroplasten 29
Cholesterin 17
Chondriosomen 15, 19
*Chondromyces* 227
Chromatin 23
Chromatinkörnchen 53
Chromatophoren 29
Chromoplasten 29
Chromosomen 54, 70
Chromosomen, Individualität derselben 56
*Cladonia* 230
Cladophora 24, 79
*Clematis* 91, 300
*Codium* 86
Coffeïn 42
*Coïx* 103

*Colletia* 288
*Colocasia* 105, 112
*Commelina* 255
*Copernicia* 103
*Cordyline* 142
*Cucurbita* 94
*Cuphea* 104
*Cycas* 159, 308
*Cyclamen* 285
Cymöse Blütenstände 318
Cyste 227
*Cytisus* 50

## D.

Dauergewebe 97
Deckblatt 278, 319
Deckelkapsel 321
*Delesseria* 177
*Dendrobium* 140
Dermatogen 101
Diagramm 316
Diakinese 63
Diastase 44
Dichasium 318
Dickenwachstum 141
Dicotylen 250
Differenzierungstheorie 187
Digitalin 41
*Dionaea* 123
*Diospyros* 149
Diploide Generation 67
Direkte Kernteilung 56
Divergenz 262
Dolde 318
Dorne 115
Dornwurzeln 274
Dorsiventrale Blätter 105, 293
Dorsiventrale Sprosse 280
Dorsiventralität 134, 281
*Dracaena* 142, 143
Drachenbaum 143
*Drosera* 119
*Drosophyllum* 302
Drüsenhaare 117
Drüsenschuppen 117
Durchlaßstreifen 133
Durchlaßzellen 139
Durchlüftungsgewebe 135

## E.

Ebenholz 149
Efeu 297
Ei 13, 65
Einachsige Pflanzen 323
Einjährige Pflanzen 324
Einzellige Algen 207
Eiskraut 104
Eiweißkristalloide 34
Eiweißsynthese 17
Elaeagnaceen 114
*Elodea* (*Helodea*) 22
Embryonale Zellen 13
Embryosack 308, 316
Emergenzen 115
Emulsin 41, 44
Endknospe 277
Endodermis 132, 138
Endosperm 323
Entstehung der Seitenwurzeln 258
Entwicklung des Blattes 298
Entwicklung, individuelle 9
Enzyme 44
Epidermis 101
Epigäische Keimung 254
Epigenesis 184
Epitheme 138
*Equisetum* 87, 103
Erbsubstanz 72
Ernährung der Bakterien 4
Ernährung der grünen Pflanze 4
Ernährung nicht grüner Pflanzen 8
*Euglena* 210
*Euphorbia* 41
Euphorbiaceen 96
Euphotometrische Blätter 294
Evolutionstheorie 184
Exodermis 140
Experimentelle Morphologie 193
Extraaxilläre Verzweigung 260
Exotrophie 283

## F.

Fächel 318
Fächeraderung 293
Färbung der Protoplasten 19
*Fagus* 134
Farbstoffe der Chlorophyllkörper 24
Farnpflanzen 249
Faserwurzeln 267
Faszikularkambium 144
*Fegatella* 170
Feigen 106
Feldulme 50
Fenchel 299
Fermente 44
Fernambukholz 149
Fette 42
Fettkraut 118
Fichtenspargel 270
*Ficus* 106
Filament 313
Fingerkraut 315
*Fittonia* 105
Fixe Lichtlage 136
Fixierung der Protoplasten 18
*Flagellaria* 300
Flagellen 301

Flaggenalgen 216
Flechten 229
Flockenblume 123
Fluoreszenz des Chlorophylls 25
Fluoreszenz des Phycoerythrins 28
Flußsystemaderung 293
Folgeblätter 297
Folgemeristem 97
Foliose Lebermoose 235
Formaldehyd 26
Formale Morphologie 203
Fortpflanzung der Algen 218
Fortpflanzung der Pilze 226
Frauenmantel 315
Freie Kernteilung 58
Freilebende Wurzeln 270
*Fritillaria* 58
Froschbiß 89
Frucht 320
Fruchtanhängsel 321
Fruchtblätter 310, 314
Fruchtknoten 314
Fruchtknotenpflanzen 249, 310
Fruchtstandanhängsel 321
Fruchtwand 321
Frühholz 146
Fruktifikationsorgane 175
*Frullania* 238
*Fucus* 211, 221
Fühlborsten 124
Fühlpapillen 123
Fühltüpfel 106
Füllzellen 164
*Fuligo* 22
Furfurolreaktion 17
Fuß 257

## G.

Galaktose 48
*Galium* 115
Gameten 65
Gametophyt 243
Gasbewegung durch Membranen 50
Gefäßbündel 99, 125
Gefäßbündelverlauf 130
Gefäße 94
Gefäßteil 127
Gegenständige Blätter 261
Gelbholz 149
Geleitzellen 127
Gemini 63, 70
Generationswechsel 67, 222
Generationswechsel der Farne 67, 245
Generationswechsel der Moose 69, 242
Generationswechsel der Phanerogamen 68
Generatio spontanea 51
Genetische Spirale 263
Geotropismus 82
Gerbstoffe 40
Gerinnung des Protoplasma 18
Gerste 90
Geschlechtsverlust 69
Geschlossene Gefäßbündel 126
Gestaltung, Ursachen derselben 196
Gewebebildung durch Zellteilung 86
Gewebe, mechanisches, des Laubblattes 137
Gewebe, primäres 99
Gewebe, sekundäres 99
Gewebesonderung 99
*Ginkgo* 66, 293, 309
Gitterblätter 296
Glashaare 241
*Gloriosa* 301
Glykogen 44
Glykoside 41
Goldregen 50
Gonotokonten 67
*Gossypium* 116
Griffel 314
Große Periode des Wachstums 16
Grün der Landpflanzen 28
Grundform 183
Grundgewebe 99, 129
Grundplan 183
Grundspirale 262
Gummibaum 106
Guttapercha 44
Gymnospermen 249
Gynaeceum 314
*Gynerium* 136

## H.

Haare der Oberhaut 112
Hadromal 48
Hämatin 25
*Haematoxylon* 149
Haftwurzeln 272
Hakenkletterer 116, 287
Halblianen 301
*Halimeda* 85
Hapaxanthische Kräuter 324
Haploide Generation 67
Harze 43
Hauptkern 83
Haustorien 225, 276
Hautgelenke 109
Hautgewebe 99
Hautschicht 11, 21
Helikomorphie 298
*Helleborus* 108
*Helodea* 22
Hemizellulosen 48, 50
Herbstfärbung 29
Heteroblastie 221, 298
Heterophyllie 238, 296, 297
Heterospore Farnpflanzen 247
Heterotypische Teilung 61
*Himanthalia* 217

*Hippophaës* 114
*Hippuris* 89
Hirschzunge 245
Hochblätter 305, 319
Hoftüpfel 93
Holz 144
Holzfasern 93
Holzstoffreaktionen 48
Homoblastie 221
Homöotypische Teilung 61, 64
Homologe Teile 201
Homologie 201
Homospore Farnpflanzen 247
Hopfen 117
*Hordeum* 90
Hormone 199
*Humulus* 117
Hydathoden 104
*Hydnophytum* 285
*Hydrocharis* 89
Hydrophile Blätter 296
*Hydrurus* 210
Hygrophile Blätter 296
*Hylocomium* 240
*Hymenophytum* 236
Hyphen 225
Hypogäische Keimung 254
Hypokotyl 140, 251

I.

*Impatiens* 125, 129
Indirekte Kernteilung 55
Individualität der Chromosomen 56
Individuelle Entwicklung 9
Initialschicht 151
Integumente 316
Interfaszikularkambium 144
Interkalares Wachstum 100
Interzellularen 90
Intussuszeption 46
Inulase 44
Inulin 39
Invertin 39, 44
Invertzucker 39
*Isoëtes* 306
Isolaterales Blatt 293

J.

Jahresringe 146
Johanniskraut 317
Jugendblätter 297
Jungermanniaceen 235
Jungfräuliche Zeugung 69
*Jussieua* 275

K.

Kätzchen 318
Kaiserkrone 58
Kalkalgen 217
Kalk, oxalsaurer 36
Kallus 279
Kallusplatten 96
Kalyptra 87
Kalyptrogen 89
Kalziumoxalat 36
Kambium 142
Kambiumzellen 151
Kapseln 321
Kapuzinerkresse 112
Karotine 25
Karotinoide 25
Karpelle 314
Karyokinese 55
Katalysatoren 33
Kautschuk 43
Keimblatt 251
Keimkern 70
Keimknospe 251
Keimung des Samens 253
Kelch 311
Kern 11, 23
Kernhölzer 148
Kernkörperchen 11, 23, 53
Kernmembran 23
Kernplatte 54
Kernsaft 23
Kernspindel 54
Kernteilung 52
Kernteilung, Beziehungen zur Zellteilung 79
Kernverschmelzung, vegetative 72
Kiefer 93, 146, 151, 154
Kieselskelett 48
Kinoplasma 54
Klappenkapsel 321
Kleber 34
Kleistogamie 320
Kletterhaare 115
Knöterich 68
Knollen 285
Knospenschuppen 304
Köpfchen 318
Körperwärme 8
Kolben 318
Koleoptile 255
Kollaterale Gefäßbündel 127
Kollenchym 98
Kolloidale Eigenschaften 16
Kolonienbildende Algen 208
Kompensation 195
Komplementärfärbung der Seealgen 28
Konsistenz des Protoplasmas 23
Konvergenz 202
Konzentrische Gefäßbündel 128
Kopfschimmel 227
Kormophyten 179
Kormus 179
Korkeiche 162
Korkrinde 162

Korkzellen 162
Korrelation 195
Kräuter 324
Kribralteil 127
Kristalloide 35
Kürbis 94
Kugeltierchen 3
Kuhblume 116
Kurztriebe 281
Kurztriebe der Algen 214
Kutikula 102
Kutinisierung 49, 102

## L.

Labkraut 115
Lagerpflanzen 180
Laminale Placentation 315
*Laminaria* 181, 217, 221
Langtriebe 281
Langtriebe bei Algen 214
Latentes Leben 22
Laubblätter 305
Laubblatt, mechanisches Gewebe desselben [137
Laubmoose 232, 239
Laubmoosblatt 240
Lauch 136
Leben, latentes 22
Lebensdauer 150
Lebensdauer der Blätter 299
Lebensdauer der Farne und Blütenpflanzen [324
Lebermoose 232, 233
Lentizellen 164
*Lessonia* 218
Leukoplasten 29
Lianen 301
Lichtlage, fixe 136
Lichtperzeptionsapparat 105
Ligula 290
Linde 155
Linin 23
Lipase 44
Lipoide 17
Lithothamnionbänke 217
Löwenzahn 116
Lohblüte 22, 227
Lotos (Lotospflanze) 23, 103
Luftwurzeln 139, 272
*Lycopodium* 246
Lysigene Interzellularen 91

## M.

*Macrocystis* 167, 206, 219
Makrosporangien 306
Makrosporen 306
Maltase 33
Maltose 33
Malzzucker 33
Mannose 48
Mantelblätter 298
*Marchantia* 169, 233, 235
Marginale Placentation 315
Mark 130
Markstrahlen 145
Markstrahlen, primäre 130
*Marsilia* 281, 306
Maschenaderung 293
Maserbildung 160
Maulbeerbaum 50
Mechanisches Gewebe des Laubblattes 137
Mehrachsige Pflanzen 323
Mehrjährige Pflanzen 325
Membran 2, 45
Membranen, Gasbewegung durch dieselben 50
Membranstoffe 47
Membran, Wachstum derselben 46
*Mercurialis* 101
Meristem 97
Merkmalspaltung 71
*Mesembryanthemum* 104
Mesokotyl 255
Mesophyll 134
Metamorphose 187
Metaphase 55
Mikropyle 308, 316
Mikroskopische Technik 19
Mikrosporangien 306
Mikrosporen 306
Milchgefäße 97
Milchröhren 96
Millonsches Reagens 17
*Mimosa* 92
Mistel 91, 160
Mitose 55
Mittellamelle 49
Mittelständiger Fruchtknoten 315
*Mnium* 171, 241
Mondraute 245
Monochasium 318
Monokarpische Kräuter 324
Monokotylen 250
Monopodiale Sprosse 284
Monopodium 211, 259
*Monotropa* 280
Moose 231
Morphologie, experimentelle 193
Morphologie, formale 203
*Morus* 50
Mutterkornpilz 226, 228
Mykorrhiza 113, 269
*Myristica* 323
*Myrmecodia* 275, 285
Myronsäure 41
Myrosin 44
Myxomyzeten 74
Myzel 225

## N.

Nabelstrang 316
Nachtkerze 71
Nacktsamige Pflanzen 249
Nährgewebe 254, 323
Nährwasser, Bahnen desselben 148
Nagel 312
Nahrung, Aufnahme fester N. durch Amöben 6
Nahrung, Aufnahme flüssiger N. durch Pflanzen 6
Nahrungsstoffe der Pflanzen, anorganische 7
Narbe 314
Nebenblätter 290
Nebenkern 83
Nebenkrone 312
Nebenzellen 109
Nektarien 104, 312
*Nelumbium* 23, 103
*Nereocystis* 217
Nervatur 293
Nessel 73
Niederblätter 305
Nischenblätter 298
Nucleolus 23
Nucleus 23
Nukleoproteide 17
Nuß 321

## O.

Oberhaut 100
Oberhaut, Wasseraufnahme durch dieselbe
Oberlappen 237 [121
Oberständiger Fruchtknoten 314
Öle, ätherische 43
Ölweidengewächse 114
*Oenocarpus* 274
*Oenothera* 71
Offene Gefäßbündel 127
Ombrophile Blätter 296
Ombrophobe Blätter 296
Ontogenie der Angiospermenblüte 316
Ontogenie der Pflanzen und Tiere 9
Oogonium 220
Oospore 220
*Ophioglossum* 139
*Opuntia* 114
Organbildende Stoffe 197
Organisationsmerkmale 204
Organische Säuren im Zellsaft 39
Organographie 203
Orthostichen 258, 261
Osterluzei 161
Ovulum 316
*Oxalis* 272
Oxalsaurer Kalk 36
Oxydasen 45

## P.

Palisadengewebe 134
Pampasgras 136
Pandanaceen 141
Panphotometrische Blätter 294
Papiermaulbeerbaum 97
Papillen 113
Pappus 116
Parenchym 98
Parthenogenese (Parthenogenesis) 69, 78
Parthenospore 78
Pechnelke 104
Peitschenformen bei Algen 216
Pektinstoffe 48
Pellikula 83
Pentamerie 311
Pentazyklische Blüte 311
Pentosane 48
Perianth 310, 311
Peridermbildung 161
Perigon 311
Perikarp 321
Perikaulomtheorie 250
Periode, große (des Wachstums) 16
Perisperm 323
Perizykel 130
Petaloider Kelch 312
Pfahlwurzeln 267
Pflanzliche Zelle 10
Phaeophyll 28
Phanerogamen 249
Phanerogamenblüte, Ableitung derselben
Phelloderma 162 [307
Phellogen 161
Phosphatide 17
Photochemische Synthese 26
Photometrische Blätter 294
Phototropismus 82
Phragmoplasten 57
Phycoerythrin 28
*Phyllanthus* 287
*Phyllocactus* 286
Phyllodium 292
Phyllokladium 286
Phyllotaxis 260
Phylogenie der Angiospermenblüte 317
*Phytelephas* 50
Phyton 188
*Pilobolus* 227
Pilze 224
*Pinguicula* 118
*Pinus* 93, 146, 151
*Pirus* 161
Pistill 314
*Pistia* 38
Placenta 315
Placentation 315
Plankton 207
Plasmodesmen 91

Plasmodium 2
Plasmolyse 11, 12
Platte 312
Pleiochasium 319
Podetium 230
Podostemonaceen 276
Pol 54
Polarität 198
Pollenkammer 309
Pollensäcke 308, 313
*Polygonum* 68
Polykarpische Kräuter 324
Polysaccharid 33
*Portulaca* 123
Portulak 123
Primäre Markstrahlen 130
Primäre Rinde 130
Primäres Gewebe 99
Primel 283
*Primula* 43, 117
Prophase 55
Prosenchym 98
Prothallium 246
Protoderm 101
Protonema 239
Protoplasma 2, 11
Protoplasma, Reaktionen auf dasselbe 17
Protoplasmaströmung 20
Protoplast 2
Protoplast der Bakterien 74
Pteridospermen 250
*Pteris* 88
*Pterocarpus* 149
Purinkörper 42
Pyrenoid 75

## Q.

*Quercus* 162

## R.

Racemöse Blütenstände 318
Radiäre Blüte 311
Radiäre Lebermoose 236
Radiäres Blatt 293
Radiäre Sprosse 280
Radikula 140
*Rafflesia* 305
*Ranunculus* 128
Raphiden 37
Raspailsche Reaktion 17
Reaktion auf Protoplasma 17
Reduktionskernteilung 61
Reduktionsteilung 61
Regeneration 166
Reizbarkeit des Protoplasmas 20
Reizfortpflanzung 92
Reparative Wurzelsprosse 280
Rhizinen 229
Rhizoiden 270
Rhizom 141
Rhizomorpha 226
*Rhizopus* 225
*Rhoaodendron* 118
*Riccia* 233, 234
*Ricinus* 136
*Riella* 234
Riementang 217
Rindenporen 164
Rinde, primäre 130
Rispe 319
Rizinuspflanze 136
Rohchlorophyll 25
Rohrzucker 39
Rollblätter 296
Rotalgen 221
Rotholz 149
Rückbildung der Blätter 305

## S.

Saccharase 39
Säuren, organische, im Zellsaft 39
Saftraum 14
Salomonssiegel 283
*Salvinia* 269, 306, 307
*Sambucus* 164
Samen 251, 322
Samenanlage 307, 316
Samenmantel 323
Samennabel 322
Samennaht 322
Samenpflanzen 249, 308
Sammelzellen 135
Sanddorn 114
Sandelholz 149
*Sargassum* 216, 217
Sauerdorn 123
Saughyphen 225
Saugschuppen 122
Schachtelhalm 103
Schattenblätter 295
Scheinquirl 319
Scheinstamm 290
Scheitelzelle 80, 87
Schizogene Interzellularen 91
Schlauchpflanze 270
Schlauchpilze 228
Schleimapparat 104
Schleimpilze 74
Schließhaut 91
Schließzellen 108
Schlingpflanzen 285
Schmarotzende Algen 218
Schöllkraut 97

Schraubenbäume 141
Schuppenhaare 114
Schwärmsporen 80, 219
Schwammgewebe 134
*Scolopendrium* 245
Scutellum 255
Seitenknospen 278
Seitenwurzeln 89, 140
Seitenwurzeln, Entstehung derselben 258
Segmente 87
Sekundäres Gewebe 99
*Selaginella* 121, 259, 291, 306
Selbstregulation 196
Sichel 318
Siebplatten 95
Siebröhren 95
Siebteil 127
Siebtüpfel 95
Sinalbin 41
Sinnespflanze 92
*Siphonales* 85
Sklerenchymfasern 93
Sklerotium 226
*Smilax* 300
Sondergebilde 182
Sonnenblätter 295
Sonnenlicht, Verwertung desselben 5
Sonnentau 119
*Sonneratia* 275
Soredienbildung 231
Spätholz 146
Spaltalgen 74
Spaltöffnungen 107
Spaltung der Merkmale 71
Spatha 319
Speicherwurzeln 274
Spermakerne 66
Spermatozoen 65
Sphagnaceen 170
Spiraltheorie 263
*Spirogyra* 75
Spitzahorn 105, 304
Spitzenwachstum 209
Spitzenwachstum bei Blättern 300
Splinthölzer 148
Sporangium 227, 245
Sporogon der Laubmoose 243
Sporokarpien 306
Sporophylle 246
Sporophyllstände 246, 306
Sporophyt 243
Springfrucht 321
Springkraut 125
Sproß 179, 259, 277
Sproßdornen 288
Sproßpflanzen 179
Sproßranker 287
Sproßscheitel 14
Stacheln 115
Stärke 26, 31
Stärkekörner 32
Stärkescheide 132
Staminodien 313
Stammeigene Gefäßbündel 131
Stammesverwandtschaft der Lebewesen 189
Stammsukkulenten 286, 325
Statolithen 133
Staubbeutel 313
Staubblätter 310, 312
Staubfaden 313
Stauden 325
Steinfrucht 321
Steinzellen 98
Stelzwurzeln 273
Stempel 314
Stiefmütterchen 113
Stimulator 125
Stoffe, organbildende 197
Sträucher 325
*Streptocarpus* 257, 299
Strömung des Protoplasmas 20
Struktur des Zytoplasmas 19
Stützfasern 55
Stützwurzeln 273
Sukkulente Blätter 303
Sukkulente Stämme 286
Sumpffingerkraut 315
Symbiose zwischen Pilz und Algen 229
Symmetrische Blüte 311
Sympodiale Sprosse 284
Sympodium 211, 259
Synapsis 63
Synthese des Eiweißes 17
Synthese, photochemische 26

## T.

*Taeniophyllum* 275
Tanne 309
*Taraxacum* 116
Tauchblätter 296
Technik, mikroskopische 19
Telophase 55
Tentakeln 120
Terminalknospe 277
Thallophyten 180
Thallose Lebermoose 235
Thein 42
Theka 313
Theobromin 42
Thyllen 149
Tierfallen 302
*Tilia* 155
*Tillandsia* 122, 270
Torfmoose 170
Torus 93
Toxine 42
Tracheen 94

Tracheiden 94
*Tradescantia* 60, 109
Tragblatt 278, 319
Transitorische Stärke 31
Traube 318
Traubenzucker 33, 39
Traubige Blütenstände 318
Träufelspitze 296
Trennungsschicht 165
*Treubia* 237
*Trichia* 227
Trichome 115
Trimerie 311
Trockensubstanz einer Pflanze 27
*Tropaeolum* 112
Trophophylle 246
Trophoplasma 54
Trugdoldige Blütenstände 318
Tüpfel 91
Turgor 12

## U.

Übergangszellen 129
Überwallung 165
Überwinternd einjährige Pflanzen 325
Uhrfederranker 287
Ulme *(Ulmus)* 50, 285
Umdifferenzierung 192
*Uncaria* 287
Unterlappen 237
Unterständiger Fruchtknoten 315
Urmeristem 97
Ursachen der Gestaltung 196
*Urtica* 73, 114
Urzeugung 51
*Utricularia* 270, 302
*Usnea* 231

## V.

Vakuolenwände 11
Vallisnerie *(Vallisneria)* 22
Vasalteil 127
*Vaucheria* 219
Vegetationskegel 14, 88
Vegetationsorgane 175
Vegetationspunkt 14
Vegetative Kernverschmelzung 72
Velamen (radicum) 107, 273
Ventralschuppen 233
Venus-Fliegenfalle 123
Verbindungsfäden 57
Verbindungsstück 255
Verdauungsdrüsen 118
Verdickungsschichten 49
Verholzung 48
Verjüngung 188
Verjüngungsschicht 164
Verkorkung 49
Verschmelzungen lebender Zellen 95
Verzweigung der Wurzeln 258
Verzweigung des Algenthallus 210
Vielkernigkeit 24
Vielzellbildung 58
*Viola* 113
*Viscaria* 104
*Viscum* 91, 106
Viviparie 256
*Volvox* 3
Vorblatt 319
Vorkeim 239

## W.

Wachspalme 103
Wachstum 14
Wachstum der Membran 46
Wachstum, interkalares 100
Wachstumsrichtung der Sprosse 282
Wachsüberzug 102
Wanderhyphen 225
Wandständige Placentation 315
Wandverdickung 46
Wasseraufnahme durch Oberhaut 121
Wasseraufnahme durch Wurzelhaare 121
Wasserpest 22
Wassersäcke 237
Wasserspalten 112
Wechselständige Blätter 261
Weibliche Blüten 313
*Welwitschia* 299
Welken 13
Weinsäure 39
Wiesenflockenblume 123
Wimperinfusorien 83
Winterknospen 304
Wirtelstellung 264
*Wolffia* 269
Wolfsmilch 41
Wolfsmilchgewächse 96
Würzelchen 251
Wundverschluß 165
Wurzel 257, 267
Wurzel, Bau derselben 138
Wurzelhaare 113, 267
Wurzelhaare, Wasseraufnahme durch dieselben [121
Wurzelhaube 87, 267
Wurzelhülle 107
Wurzellose Pflanzen 269
Wurzelsprosse 280
Wurzelstock 141
Wurzeltasche 89, 269
Wurzelträger 276

## X.

Xanthophylle 25
Xanthoproteinreaktion 17
Xerophile Blätter 295

## Z.

*Zea* 126, 131
Zellbildung 51
Zelle 1, 10
Zellenstaaten bildende Algen 209
Zellgröße 85
Zellhaut 45
Zellplasma 11
Zellsaft 15
Zellteilung 57
Zellteilung, Beziehungen zur Kernteilung 79
Zellulose 47
Zellulosereaktion 48
Zellverschmelzungen 94, 97
Zellwand 11
Zentrale Placentation 316
Zentralwinkelständige Placentation 315
Zentralzylinder 130
Zentripetale Aufblühfolge 318
Zentrosomen 55
Zeugung, jungfräuliche 69
Zitronensäure 39
Zucker 38
Zugwurzeln 268
Zweiachsige Pflanzen 323
Zweigranker 287
Zweijährige Pflanzen 325
Zwiebelkuchen 303
Zwiebelpflanzen 303
Zwiebelschale 303
Zwischenzellräume 90
Zyanophyceen 74
Zygomorphe Blüte 311
Zygote 69
Zymase 44
Zypressenwolfsmilch 41
Zystolithen 106
Zytoplasma 11
Zytoplasmahäute 12





Druck von B. G. Teubner in Dresden.