

Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen.

Von

Dr. E. Pfitzer,

Privatdocent in Bonn.

I. Ueber die Spaltöffnungen der Gräser nebst einigen Bemerkungen über erstere im Allgemeinen.

Obwohl es ein fast allgemeiner Brauch ist, naturwissenschaftliche Aufsätze mit einer kurzen Zusammenstellung dessen einzuleiten, was bisher über den zu behandelnden Gegenstand bekannt war, so will ich mir doch hier eine Abweichung von diesem Gange der Darstellung erlauben. Um die oft wenig zutreffenden Angaben, welche seit dem Ende des achtzehnten Jahrhunderts über die Stomata der Gramineen veröffentlicht worden sind, leicht verstehen, um die Ursachen einsehen zu können, welche den Irrthum hervorriefen, ist es nöthig, zunächst den wirklichen Thatbestand kennen zu lernen. Ich beginne daher mit einer kurzen Schilderung des Baus der Grasspaltöffnungen nach eigenen Beobachtungen. Obwohl die folgende Beschreibung sich im Besonderen auf die Blätter von *Zea Mays* bezieht, so gilt sie doch im Wesentlichen gleichzeitig für die der allermeisten Gramineen.

Die Spaltöffnungen werden bei den Gräsern gebildet von zwei eigentlichen Schliesszellen und von zwei denselben seitlich anliegenden dreieckigen, trapezoidischen oder halb elliptischen Zellen, welche ich als Nebenzellen bezeichnen will. Die letzteren sind nach vollendeter Entwicklung meist viel umfangreicher, als die oft sehr schmalen, eine Spalte von meist kaum messbarer Breite zwischen sich lassenden Schliesszellen. Diese selbst sind an den Enden etwas breiter als in der Mitte. Ihr Zellraum wird in der

Flächenansicht zum grössten Theile durch eine Verdickungsmasse verdeckt, welche in der Mitte der Schliesszellen die ganze Breite derselben einnimmt und nur nach den Enden hin sich so auskeilt, dass zwischen ihr und der Grenzlinie jener je zwei ungefähr dreieckige, oft blattgrünführende Zellräume erkennbar bleiben. Denkt man sich in der Abbildung Taf. XXXVI, Fig. 10 die linke Nebenzelle ebenso ausgebildet, wie die rechte, so entspricht die Zeichnung einem von der Blattfläche her gesehenen, regelrecht gebauten Stoma des Mays.

Ein durch die Mitte einer Spaltöffnung geführter Querschnitt (Taf. XXXVI, Fig. 8) lehrt ferner, dass die Nebenzellen (*n*) in zur Spreite senkrechter Richtung erheblich höher sind, als die Schliesszellen (*o*) und dass die inneren Wände der ersteren in ziemlich derselben Ebene mit den entsprechenden der Oberhautzellen liegen, die äusseren dagegen etwas eingesenkt sind. Gleichzeitig ergiebt sich, dass die schon erwähnte Verdickung der Schliesszellen sich auf deren innere und äussere Wand beschränkt, die Seitenwände aber freilässt.

Den auffallendsten Anblick bieten die Stomata im Längsschnitt dar (Taf. XXXVI, Fig. 9). Es tritt so die eigenthümliche Form, durch welche ihre Schliesszellen sich auszeichnen, am klarsten hervor. Dieselben sind in der Mitte tief eingeschnürt, indem sie zwar nach aussen nur eine schwache Einbuchtung, nach innen aber einen beinahe trapezoidischen, tiefen Ausschnitt zeigen. Diese Zellen, welche man allenfalls schenkelknochenförmig nennen könnte, setzen sich mit gegen die Blattfläche geneigten, nach aussen convergirenden Wänden an die Oberhautzellen an. Die Nebenzellen haben in der Längsansicht die Form abgestumpfter Ellipsen und ragen in zur Spreite senkrechter Richtung beiderseits über die Schliesszellen hervor.

Wenn die eben beschriebenen Verhältnisse auch von den bei den meisten Spaltöffnungen vorkommenden abweichen, so kann man sie doch nicht als besonders verwickelt bezeichnen. Trotzdem sind sie vielfach missverstanden worden.

Die erste, für seine Zeit nicht gerade schlechte Abbildung von dem Stoma eines Grases gab 1784 Hedwig¹⁾ (*Avena fatua*); doch übersah derselbe die Verdickung der Schliesszellen und fügte der etwas rohen Zeichnung keine Deutung der einzelnen Theile hinzu. Erst 1793 versuchte er²⁾ eine solche beim Mays, von dessen

1) *Theoria generationis plantarum cryptogamicarum* (Taf. III, Fig. 3). Ich habe nur die zweite Auflage vergleichen können.

2) *Vermischte Abhandlungen*. S. 123, 127.

Spaltöffnungen er eine ziemlich gute Darstellung lieferte. Hedwig erkannte jedoch nicht die Grenze zwischen den nicht verdickten Enden der Schliesszellen und hielt diese ganzen Endtheile ihres dunkleren Aussehen wegen für Spalten. Weit schwächer ist eine entsprechende Zeichnung Anton Krockers¹⁾ (1800) von *Holcus Sorghum*, welche nur den Umriss der Nebenzellen und eine kurze Spalte erkennen lässt, und eben so unvollkommen ist diejenige Babel's²⁾ von *Bromus purgans* und Rudolphi's³⁾ (1807) von *Hordeum hexastichum*. Die drei letzteren sahen alle die Schliesszellen als ein einheitliches Gebilde (annulus, sphincter) an; Krockers schreibt den Gräsern rhombische, Rudolphi ausserdem fast linienförmige „Poren“ (Stomata) zu. Einen wesentlichen Fortschritt machte 1812 Moldenhawer, indem derselbe die von Malpighi aufgestellte aber bald verlassene Lehre, dass die Oberhaut eine Zellschicht, keine Membran sei, wieder zur Geltung brachte⁴⁾ und dem entsprechend auch den Bau der Spaltöffnungen richtig auffasste. Bei denen der Gräser (*Zea Mays*) erkannte er nicht nur Hedwigs Irrthum hinsichtlich der „Endspalten“, welche er mit Recht als Theile der „Umgebungen“ (Schliesszellen) ansprach, sondern auch die Zusammensetzung des Stoma aus vier Zellen⁵⁾. Nur in sofern ist seine Deutung nicht ganz richtig, als er die Verdickung der Schliesszellen für eine Falte hielt. Wenig befriedigend ist Treviranus'⁶⁾ (1820) Darstellung der Spaltöffnungen von *Bambusa arundinacea*, und auch Meyen's⁷⁾ Zeichnung dieser Gebilde bei *Saccharum officinarum* (1830) kommt nur der Hedwig'schen gleich.

Was die allgemeine Auffassung anbetrifft, machte Meyen einen entschiedenen Rückschritt. Er erklärte die Spaltöffnungen bekanntlich für „Hautdrüsen“ — eine besondere „Drüsenzelle“ sollte die mit ihr verbundenen Schliesszellen bedecken und deren Spalte verschliessen. Bei den Gräsern galten nun Meyen die Nebenzellen als hervorragende Theile jener „Drüsenzelle“; die nicht verdickten Endstücke der Schliesszellen sah er für „von den Drüsen nicht

1) De plantarum epidermide. Halae. Taf. III, Fig. 5.

2) De graminum fabrica et oeconomia diss. Halae 1800. S. 25. Fig. VII.

3) Anatomie der Pflanzen. Taf. I, Fig. 3, S. 93.

4) Die verbreitete Angabe, Rudolphi habe Malpighi's Definition der Epidermis wieder aufgenommen, beruht auf Missverständniss der betreffenden Stelle.

5) Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. S. 100, 101.

6) Vermischte Schriften. IV. Taf. I, Fig. 24.

7) Phytotomie. S. 101—103. Taf. III, Fig. 2, 3.

erfüllte Räume“ an und das Vorhandensein einer Spalte stellte er ganz in Abrede.

Wenig brauchbar ist auch die Zeichnung Unger's¹⁾ von einer Spaltöffnung der *Poa nemoralis*, während die gleichzeitig (1833) von Hermann Krocke²⁾ veröffentlichte (*Arrhenatherum avenaceum*) alle früheren übertrifft. Der letztere begrenzte die Schliesszellen richtig und erklärte die rechts und links davon liegenden dreieckigen Zellen für zum Stoma in besonderer Beziehung stehende Oberhautzellen. Die Krocke'sche Bezeichnung derselben „cellulae laterales“ habe ich mit Nebenzellen übersetzen wollen und möchte diesem Ausdruck, abgesehen von der Priorität, dem von Strasburger³⁾ vorgeschlagenen „Hülfsporencellen“ vorziehen, weil das Wort „Pore“, obwohl früher mit Stoma synonym, doch jetzt ausschliesslich in einem anderen Sinne, für verdünnte (oder resorbirte) Wandstellen gebraucht wird. Fehlerhaft ist bei Krocke, dass er die bogenförmige Grenze der Verdickung für eine nach innen abfallende Böschung der Schliesszellen hielt.

Eine gute Abbildung lieferte dann 1843 bei *Phalaris arundinacea* auch Payen⁴⁾, welcher zwar seinen beiden Zeichnungen (Flächenansicht und Längsschnitt) keine Erklärung beigab, aber auf dem letzteren die Aushöhlung der Schliesszellen darstellte und im Ganzen richtig verstand, da er die Oeffnung „évasée à l'extérieur comme à l'intérieur“ nennt. Dagegen war es ein grobes Versehen, dass 1848 Goldmann⁵⁾ das Stoma von *Hordeum murinum* als aus acht Zellen bestehend beschrieb, indem er die Verdickungsmasse für je eine selbstständige Zelle ansah. In denselben Irrthum verfiel dann 1855 auch Gumbel⁶⁾. Endlich gab 1865 De Bary noch beiläufig⁷⁾ eine Flächenansicht einer Grasspaltöffnung.

Nicht weniger verworren, als der grösste Theil der eben angeführten Ansichten über den Bau, sind die meisten der bisher

1) Die Exantheme der Pflanzen. Taf. II, Fig. 12.

2) De plantarum epidermide, observationes. Vratislaviae. Fig. 8, 9. S. 13. Fig. 7 von *Dactylis abbreviata* ist weniger gelungen.

3) Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Diese Jahrb. V. S. 297 ff.

4) Mémoires présentés à l'Académie des sciences par divers savans. Tome VIII. Pl. 8. o. und Tome IX. P. 141 ff.

5) Botanische Zeitung 1848. S. 864.

6) Das Spreitekorn in Parallelismus mit dem Pollenkorn. Nov. Act. A. C. L. C. N. C. Vol. XXV. S. 382. Fig. 52 (*Triticum Spelta*)

7) Untersuchungen über die Uredineen in Monatsber. der Berliner Academie 1866. S. 205 Taf. (*Secale cereale*).

gemachten Angaben über die Entwicklung der Stomata der Gräser. Nachdem bereits Rudolphi¹⁾ beobachtet hatte, dass schon ganz weisse, noch tief eingewickelte Grasblätter Spaltöffnungen besitzen, behauptete Goldmann²⁾, die — imaginären — acht Zellen entständen gleichzeitig in einer Mutterzelle, und Gümberl³⁾ nahm an, dass eine ursprünglich vorhandene mittlere Zelle zunächst aus sich die Nebenzellen entwickle und dann noch je ein Paar ähnlicher Zellen nach oben und unten „ausquellen“ lasse. Die letzteren sind wieder nichts Anderes, als die nicht verdickten Theile der Schliesszellen. Strasburger⁴⁾ fand dann, dass die Nebenzellen aus den der Mutterzelle des Stoma seitlich anliegenden Oberhautzellen durch Theilung hervorgehen.

Bei *Zea Mays* ist der Gang der Entwicklung folgender. Eine Oberhautzelle zerfällt durch eine Querwand in zwei sehr ungleich grosse Zellen, deren kleinere, sich zur Spaltöffnung ausbildende auch in diesem Falle stets die vordere ist, gemäss dem von Strasburger⁵⁾ allgemein ausgesprochenen Gesetz. Der nächste Vorgang ist dann ein starkes seitliches Wachsthum der Oberhautzellen, an welchem die Mutterzellen der Stomata nicht Theil nehmen, wodurch sie zwischen zwei kurze Vorsprünge der ihnen rechts und links benachbarten Zellen der Epidermis zu liegen kommen. Diese Vorsprünge werden dann durch zur Spaltöffnungsmutterzelle concave, zur Spreite senkrechte Längswände abgegliedert (Taf. XXXVI, Fig. 3. I) und bilden die Nebenzellen (Fig. 3. II, III n), welche von nun an die jungen Stomata auch auf dem Blattquerschnitt (Fig. 4) leicht auffinden lassen. Es zeigt sich dabei, dass die Athemhöhle schon vor der Längstheilung der Spaltöffnungsmutterzelle deutlich als luftgefüllter Hohlraum erkennbar ist. Nachdem die Schliesszellen durch die eben erwähnte Theilung angelegt sind (Fig. 3, 5, 6), entsteht bald die Spalte und zwar dringt dieselbe, ganz wie es Mohl⁶⁾ und Strasburger⁷⁾ bei anderen Pflanzen beobachtet haben, gleichzeitig von innen und aussen als ein schmaler Keil von spitzelliptischem Querschnitt zwischen die Schliesszellen ein, deren bis dahin gemeinsame Wand sich in zwei, gegen einander convex ge-

1) a. a. O. S. 68.

2) a. a. O. S. 864.

3) a. a. O. S. 382 f.

4) a. a. O. S. 328.

5) a. a. O. S. 302.

6) Ueber die Entwicklung der Spaltöffnungen. *Verm. Schriften* S. 258.

7) a. a. O. S. 301.

wölbte Zellhäute spaltet; die beiden ursprünglich rechtwinkligen Kanten bleiben am inneren und äusseren Rande als schwache, leistenförmige Fortsätze sichtbar. Zu betonen ist dabei der Umstand, dass die Spalte sich bald nach ihrer Entstehung sehr weit öffnet, um dann im weiteren Verlaufe der Entwicklung sich wieder langsam zu verschmälern. Dass dieselbe in einem gewissen Alter rundlich, später länger und schmaler sei, haben Anton Krockner¹⁾ bei *Amaryllis*, Mohl²⁾ bei *Hyacinthus* gefunden, während Payen³⁾ gerade bei den Gräsern behauptet, die Spalte habe bei Blättern aller Entwicklungszustände dieselbe geringe Breite. Bei *Zea Mays* tritt die Spalte auf als ein sehr schmaler Rhombus, erweitert sich dann, ohne merklich an Länge zu gewinnen, bis zur Form eines Kreises oder eines Quadrats mit quer liegender Diagonale, und bis zu einem Durchmesser von 4^{mm}. Indem dann die Schliesszellen sich stark parallel der Mittellinie des Blattes strecken, wird die Spalte immer länger und schmaler, bis sie am erwachsenen Blatt kaum mehr eine messbare Breite besitzt. Ich habe diese Formänderung der Spalte auch noch bei anderen Pflanzen beobachtet.

Die auffallendste Erscheinung, welche die Stomata von *Zea Mays* — und, wie es scheint, der Gräser im Allgemeinen — darbieten, ist die, dass die wachsenden Schliesszellen ihren mittleren Theil mit fortschreitender Entwicklung absolut verdünnen, und zwar sowohl in zur Spreite paralleler, als in dazu senkrechter Richtung. Es lehrt dies schon ein Blick auf die bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Abbildungen (Taf. XXXVI, Fig. 1—11). Wiederholte Messungen gaben folgende Zahlen.

Bei der Bildung der Längsscheidewand (I) haben die Mutterzellen im Mittel eine Breite (b) — gemessen querüber und parallel der Blattfläche — von 8^{mm}: ihre rechte und linke Seitenwand sind ziemlich eben. Nach der Theilung wächst die Breite nun Anfangs noch ganz erheblich. Nennen wir:

B die Gesamtbreite von Schliess- und Nebenzellen,

D die Entfernung zwischen den seitlichen Rändern der Schliesszellen an deren Mitte, •

β dieselbe Entfernung an den Stellen der Enden der letzteren, wo sich die Enden der Nebenzellen ansetzen,

s die Breite der Spalte,

1) a. a. O. S. 34. Taf. I, Fig. 2.

2) a. a. O. S. 238.

3) a. a. O. IX. S. 141.

$b = D - s$ die wahre Breite der Schliesszellen nach Abzug des Spaltendurchmessers,

L die Länge der Schliesszellen,

so ergeben sich für den Entwicklungszustand (II) bald nach dem Auftreten der Spalte diese Mittelwerthe — in Mikromillimetern:

	B.	D.	β .	s.	b.	L.
II.	26,4	14,2	11,2	2,8	11,4	25,2

Dieselben Grössen sind, wenn die Spalte eben ihre grösste Breite erreicht hat (III),

	B.	D.	β .	s.	b.	L.
III.	32,4	13,2	12,0	3,6	11,6	27,8

während sie am erwachsenen Blatt (IV) sich herausstellen zu

	B.	D.	β .	s.	b.	L.
IV.	35,0	5,4	8,4	unmessbar	5,4	36,0

Die absolute Breite der Schliesszellen wächst demnach zuerst beinahe auf das $1\frac{1}{2}$ fache ihres ursprünglichen Betrags, um dann wieder auf zwei Drittel desselben zu fallen. Obwohl die Fehler der einzelnen Beobachtungen dies Resultat nicht in Frage stellen können, so gebe ich doch, um die Sache noch sicherer zu stellen, die Maxima und Minima von b in den vier mit römischen Zahlen bezeichneten Entwicklungszuständen der Stomata. Es ist b :

I.	Vor Bildung der Scheidewand	im Max. = 9,6	im Min. = 7,0 ^{mm}
II.	Bald nach Entsteh. der Spalte	= 13,0	= 10,0 ^{mm}
III.	Bei grösster Spaltenbreite	= 12,0	= 11,0 ^{mm}
IV.	Nach vollendeter Entwicklung	= 7,2	= 4,0 ^{mm}

Auch hiernach kann die absolute Verschmälerung der Schliesszellen nicht zweifelhaft sein.

Die Höhe derselben (d. h. ihre Erstreckung senkrecht zur Spreitefläche) nimmt gleichfalls, aber in anderer Weise ab. Unmittelbar nach Theilung der Mutterzelle ist keine Einschnürung in Richtung von aussen nach innen vorhanden, sondern die Schliesszellen haben eine gleichmässige Höhe von im Mittel 11,6^{mm}. Während diese nun an den Zellenden noch etwas wächst, so dass sie sich an fertigen Spaltöffnungen auf im Durchschnitt 14,4 beläuft, nimmt sie an der Mitte der Schliesszellen beständig ab, so dass deren Höhe hier schliesslich bis auf im Mittel 6,2^{mm} herabsinkt.

Dieses seltsame Schwinden der Dimensionen einmal gebildeter Theile verdient wohl eine nähere Erörterung. Mit Spitzenwachstum können wir es hier der Natur der Sache nach nicht zu thun

haben, und an ein Eintrocknen von etwa besonders wasserreichen Schichten ist auch nicht zu denken, da solche während die Verdünnung vor sich geht, noch gar nicht vorhanden sind. Dass eine hautumhüllte Zelle geschlossener Gewebe selbstthätig eine Einschnürung bilde, ist wohl noch in keinem Falle nachgewiesen; wo eine rosenkranzähnliche Verbindung weiterer und engerer Zellräume vorkommt, gehen die ersteren aus den letzteren hervor, aber nicht umgekehrt. Es ist auch an sich sehr unwahrscheinlich, dass ein blosses Auseinanderrücken des Protoplasmas nach verschiedenen Richtungen der Zellhaut eine derartige Form zu geben im Stande sein sollte. Nur mehrere auf einander wirkende Zellen können nach meiner Ansicht durch gegenseitige Spannung solche Formänderungen, wie sie hier vorliegen, verursachen. Es scheint nun auf den ersten Blick die Annahme sehr nahe zu liegen, dass die Nebenzellen einfach durch ein überwiegendes seitliches Wachsthum die Schliesszellen zusammendrücken. Diese Voraussetzung genügt aber nicht zur Erklärung des Thatbestandes, denn sie kann nur die Verringerung der Breite, nie aber die Abnahme der Höhe der Schliesszellen verständlich machen. Ich glaube dagegen Beides gleichzeitig durch eine passive Dehnung der letzteren erklären zu können und zwar in folgender Weise.

Wir sehen anfangs die Schliesszellen mit den Nebenzellen ihrer ganzen Höhe ($11,6^{mm}$) nach zusammenhängen, am erwachsenen Blatt aber nur mit einem niedrigen ($6,2^{mm}$) Streifen. Es muss demnach die Verbindung zwischen Schliess- und Nebenzellen oben und unten gelöst, die sie vereinigende Zellhaut in zwei Lamellen gespalten worden sein. Dies kann nur durch eine in zur Scheidewand senkrechter Richtung zerrende Kraft bewirkt werden — weder ein Wachsthumsvorgang der Nebenzellen, noch der Schliesszellen kann unmittelbar diesen Erfolg haben. Denken wir uns aber, die letzteren würden, wenn sie noch ganz zusammenhängen, seitlich gespannt und dadurch eine von innen und aussen eindringende Spaltung der ihnen gemeinsamen Zellhaut bewirkt, so muss selbstverständlich der beide Schliesszellen noch verbindende Zellhautstreifen immer niedriger werden. Wenn nun die seitlich ziehende Kraft fortwirkt, so wird sie das Bestreben haben, die Schliesszellen in der Nähe der sich bildenden Spalte abzuflachen und entsprechend zu verbreitern. Wären die Wände der Schliesszellen vollkommen elastisch, wäre ihr Inhalt nicht eine — nicht zusammendrückbare — Flüssigkeit, und wäre ihre Verbindung mit

den umliegenden Oberhautzellen eine sehr feste, so würden die Schliesszellen während des Eindringens der Spalte von innen und aussen einspringende Winkel zeigen und nach der vollkommenen Trennung der Scheidewand in ihre alte Form zurückkehren.

Wie aber die Verhältnisse in Wirklichkeit sind, scheint es sehr begreiflich, dass die Schliesszellen, da die Flüssigkeit nur soweit ausweichen kann, als das Längenwachsthum jener ihr Raum gewährt, stets convexe Wände behalten und dass, gerade da durch Näherung der Innen- und Aussenwand der Schliesszellen eben der Anwesenheit der Flüssigkeit wegen der seitlichen Spannung nur zum Theil genügt werden kann, noch ein Theil der letzteren übrig bleibt, der die Spaltung der zwischen Schliess- und Nebenzellen befindlichen Zellhäute in zwei Lamellen bewirkt. Ist dann so die Verringerung der Höhe erklärt, so ist die der Breite der Schliesszellen leicht zu deuten. Da dieselben mit ihren Enden relativ unverrückbar an den Oberhautzellen befestigt sind, diese aber wieder mit dem Mesophyll in fester Verbindung stehen, so müssen die Endtheile der Schliesszellen dem Wachsthum der umliegenden Zellen folgen. Ihr mittlerer Theil dagegen ist nach drei Seiten, nach aussen, nach der Spalte und nach der Athemhöhle ganz frei und nur mit einer Wand in Verbindung; er könnte also durch eine passive Dehnung gewissermassen ausgezogen werden, wobei vielleicht noch das seitliche Wachsthum der Nebenzellen mitwirkt. Obwohl die Vorstellung, eine Zelle werde ausgezogen wie ein erhitztes Glasrohr, paradox erscheinen mag, so halte ich den Vorgang doch für einen verwandten, und nur dadurch wesentlich verschiedenen, dass in unserem Fall eine beständige Einlagerung neuer Zellstofftheilchen die Formänderung begleitet.

Zur Stütze der eben dargelegten Auffassung habe ich noch darauf hinzuweisen, dass die Höhenverminderung in sehr geringem Grade schon vor dem Auftreten der Spalte, zum bei weitem grössten Theile aber gerade während des letzteren Vorgangs erfolgt. Ist die Spalte fertig entwickelt, so sind auch die Schliesszellen auf ihr endgültiges Maass erniedrigt, und nur in Richtung parallel zur Blattfläche tritt dann unter starkem Längenwachsthum der Schliesszellen noch eine weitere Verschmälerung ein. Günstig für die gegebene Deutung ist auch, dass die Aushöhlung senkrecht zur Spreite anfangs sich nur an einem kurzen Mittelstück der Schliesszellen zeigt und dass erst später diese schmale Stelle sich erheblich verlängert.

Da nach dem Obigen die bedingenden Ursachen der Einschnürung darin zu suchen sind, dass in der nächsten Umgebung der sich bildenden Spaltöffnung eine seitliche Spannung vorhanden ist, und dass die beiden Schliesszellen gemeinsame Wand zeitweilig der Spaltung grösseren Widerstand entgegengesetzt, als es bei den Wänden zwischen Schliess- und Nebenzellen der Fall ist, so ist zu erwarten, dass diese ganze Erscheinung nicht auf die Gräser allein beschränkt sein werde. In der That findet sie sich nach Mohl¹⁾ bei Proteaceen, nach einer Zeichnung von Hildebrand²⁾ bei Coniferen, nach einer solchen von Strasburger³⁾ bei Equisetum, nach einer nicht ganz deutlichen Abbildung von Chatin⁴⁾ bei Osyris, nach Kraus⁵⁾ bei Cycadeen. Ich beobachtete Aehnliches, ausser bei vielen Gräsern, bei den Restionaccen, bei Calycanthus, vielen Coniferen und den Casuarinen⁶⁾. Bei den letzteren ist die Aushöhlung nicht wie meistens, an der inneren, sondern an der äusseren Seite der Schliesszellen stärker entwickelt. Der Grund, warum die somit ziemlich verbreitete Einschnürung der Schliesszellen, sowie die interessante Entwicklungsgeschichte dieser Erscheinung nicht längst allgemein bekannt ist, liegt wohl darin, dass man bei der Untersuchung von Spaltöffnungen den Längsschnitten meist wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat. Sagt doch Schacht⁷⁾, dass dieselben hierbei weniger Bedürfniss seien.

Um die oben gegebene Erklärung vollkommen zu rechtfertigen wäre zunächst der Nachweis einer Spannung der noch jungen Oberhaut zu liefern. Dass die letztere bei erwachsenen Pflanzen sich in passiver Dehnung befinde, ist längst bekannt und leicht durch den Versuch zu zeigen⁸⁾. Erklärte doch schon 1807

1) Ueber die Spaltöffnungen der Proteaceen. Vermischte Schriften S. 248. Taf. VIII, Fig. 6, 11.

2) Botanische Zeitung 1860. Taf. IV.

3) a. a. O. Taf. XXXIX, Fig. 95.

4) Anatomie comparée des Végétaux. Plantes parasites. Taf. LXXV. 4".

5) Ueber den Bau der Cycadeenfiedern. Diese Jahrb. IV, Taf. XIX, Fig. 6. XX, Fig. 11. XXI, Fig. 19. S. 340.

6) Vergl. dazu Loew, de Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura, diss. inaug. Berolin. 1865. S. 35.

7) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. S. 279.

8) An Blättern ist die Spannung bei *Begonia manicata* schön in der Weise darzulegen, dass man durch einen tiefen Flächenschnitt von einer Blattseite her das Gewebe soweit abträgt, dass ein Stück der Oberhaut der anderen Seite frei ausgespannt daliegt. Obwohl aller Wahrscheinlichkeit nach durch diesen Eingriff die Spannung schon vermindert ist, so klaffen dennoch, wenn man noch vor Eintritt

Rudolphi das Zusammenrollen der abgezogenen Epidermis gerade bei Grasblättern folgendermassen: „Wie mir scheint, ist dies eine Folge davon, dass ein solches Blatthäutchen in seiner natürlichen Lage mit dem darunter liegenden Zellgewebe stark verbunden und dadurch gleichsam stark angespannt war.“ Bei jungen Gebilden dagegen stellen sich der Ausführung eines zweifellosen Experiments zur Zeit unübersteigliche Hindernisse entgegen. Wir müssen uns hier begnügen, das Vorhandensein einer Spannung der Epidermis, wenigstens an einzelnen Stellen, aus anderen gleich beizubringenden Thatsachen zu folgern.

Es scheint mir zunächst, als ob schon das Auftreten der Spalte zwischen den Schliesszellen an und für sich eine bereits vorher stattfindende Spannung nothwendig voraussetzt. Um eine ursprünglich einfache Zellwand in der oben geschilderten Weise in zwei Lamellen zu zerlegen, bedarf es einer von aussen auf dieselbe wirkenden Kraft. Ein blosses stärkeres Wachsthum wird dieselbe nicht spalten können, da das vergrösserte Stück ja durch seitliches Ausweichen seinem gesteigerten Flächenwachsthum genügen könnte. Auch die Annahme, dass zuerst durch Verflüssigung einer mittleren dünnen Schicht eine Trennung stattfände, und dass dann die schon gesonderten Lamellen durch Flächenwachsthum von einander entfernt würden, stimmt nicht mit den Erscheinungen, die sich beim Auftreten der Spalte unmittelbar wahrnehmen lassen. Ist aber eine äussere Kraft anzunehmen, so bleibt weiter zu bestimmen, in welcher Weise sie thätig sein muss, um die beobachteten Wirkungen hervorzubringen. Wir wissen, dass die Spalte der Stomata gleichzeitig von innen und aussen her eindringt. Dies schliesst die Hypothese aus, dass die fragliche Kraft in zur Blattfläche senkrechter Richtung eingreife, da dann die Trennung der Lamellen von der dem Ursprungsorte der Kraft entgegengesetzten Seite nach dem letzteren hin fortschreiten müsste. Es bleibt demnach nur die Annahme übrig, dass die Spaltung durch eine wesentlich seitlich, parallel der Spreitenebene wirkende Kraft verursacht werde. Eine solche kann aber als aus dreierlei Ursachen herkommend gedacht werden. Entweder wird sie auf einer Spannung der beiden Schliesszellen an sich, oder auf einer Spannung der umliegenden Oberhautzellen unter einander und gegenüber den

irgend welcher Eintrocknung mit einem scharfen Messer in die freiliegende Epidermis einschneidet, die Ränder der entstandenen Spalte sichtbar. Beginnendes Vertrocknen vergrössert natürlich die Breite des Einschnitts.

Schliesszellen beruhen, oder endlich kann sie auch durch das Verhältniss des Wachstums von Epidermis und Innengewebe bedingt sein. Für letztere Voraussetzung möchten, ohne die beiden ersteren auszuschliessen, folgende Erwägungen sprechen.

Nach meinen Untersuchungen halte ich es zunächst für ein ausnahmsloses Gesetz, dass die Athemhöhle schon vor der Oeffnung des Stoma, wenn auch oft erst nach Entstehung der Mutterzelle desselben gebildet wird, wie dies bei *Hyacinthus* Sachs¹⁾ schon durch eine Zeichnung dargestellt hat. Die Entwicklung von Zwischenzellräumen ist aber in einem Gewebe nur möglich durch ein starkes Wachstum der Zellen desselben. Da nun die Oberhaut dieser Massenzunahme des Innengewebes nur durch Vergrösserung ihrer Zellen nachgiebt, ohne dass zunächst in der Epidermis selbst Unterbrechungen des Zusammenhangs der Zellen eintreten, so ist es schon an und für sich nicht unwahrscheinlich, dass vor der Entstehung von Zwischenzellräumen zwischen den Zellen der Oberhaut, diese letztere passiv gedehnt sei. In einigen Fällen ist ausserdem mit Leichtigkeit unmittelbar wahrzunehmen, wie die Bildung luftführender Zwischenzellräume von innen nach aussen fortschreitet, und wie dabei die Anordnung und das Wachstum tieferer Schichten auf den Entstehungsort und die Entwicklung der Spaltöffnungen Einfluss übt.

Ein Beispiel dieser Art bietet *Pandanus graminifolius* an seinen Blättern. Die Epidermis besteht hier aus Längsreihen rechteckiger, ziemlich schmaler, die von aussen zweite Lage aus ebenso angeordneten, aber etwa fünf Mal breiteren Zellen. Es entwickeln sich nun Spaltöffnungen fast ausschliesslich²⁾ aus denjenigen der Mittellinie des Blattes parallelen Reihen von Oberhautzellen, welche gerade über der Grenze je zweier Längsreihen von Zellen der nächst tieferen Schicht liegen. Zu einer Zeit, in welcher — von aussen gerechnet — erst die dritte Schicht luftführende Zwischenzellräume besitzt, werden die Zellen dieser Längsreihen der Epi-

1) Lehrbuch der Botanik. S. 106. Sorauer (Ueber die Spaltöffnungen der Liliaceen, in botan. Untersuch., herausg. v. Karsten) behauptet, bei derselben Pflanze träte die Athemhöhle „unter den von drei gestreckten Tochterzellen ausgefüllten, meist schon durch ihre bedeutende Grösse sich auszeichnenden Spaltöffnungsmutterzellen“ auf. Da jedoch ein solcher Zustand nie existirt, so ist aus der Angabe nichts zu schliessen.

2) Selten entsteht ein Stoma aus einer Oberhautzelle, welche über der Berührungsfläche zweier in einer Längsreihe gelegenen Zellen der von aussen zweiten Schicht sich befindet.

dermis breiter als die der übrigen und scheiden durch eine Querwand je eine vordere kleine Zelle ab. Unter jeder der so entstandenen Spaltöffnungsmutterzellen beginnen dann die darunter liegenden beiden Zellen der von aussen zweiten Schicht in der Mitte von einander zu weichen und bilden so eine Anfangs schmal elliptische Spalte. Unmittelbar darauf theilen sich die der Mutterzelle vorn und hinten anstossenden Oberhautzellen noch einmal quer, in den ihr seitlich benachbarten treten je zwei schiefe Querwände auf, welche senkrecht zur Blattspreite stehen und nach der Mutterzelle zu divergiren. So schliessen sich der letzteren noch zwei ziemlich quadratische und zwei beinahe halbmondförmige Zellen an, welche sämmtlich zu derselben in sofern in bestimmte Beziehung treten, als sie später auf der Blattunterseite, soweit dieselbe frei liegt, zahlreiche zierliche, sich über den Schliesszellen zusammenwölbende Fortsätze entwickeln (Taf. XXXVI, Fig. 21). Auf der nur wenige Spaltöffnungen besitzenden Blattoberseite, sowie am ganzen Scheidentheil der Blattunterseite unterbleibt die letztere Bildung, und die vier Nebenzellen sind hier, wenn auch immer noch als solche kenntlich, doch weniger von den übrigen Zellen der Epidermis verschieden (Taf. XXXVI, Fig. 20). Beim Auftreten der Längsscheidewand zwischen den Schliesszellen (Taf. XXXVI, Fig. 22) hat die Athemhöhle eine durchschnittliche Länge von 10^{mm} , eine Breite von 5 bis 8^{mm} . erreicht. Wenn die Spalte des Stoma sichtbar zu werden beginnt, sind diese Grössen beide schon etwa gleich 18^{mm} . Schliesslich erweitert sich die die Athemhöhle darstellende Spalte unter starkem Flächenwachsthum der sie einschliessenden beiden¹⁾ Zellen der von aussen zweiten Schicht des Blattes bis zu einer Länge von 22^{mm} . und einer Breite von 30^{mm} . Man könnte die betreffenden einerseits tief ausgebuchteten Zellen als eine Art innerer Schliesszellen bezeichnen, und sie waren es vielleicht, welche Meyen²⁾ verleiteten, bei Pandanus in der unter der Oberhaut gelegenen Zellschicht „Organe“ anzunehmen, „welche man für Drüsenzellen“ (Stomata) „halten könnte“.

Die eben gegebene Entwicklungsgeschichte lehrt deutlich, dass

1) Bisweilen weichen schon ursprünglich drei Zellen von einander, oder es theilt sich später eine des Anfangs vorhandenen Paares; in beiden Fällen liegt die Athemhöhle schliesslich zwischen drei Zellen.

2) Phytotomie, S. 115, Taf. II, Fig. 1. Die Abbildung stimmt freilich schlecht zu der oben ausgesprochenen Vermuthung.

bei Pandanus die Bildung der Zwischenzellräume innen beginnt und in der Epidermis erst auftritt, nachdem die nächst tiefere Zelllage schon grosse luftführende Hohlräume entwickelt hat. Da bei der Entstehung der letzteren die die spaltenförmige Athemhöhle bildenden Zellen seitlich nicht schmaler werden, so müssen wir uns den Vorgang so denken, dass das Wachsthum des Mesophylls die seitlichen Aussenwände derselben so weit von einander entfernt, dass dann ein im Vergleich mit der Mitte überwiegendes Flächenwachsthum der Zellenden den grossen Luftraum bilden kann, nachdem vorher durch irgend welche Spannung der mittlere Theil der gemeinsamen Wand in zwei Lamellen zerlegt worden war. Die starke seitliche Streckung der die Athemhöhle umschliessenden Zellen könnte dann wieder auf das darüber gelegene Stück der Oberhaut spannend wirken und hier die Bildung der Spalte des Stoma einleiten. Sowohl diese Verhältnisse als auch der Umstand, dass schon die Mutterzellen der Spaltöffnungen hier nur an den Orten gebildet werden, wo die Anordnung der Zellen der von aussen zweiten Schicht die Entstehung einer Athemhöhle ermöglicht, legt die Vermuthung nahe, dass die nächst innere Zelllage die nächst äussere in ihrer Entwicklung häufig beeinflusst. Freilich sind bei anderen Pflanzen auch Fälle nicht selten, in denen Spaltöffnungsmutterzellen an Stellen gebildet werden, wo nie Stomata auftreten können, also etwa unmittelbar über dickem Sklerenchym; ich werde darauf noch zurückkommen.

In anderer Weise zeigt sich eine Beziehung zwischen den Wachstumsverhältnissen der Oberhaut und des Mesophylls bei manchen Pflanzen, deren Stomata von zahlreichen Nebenzellen umgeben sind. So wird bei *Tradescantia discolor* und *Begonia manicata* die Urmutterzelle der Spaltöffnung dadurch kenntlich, dass sie, bis dahin den übrigen Oberhautzellen gleich, im Wachsthum senkrecht zur Blattfläche hinter denselben zurückbleibt, einen lufteerfüllten Raum zwischen sich und dem Mesophyll lassend, indem sie von den stärker wachsenden Nachbarzellen, so zu sagen, mit in die Höhe gehoben wird (Taf. XXXVI, Fig. 18. 19). Im weiteren Verlauf der Entwicklung vergrössert sich der Durchmesser der so angelegten Athemhöhle parallel zur Spreite erheblich, indem einerseits das chlorophyllführende Parenchym stark wächst, und andererseits in der Oberhaut neue den Luftraum überspannende Zellen gebildet werden. Ich möchte es nun auch in diesem Fall als sehr wahrscheinlich betrachten, dass das Flächenwachsthum des Mesophylls die bedin-

gende Ursache und die Zellbildung in der Epidermis eine dadurch veranlasste, secundäre Erscheinung ist. Die letztere erfolgt bei den beiden genannten Pflanzen in ganz verschiedener Weise. Bei *Begonia* ist die Urmutterzelle sehr entwicklungsfähig, theilt sich vielmals und giebt so der aus der Massenzunahme des Mesophylls entspringenden Spannung nach; bei *Tradescantia* bleibt dagegen die Urmutterzelle im Wachsthum zurück und es theilen sich die dieselbe umgebenden Oberhautzellen concentrisch zu ihr. Wenn also auch die Entwicklungsweise des Mesophylls die Theilung veranlassen mag, so zeigt doch die Epidermis wieder eigene Verschiedenheiten in der Art und Weise, wie sie dem Einfluss des Innengewebes nachgiebt, und ist auch in sofern selbständig, als die Anlegung der Spaltöffnung mit einem Wachsthumsvorgang in der äussersten Zellschicht selbst beginnt. Bei der nachträglichen Bildung von Spaltöffnungen an relativ grossen, schon fertige Stomata besitzenden Blättern, wie sie bei *Begonia* vorkommt, ist dies schon nicht mehr der Fall, indem die Entstehung eines luftefüllten Raums zwischen den Zellen der von aussen zweiten Schicht dem Beginn der zur Entstehung der Mutterzellen von Spaltöffnungen führenden Theilungen in der Epidermis vorausgeht.

Dass die Massenzunahme des Innengewebes nicht ohne Einfluss auf die Gestaltung der Oberhaut ist, scheint mir mit Wahrscheinlich auch aus der von Weiss¹⁾ beobachteten Thatsache hervorzugehen, dass die Stomata am Stamm stets gestreckter sind, als am Blatt. Weiss will dies jedoch nur zum Theil aus dem Vorwiegen des Längenwachstums bei ersterem abgeleitet wissen. Ich bin geneigt, dieser letzteren Einwirkung eine grosse Bedeutung zuzuschreiben, und werde namentlich darin bestärkt durch die folgende bei *Globba humilis* von mir gemachte Beobachtung. Man findet, dass bei dieser Pflanze die Anordnung der anfangs in regelmässige Längsreihen angeordneten Oberhautzellen an der Grenze von Scheide und Blattspreite dadurch gestört wird, dass spät hier zwei öhrchenartige Fortsätze auftreten. Unterhalb dieser, vielleicht als *Stipulae* zu deutenden Bildungen, sind die Zellen der Epidermis unregelmässig gelagert und namentlich parallel der Richtung des Wachstums der *Stipula*, schief nach der Seite und oben gezerrt.

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Spaltöffnungen. Verhandl. der zool.-botanischen Gesellschaft in Wien. 1857. Bd. VII. S. 195.

Für die Hypothese, dass die Spannungsverhältnisse der Oberhaut für die in derselben eintretenden Theilungen u. s. w. eine gewisse Bedeutung haben, möchte ferner sprechen, dass die Bildung seitlicher Nebenzellen überhaupt durch eine im Vergleich mit den übrigen Oberhautzellen verringertes Breitenwachsthum der Spaltöffnungsmutterzellen bedingt zu sein scheint. Es liesse sich wohl denken, dass gerade ein solches Zurückbleiben einer Zelle im Flächenwachsthum in deren nächster Umgebung, etwa nur über der Athemhöhle, eine örtliche Spannung zu verursachen vermöchte, welche in erster Linie zur Entstehung von Nebenzellen, in zweiter zur Entwicklung der Spalte den Anlass geben könnte. Wir wissen durch Kraus¹⁾, dass die stark gedehnte Oberhaut von Dahlia, Helianthus, nachdem sie eine Weile der Massenzunahme des Innengewebes durch Wachsthum gefolgt ist, wieder anfängt Zellen zu bilden und so die Spannung vermindert. Es läge also, zumal wenn man die oben von Begonia und Tradescantia mitgetheilten Erscheinungen mit in Betracht zieht, nicht so sehr fern, auch bei der Nebenzellbildung Aehnliches anzunehmen. Thatsache ist, dass in allen hierher gehörigen Fällen, welche Strasburger²⁾ abbildet, sowie in allen denen, die ich beobachtet habe, die Spaltöffnungsmutterzelle kurz vor der zu ihr concentrischen Theilung der Nachbarzellen denselben an Breite nachsteht. Doch findet bei manchen Pflanzen (*Gladiolus segetum*³⁾, *communis*⁴⁾, *Aegopodium Podagraria*⁵⁾) ein vermindertes seitliches Wachsthum jener Mutterzellen statt, ohne dass eine Bildung von Nebenzellen einträte. Auch am ausgewachsenen Blatt haben dann die rechts und links vom Stoma gelegenen Zellen nur Vorsprünge nach denselben hin, ähnlich wie es in geringerem Grade bei den Gräsern im Beginne der Entwicklung der Fall ist (Taf. XXXVI, Fig. 3) und wie es ausnahmsweise bei denselben auch dauernd bleibt (Taf. XXXVI, Fig. 10). Doch ist ja bekannt, dass das Maass des Wachsthums, das eine Zelle erreichen kann, ohne sich zu theilen, bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleich ist. Wenn überhaupt Nebenzellen entstehen, so bilden sich

1) Botan. Zeitung. 1867. S. 116.

2) a. a. O.

3) Krocker jun. Fig. 18, Schacht in diesem Jahrb. II. Taf. XVI, Fig. 13.

4) Meyen in Haarl. Preisschrift II. A. Fig. 14.

5) De Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. I. Taf. I. Fig. 26.

zuerst stets die seitlichen, und zwar immer vor Anlegung der die Spannung mindernden Spalte.

Für die Beziehung der Nebenzellbildung zum allgemeinen Wachsthum des die Stomata entwickelnden Pflanzentheils scheint mir ferner günstig der Umstand, dass, wie die Richtung der Spaltöffnungen, so auch die Entwicklung der Nebenzellen oft an Spreite und Blattstiel eine verschiedene ist. Bei *Linaria Cymbalaria* erfolgt an der ersteren die Theilung nach drei Richtungen der Fläche in der Weise, dass die meristematische Zelle stets ziemlich gleichseitig bleibt, am Blattstiel ist dieselbe lang parallel der Axe desselben gestreckt und stellt ein schlankes gleichschenkliges Dreieck dar.

Am schwersten aber möchte zu Gunsten der ganzen bisher vertheidigten Auffassungsweise ins Gewicht fallen, dass am ersten scheidenförmigen Blatt des Mays nur diejenigen Stomata Nebenzellen besitzen, welche im Breitenwachsthum erheblich zurückgeblieben sind, dass die letzteren dagegen den kurzen breiten Spaltöffnungen, wie sie bisweilen vorkommen, fehlen. Stomata, welche nicht genau die Mittellinie der Oberhautzellreihe in sich aufnehmen, zu welcher sie gehören, haben meist nur eine Nebenzelle und zwar auf der weniger breiten Seite. An diesem ersten Blatt von Mayskeimpflanzen findet man auch bisweilen, wenn nämlich die Spaltöffnungsmutterzelle einerseits zwei durch eine Querwand getrennten Oberhautzellen benachbart gewesen war, drei Nebenzellen, oder man beobachtet, dass, wenn zwei Stomata unmittelbar hinter einander liegen (Taf. XXXVI, Fig. 11) beide zusammen nur zwei Nebenzellen besitzen. Alles dies deutet darauf hin, dass die letzteren nicht zur Individualität, so zu sagen, der Spaltöffnungen gehören, sondern dass ihre Entstehung nur von den Wachstumsverhältnissen derselben stark beeinflusst wird. Dafür ist namentlich noch anzuführen, dass bei manchen Gräsern — *Panicum plicatum* z. B. — nicht nur die Stomata, sondern auch die gleichfalls wenig in die Fläche wachsenden Mutterzellen von Haaren sich mit Nebenzellen umgeben, und zwar ihres geringen Längenwachstums wegen nicht nur an den Seiten, sondern auch vorn und hinten.

Endlich möchte hierher noch die Bemerkung zu ziehen sein, dass in den nicht so sehr seltenen¹⁾ Fällen, wo die Spalten der

1) Vgl. Weiss a. a. O. S. 194.

Stomata die längste Erstreckung des sie tragenden Pflanzentheils kreuzen, wo demnach die Schliesszellen an einem aufrecht gedachten Stamm nicht rechts und links, sondern oben und unten liegen, die fertige Spaltöffnung in ihrer Gesammtheit, wie es scheint, stets ebenso breit oder breiter als die Oberhautzellen ist, hingegen an Länge d. h. in zur Spalte senkrechter Erstreckung hinter denselben sehr zurücksteht. Man könnte demnach vermuthen, dass die Spalte sich hier desshalb quer richtet, weil die Mutterzellen nicht wie sonst im Breiten- sondern im Längenwachsthum von den sie umgebenden Oberhautzellen übertroffen wurden, indem so die die Entstehung der Spalte bedingende Spannung eine andere Richtung erhielt. Ich gründe den eben ausgesprochenen Satz über die quer liegende Stomata, ausser auf eigene Beobachtungen bei *Viscum album* ¹⁾, *Colletia spinosa* und *serratifolia* namentlich auf Chatin's Abbildungen von *Cassytha* ²⁾, *Thesium* ³⁾, *Choretrum* ⁴⁾, *Mida* ⁵⁾, *Myoschilos* ⁶⁾, *Anthobolus* ⁷⁾, *Exocarpus* ⁸⁾, *Arceuthobium* ⁹⁾, *Antidaphne* ¹⁰⁾, *Loranthus* ¹¹⁾, *Lepidoceras* ¹²⁾, *Nuytsia* ¹³⁾. Jedoch fehlen noch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über diesen Gegenstand, und ich muss mich begnügen, darauf hinzuweisen. Ueberhaupt kann ich ja manche der auf den letzten Seiten gemachten Bemerkungen nur als Aufforderungen betrachten, die einschlagenden Verhältnisse näherer Prüfung zu unterziehen. Bisher hat, soviel ich weiss, ausser Strasburger Niemand versucht, die bei der Entwicklung der Stomata vorkommenden mannichfachen Erscheinungen unter einen allgemeinen Gesichtspunkt zu bringen. Strasburger ¹⁴⁾ schreibt den vorbereitenden Theilungen den Zweck zu „die Porenzellen mit dünnwandigen Oberhautzellen zu umgeben, und für eine gegebene Pflanze so den

1) Chatin, Anatomie comparée des Végétaux. Plantes parasites. Taf. 80. 82.

2) a. a. O. Taf. 5. 6.

3) a. a. O. Taf. 17. 18. 19.

4) a. a. O. Taf. 64.

5) a. a. O. Taf. 69.

6) a. a. O. Taf. 70.

7) a. a. O. Taf. 72.

8) a. a. O. Taf. 72.

9) a. a. O. Taf. 77.

10) a. a. O. Taf. 78.

11) a. a. O. Taf. 87.

12) a. a. O. Taf. 109.

13) a. a. O. Taf. 110.

14) a. a. O. S. 327.

möglichst günstigen Gleichgewichtszustand herbeizuführen.“ Mir scheint sich die Sache durch Anwendung der Theorie der Gewebespaltung verständlicher zu gestalten; es könnten ja auch die genetische und teleologische Erklärung recht wohl neben einander bestehen. Ich habe mich nicht gescheut, die erstere Hypothese einzuführen, obwohl ihre Stützen noch mangelhaft sein mögen, da mir ein solches Verfahren ohne Bedenken zu sein scheint, so lange man nicht vergisst, dass man es eben mit einer Hypothese zu thun hat.

Indem ich hiermit die bei der Entstehung der Spaltöffnungen obwaltenden Verhältnisse verlasse, möchte ich noch eine Bemerkung zur geschichtlichen Entwicklung dieser Frage machen, nämlich auf einige, wie es scheint, vergessene Arbeiten hinweisen, welche in der von Strasburger gegebenen Zusammenstellung der hierher gehörigen Literatur fehlen. Es sind dies die hinsichtlich der Stomata der Gräser schon S. 535 angeführten Abhandlungen von Goldmann, Payen und Gümbel, deren erste auch keine allgemeineren Angaben enthält. Payen¹⁾ leitet die Mutterzellen der Spaltöffnungen aus einem zwischen Zellen der Oberhaut „unter der Cuticula“ entstehenden und sich mit Protoplasma füllenden Zwischenzellraum her, trug also nichts zur Förderung der Sache bei. In Betreff der Deutung der Beobachtungen gilt das letztere in geringerem Grade auch von Gümbel²⁾. — Derselbe hat sich aber um die Kenntniss des Thatbestandes dennoch entschieden verdient gemacht. Gümbel hat nämlich schon 1855 die meisten der von Strasburger entwicklungsgeschichtlich behandelten Lagerungsverhältnisse der die Stomata umgebenden Oberhautzellen bemerkt und abgebildet und auch einen genetischen Zusammenhang dieser Zellen unter einander und mit der Spaltöffnung angenommen. Gümbel hatte aber von der Natur dieser Gemeinsamkeit der Entwicklung eine falsche Vorstellung. Während die Nebenzellen nach Strasburgers, von mir mehrfach bestätigten Untersuchungen, durch von aussen nach innen fortschreitende Theilungen einer Oberhautzelle entstehen, so dass die Mutterzelle der Stoma durch den letzten Theilungsschritt angelegt wird, hielt Gümbel umgekehrt die Spaltöffnung, sein „Spreitenkorn“ für das ursprünglich vorhandene, und glaubte, dass dieses seinerseits die Umgebungszellen durch eine Art von Sprossung entwickle, dass dieselben also stets in der Mitte der Gruppe ge-

1) a. a. O.

2) a. a. O.

bildet und nur allmählich durch die jüngeren nachfolgenden Zellen nach aussen geschoben würden. Da sowohl nach dieser irrigen, als nach der richtigen Auffassung die äussersten Zellen stets die ältesten sind, so stimmt die Bezifferung Gumbel's vollkommen mit der wahren Folge der Theilungen. Derselbe hat nun ein solches „Ausquellen“ von Zellen beobachtet nach einer (*Primula Auricula*¹⁾), zwei (*Statice elongata*²⁾) und drei (*Sedum*, *Sempervivum*³⁾) Richtungen des Raums und im letzteren Falle die spirale Entwicklungsfolge, sowie die Wiederholung derselben in Dauerzellen wohl erkannt. Die Nebenzellen der Gräser u. s. w. lässt er irrthümlich gleichfalls aus dem „Spreitenkorn“ ihren Ursprung nehmen.

Wir können somit nicht umhin, Gumbel als denjenigen zu bezeichnen, welcher zuerst auf die Mannigfaltigkeit der genetischen Beziehungen von Spaltöffnungen und Oberhautzellen aufmerksam machte. Strasburger gebührt jedoch das ungleich grössere Verdienst, unabhängig von Gumbel diese Verhältnisse klar dargestellt und ihre Entwicklungsgeschichte richtig gegeben zu haben.

Eine fernere gute Bemerkung von Gumbel ist die, dass sich häufig zwei einander unmittelbar berührende Stomata finden. Es bietet zwar die Literatur schon beiläufig manche Abbildung dieser Art⁴⁾, aber erst Gumbel⁵⁾ hat bestimmt auf diese „Zwillingspaltöffnungen“ hingewiesen. Nach meinen Beobachtungen können dieselben in vierfach verschiedener Weise entstehen. Entweder scheiden zwei von einander ganz unabhängige Zellen der Epidermis die Mutterzellen einfach neben einander ab: so häufig bei Liliaceen und überhaupt Pflanzen mit in Längsreihen liegenden Oberhautzellen. Oder es tritt in einer der aus einer Urmutterzelle durch fortschreitende Theilung gebildeten Dauerzellen eine selbständige eben solche Theilung auf, und die beiden aus der ursprünglichen und aus der, so zu sagen, adventiven Zellbildung entspringenden Stomata kommen neben einander zu liegen: so bei *Begonia*. Oder drittens es entwickeln sich bei einer ähnlichen Theilung statt der letzten die beiden letzten der neugebildeten Zellen zu Spalt-

1) a. a. O. Fig. 71. S. 397.

2) a. a. O. Fig. 52, S. 384.

3) a. a. O. Fig. 60. 61, S. 388.

4) S. Meyen, Phytotomie, Taf. III, Fig. 1 (*Lilium*), derselbe in der Haarlemer Preisschrift, Taf. II A. 8. Vergl. auch Milde, Monographia Osmundacearum, Taf. I, Fig. 1 (*Osmunda regalis*), Hegelmaier, die Lemnaceen, Taf. VII, Fig. 4, Weiss, a. a. O. Taf. V. 3, 4 (*Galanthus*, *Gagea*). Sorauer, a. a. O. S. 8 (*Erythronium*).

5) a. a. O. S. 372.

öffnungen, wie das ebenfalls bei *Begonia* vorkommt. Oder viertens eine Urmutterzelle theilt sich statt einmal, zweimal in eine grosse hintere und kleine vordere Zelle, und die beiden Zellen letzterer Art werden Stomata: so bei Gräsern, *Dracaena*.

Hinsichtlich der Vertheilung der Spaltöffnungen der Gräser ist Folgendes zu bemerken: Die Stomata finden sich ausser an den Blättern auch am Stamm¹⁾, und an den Blüthenspelzen²⁾, nicht an der Ligula³⁾ und nicht am hypokotylen Glied. Die vielfach umhüllten Scheidentheile der Blätter besitzen sie jedoch (wie das in sehr auffallender Weise auch bei *Crocus vernus* und *Globba humilis* der Fall ist), auch wenn sie niemals ans Licht kommen werden; und auch den weissgefleckten Stellen der Grasblätter (*Arundo Donax, colorata*) fehlen die Spaltöffnungen nicht⁴⁾.

Am Blatte selbst kommen mancherlei Verschiedenheiten in der Vertheilung der letzteren vor. Stets liegen sie in Längsreihen⁵⁾ und zwar oft so, dass immer eine Oberhautzelle und ein Stoma hinter einander folgen: so z. B. bei *Zea Mays*. Die Spaltöffnungen sind dabei bisweilen über den ganzen Raum zwischen den parallelen Längsadern des Blattes zerstreut, bisweilen finden sie sich aber auch nur in der unmittelbaren Nähe der Gefässbündel, meist einen mehr oder weniger breiten Streifen an jeder Seite derselben einnehmend. Bei dem ersten scheidenförmigen Blatt von *Zea Mays* trifft man Spaltöffnungen sogar nur auf zwei einfachen schmalen Längsstreifen der Oberhaut an, welche über den beiden einzigen Nerven dieses Blattes liegen. Doch verlaufen die letzteren in diesem Falle nicht ganz nahe der Oberfläche — verhält sich die Sache so, so fehlen an den betreffenden Stellen die Stomata ganz, wie das ja die Regel ist.

Bei den meisten Gräsern finden sich die Stomata auf beiden Blattflächen, wie das zuerst Hedwig⁶⁾ in einem vereinzeltten Falle (*Avena fatua*) beobachtete, und wie es Rudolphi⁷⁾ und Hermann Krocke⁸⁾ als allgemeines Gesetz aussprachen und mit Beispielen

1) De Candolle in *Magazin encyclopädiqne* 1801. Tom. V, p. 379.

2) Anton Krocke 1800. a. a. O. S. 46.

3) Rudolphi 1807. a. a. O. S. 85.

4) Rudolphi 1807. a. a. O. S. 67.

5) Anton Krocke 1800. a. a. O. S. 12.

6) *Theoria generationis*. II. Aufl. 1798. S.

7) a. a. O. S. 73.

8) a. a. O. S. 15.

belegten, während Babel¹⁾ nur an der Unterseite Stomata fand. Rudolphi²⁾ nimmt beiderseits die gleiche Menge von Spaltöffnungen an, während Anton Krockner³⁾ der unteren Blattfläche eine grössere Zahl zuschreibt, als der oberen, und damit Bonnet's⁴⁾ Bemerkung in Verbindung bringt, dass ein Maysblatt „mehr Wasser einsauge“, wenn es mit jener, als wenn es mit dieser auf einem Wasserspiegel schwimmend erhalten werde. Morren⁵⁾ fand das Zahlenverhältniss bei einigen Gräsern, — berechnet auf einen Quadratmillimeter — wie folgt:

	Oberseite.	Unterseite.
<i>Avena sativa</i>	40	27
<i>Secale cereale</i>	49	42
<i>Triticum sativum</i>	47	32

Weiss⁶⁾ giebt ebenfalls einige Zahlen dieser Art:

	Oberseite.	Unterseite.
<i>Avena sativa</i>	48	27
<i>Secale cereale</i>	0	25
<i>Zea Mays</i>	94	158
<i>Elymus sabulosus</i>	27	0
<i>Panicum palmatifolium</i>	0	223

Endlich hat neuerdings Kareltschikoff der ersten Versammlung russischer Naturforscher eine Mittheilung über die Vertheilung der Stomata bei *Aira caespitosa* gemacht: mir hat nur das darauf bezügliche Referat in der Flora⁷⁾ zu Gebote gestanden, welches ich hier folgen lasse: „*Aira caespitosa* zeichnet sich unter den Gramineen dadurch aus, dass ihre Blattspreite aus 7 dreieckigen Prismen besteht. Jedes der letzteren besteht aus Mesophyll, das von Epidermis umgeben und von 1—2 Gefässbündeln durchzogen ist. Dicht unter der Epidermis liegt eine Schicht bastähnlicher Zellen. Die Stomata gruppieren sich fast ausschliesslich an der oberen Seite der Prismen, während an der unteren Seite des Blattes fast gar keine angetroffen werden. Die Blätter anderer Gramineen bieten insofern eine Analogie mit denen von *Aira*, als auch sie von

1) a. a. O. S. 25.

2) a. a. O. S. 96.

3) a. a. O. S. 43.

4) Oeuvres complets. Tome IV p. 89.

5) Bullétins de l'Académie Royale de Belgique 1864. Tome XVI. n. 12.

6) Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. Diese Jahrb. IV. S. 130, 133, 135, 136. 139.

7) Flora 1868. S. 378.

Längsfurchen durchzogen sind, welche das Blatt in mehrere drei- oder viereckige Theile schneiden. Die Seitenflächen solcher Furchen sind oft mit einer grossen Zahl Härchen besetzt, die am Grund der Furchen gelegenen Zellen sind dünnwandiger, als alle anderen, und in senkrechter Richtung gestreckt.“

Hinsichtlich der Grösse der Stomata finden wir noch die Bemerkung, dass dieselbe auf beiden Blattseiten ungleich sei. Meyen¹⁾ giebt dies bei *Saccharum officinarum*, Weiss²⁾ bei *Avena sativa* an. Im letzteren Falle sind die Spaltöffnungen der unteren Seite um ein Neuntel grösser, als die der oberen. Aehnliche kleine Verschiedenheiten sind nicht selten.

Man kann im Bau der Grasblätter hauptsächlich drei Grundformen unterscheiden. Entweder ist das Mesophyll eine von zwei parallelen Ebenen begrenzte Platte und alle Zellen der Epidermis haben ungefähr die gleiche Grösse. Oder zweitens es wechseln in der Oberhaut Längsstreifen kleiner, und namentlich in zur Blattfläche senkrechter Richtung flacher Zellen mit ähnlichen Längsstreifen ab, welche aus grossen, in derselben Richtung stark gestreckten Zellen bestehen. Das Blatt hat auch in diesem Fall zwei parallele Aussenflächen; das Mesophyll ist aber, und zwar meist nur an der Oberseite, durch die nach innen tief einspringenden Oberhautzellen wellig ausgebuchtet, wie ein Querschnitt schön zeigt. Schon Meyen³⁾ bildet einen solchen von *Phragmites communis* ab. Endlich kommt drittens die von Karelschikoff beschriebene Gestalt vor: Die Oberseite des Blattes ist tief gefurcht und zwar entweder so, dass, im Querschnitt dreiseitige, hervorragende Prismen und relativ weite, seichte Lücken abwechseln, oder so, dass die letzteren ganz schmale Spalten zwischen weit vortretenden, rechteckigen Vorsprüngen bilden. Die meisten deutschen Gräser besitzen Blätter, deren Bau der ersten dieser drei Grundformen entspricht. Die zweite fand ich deutlich entwickelt, ausser bei *Phragmites*, bei *Briza media*, *Cynodon dactylon*, *Digraphis arundinacea*, *Graphephorum arundinaceum*, *Molinia coerulea*; doch giebt es Uebergänge von dieser zu der vorigen, wie zu der reinen dritten Form (*Agrostis vulgaris*), wie sie sich namentlich bei *Elymus*, *Nardus* hoch ausgebildet zeigt. Auch ist es schwer, eine scharfe Grenze zwischen den flachen Blättern und den gefurchten zu

1) Phytotomie S.

2) a. a. O. S. 139.

3) Haarlemer Preisschrift. Taf. IV, 1. S. 283.

ziehen, da auch hier die Formen, bei welchen nur die Blattnerven ein wenig vorspringen, und diejenigen mit rechteckigen, einander seitlich beinahe berührenden Prismen durch zahlreiche Mittelstufen (*Aera caespitosa*, *Triodia decumbens*) verbunden sind.

Es zeigt sich übrigens bei denjenigen Formen, welche nur an bestimmten Stellen des Blattes Stomata besitzen, eine Verschiedenheit insofern, als manche Gräser an den übrigen Stellen Spaltöffnungen gar nicht anlegen, andere dagegen wenigstens Mutterzellen entwickeln. Es tritt nämlich in vielen Oberhautzellen bei diesen letzteren Arten dieselbe Theilung in eine kleine vordere und grössere hintere Zelle ein, wie sie sonst die Spaltöffnungsbildung einleitet. Ich möchte den so entstandenen kleinen Zellen den Namen „Kurzzellen“ geben, da sie sich nur höchst unbedeutend verlängern und daher auch am erwachsenen Blatt bei weitem kürzer sind, als die übrigen Zellen der Epidermis, denen sie jedoch im Breitenwachsthum nicht nachstehen. Sie besitzen dem entsprechend auch keine Nebenzellen. Die Kurzzellen sind schon sehr frühzeitig beobachtet worden. Bereits Treviranus¹⁾ deutete sie bei *Bambusa arundinacea* an und Meyen²⁾ beschrieb sie bei *Saccharum officinarum*. Schon dieser letztere Forscher brachte sie in Verbindung mit den Spaltöffnungen; er sagt nämlich: „Bei *Saccharum* finden sich ausser den Drüsenzellen, die hier wirklich mit Drüsen besetzt sind, noch eine grosse Menge anderer Zellen von gleicher, oder doch wenigstens den Drüsenzellen ähnlicher Form, die aber nicht mit Drüsen besetzt sind“. Unger³⁾ beobachtete Kurzzellen bei *Poa nemoralis*; er nennt sie „kleinere Zellen der Epidermis“. Hermann Krockner⁴⁾ welcher sie bei vielen Gräsern sah, und richtig angiebt, dass sie häufig über den Gefässbündeln auftreten, spricht sich gegen Meyen's Deutung aus, und bezeichnet die Kurzzellen einfach als „*Cellulae breves inflatae prominentes*“, da er mit Unrecht glaubte, dass ihre Aussenwand stets vorgewölbt sei. Meyen⁵⁾ beobachtete ferner, dass diese nach ihm bei Gräsern „sehr allgemeinen“ kleinen Zellen auch bisweilen in Haare auswachsen.

Die Kurzzellen kommen, ausser über oberflächlich verlaufen-

1) Vermischte Schriften. II. Taf. I, Fig. 24.

2) Phytotomie. S. 312, Taf. III, Fig. 2.

3) Exantheme der Pflanzen. Taf. I.

4) a. a. O. S. 5, 22. Fig. 8.

5) Ueber die Epidermis der Gewächse. Wiegmann's Archiv 1837. S. 216, 217.

den Nerven, bei denjenigen Gräsern, deren Stomata auf dicht neben den Gefässbündeln verlaufende, schmale Längsstreifen beschränkt sind, bisweilen auf dem zwischen zwei solchen Längsstreifen gelegenen Stück der Epidermis vor, und ausserdem oft an der Unterseite und den frei liegenden Theilen der Oberseite der tief gefurchten Grasblätter. Die Kurzzellen finden sich also an Stellen, an welchen man nach der Analogie der meisten Gräser Stomata erwarten sollte, ohne dass solche zur Ausbildung gelangen. Es scheint mir daher die Vermuthung nahe zu liegen, dass die Kurzzellen überhaupt als fehlgeschlagene Spaltöffnungsmutterzellen zu betrachten seien. Man beobachtet auch nicht selten, dass in einer Längsreihe von Oberhautzellen abwechselnd Stomata und Kurzzellen eingeschaltet sind. Freilich bemerkt man auch in derselben Weise Haare und Kurzzellen in Stellvertretung. Nun hat aber Sorauer¹⁾ gefunden, dass an der Spitze der Blumenblätter von *Tulipa* die Haare gerade dort beginnen, wo die Stomata aufhören, und man sieht auch bei Gräsern, dass in einer Reihe von Zellen der Epidermis Haare und Spaltöffnungen durch je eine grosse Oberhautzelle getrennt einander unregelmässig folgen. Es scheint nach alledem, dass die Stomata allenfalls als Trichome betrachtet werden könnten, dass ihre Mutterzellen wenigstens bisweilen mit denen von Haaren gleichwerthig sind, und dass diese Mutterzellen sich dann entweder zu Spaltöffnungen oder wahren Trichomen zu entwickeln vermögen, oder aber als Kurzzellen in ihrer Ausbildung stehen bleiben. Sorauer²⁾ erklärt ähnliche kurze Zellen bei Liliaceen, durch eine theilweise Rückbildung nach begonnener Anlegung der Schliesszellen; ich bin, wie es auch Hegelmaier³⁾ bei *Wolffia* gethan hat, mehr geneigt, nur einen Stillstand der Entwicklung anzunehmen.

Vollkommen entwickelte Stomata finden sich nun bei den allermeisten von mir untersuchten Gräsern — welche übrigens fast alle der deutschen Flora angehören — auf beiden Blattflächen. Es verhalten sich so zunächst alle eigentlichen Sumpf- und Wassergräser, soweit ich solche beobachtet habe, nämlich:

<i>Alopecurus geniculatus</i> ,	<i>Glyceria fluitans</i> ,
<i>Catabrosa aquatica</i> ,	- <i>plicata</i> ,
<i>Digraphis arundinacea</i> ,	- <i>spectabilis</i> ,
<i>Graphephorum arundinaceum</i> ,	<i>Oryza clandestina</i> ,
	<i>Phragmites communis</i> .

1) a. a. O. S. 17.

2) a. a. O. S. 8.

3) Die Lemnaceen: S. 35.

ferner zahlreiche Wiesengräser:

<i>Aera caespitosa</i> ,	<i>Hierochloa odorata</i> ,
<i>Alopecurus pratensis</i> ,	<i>Holcus lanatus</i> ,
<i>Anthoxanthum odoratum</i> ,	<i>Lolium perenne</i> ,
<i>Avena elatior</i> ,	<i>Molinia coerulea</i> ,
- <i>pubescens</i> ,	<i>Phleum pratense</i> ,
<i>Briza media</i> ,	<i>Poa fertilis</i> ,
<i>Cynosurus cristatus</i> ,	- <i>pratensis</i> ,
<i>Dactylis glomerata</i> ,	- <i>trivialis</i> ,

und ebenso die folgenden, auf Aeckern, Gartenland, an Wegen vorkommenden Arten:

<i>Alopecurus agrestis</i> ,	<i>Eragrostis poaeoides</i> ,
<i>Bromus arvensis</i> ,	<i>Festuca distans</i> ,
- <i>commutatus</i> ,	<i>Hordeum murinum</i> ,
- <i>inermis</i> ,	<i>Panicum crus galli</i> ,
- <i>mollis</i> ,	- <i>filiforme</i> ,
- <i>racemosus</i> ,	- <i>sanguinale</i> ,
- <i>secalinus</i> ,	<i>Setaria verticillata</i> ,
<i>Cynodon Dactylon</i> ,	- <i>viridis</i> ,
	<i>Triticum repens</i> .

Die Zahl der Spaltöffnungen ist übrigens bisweilen auf beiden Blattflächen etwas verschieden: sie ist auf der oberen grösser bei *Aera caespitosa*, *Poa nemoralis*, auf der unteren bei *Cynodon Dactylon* (vgl. S. 535).

Von den auf lichten Waldstellen, sonnigen Hügeln und Grasplätzen wachsenden Gräsern haben einige auf beiden, einige nur auf der oberen Blattfläche Stomata, nämlich:

Beiderseits.	Nur oben.
<i>Avena pratensis</i> ,	<i>Brachypodium silvaticum</i> .
<i>Holcus mollis</i> ,	<i>Festuca elatior</i> ,
<i>Milium effusum</i> ,	- <i>gigantea</i> ,
<i>Phleum Boehmeri</i> ,	- <i>heterophylla</i> ,
<i>Poa bulbosa</i> ,	<i>Melica nutans</i> ,
- <i>compressa</i> ,	- <i>uniflora</i> ,
- <i>nemoralis</i> .	<i>Triodia decumbens</i> ,
	<i>Triticum caninum</i> .

Alle bisher genannten Arten besitzen durchaus flache, oder nur in Folge des senkrechten Hervortretens der Blattnerven sehr seicht und flach gefurchte Blätter. Tiefe Furchen von geringer Weite an der Blattoberseite und nur an den Böschungen dieser Einsenkungen gelegene Spaltöffnungen kommen dagegen den folgenden Gräsern, lauter Bewohnern sehr trockener Standorte, zu:

* <i>Aera caryophyllea</i> ,	<i>Festuca ovina</i> ,
- <i>flexuosa</i> ,	- <i>rubra</i> ,
<i>Ammophila arenaria</i> ,	- <i>Pseudomyuros</i> ,
<i>Calamagrostis epigeios</i> ,	* <i>Nardus stricta</i> ,
<i>Corynephorus canescens</i> ,	<i>Stipa capillata</i> ,
<i>Elymus arenarius</i> ,	- <i>pennata</i> .

Bei den mit einem * versehenen Gräsern kommen einzelne Stomata auch an der Blattunterseite vor, in grosser Zahl finden sich dieselben hier bei:

<i>Agrostis vulgaris</i> ,	<i>Koeleria cristata</i> ,
----------------------------	----------------------------

welche aber gleichzeitig oberseits tief gefurchte Blätter und an dieser letzteren Blattfläche Spaltöffnungen nur in den Furchen haben.

Ich glaube, dass die Uebersicht es rechtfertigt, dass ich die untersuchten Gräser nach ihren Standorten angeordnet habe. Dass in derselben Gattung erhebliche Verschiedenheiten vorkommen, und also die systematische Stellung nicht allein maassgebend ist, lehren *Aera*, *Festuca*, *Triticum*. Im grossen Ganzen zeigt sich, dass die Stomata desto zahlreicher sind und desto weniger versteckt liegen, je mehr Wasser der Pflanze an ihren natürlichen Wohnplätzen zur Verfügung steht. Es spricht sich das namentlich darin aus, dass die Wassergräser, so weit sie darauf geprüft sind, sämtlich flache Blätter und beiderseits Stomata besitzen, während die eigentlichen Sandgräser tief gefurchte Blätter und nur in den Furchen Spaltöffnungen haben. Dieser Bau wird aber, wie das für die sehr trockne Orte bewohnenden Gräser von grossem Vortheil sein muss, die Verdunstung einmal insofern vermindern, als die Zahl der Stomata eine kleine ist, dann aber auch dadurch, dass dieselben an den Böschungen enger, oft noch am Aussenrande mit Haaren besetzter Spalten liegen, während die eigentlichen Flächen des Blattes unter der Epidermis oft ein umfang-

reiches Sklerenchym zeigen. Es ist dabei Gewicht derauf zu legen, dass die Grasblätter je trockner sie werden, sich desto mehr nach innen zusammenrollen. Jede solche Einkrümmung wird aber die Seiten der an der concav werdenden Blattoberseite befindlichen Furchen einander nähern, die letzteren somit verengern und so den Austritt von Wassergas noch mehr erschweren. Die Einrollung geht dabei bekanntlich bei vielen Gräsern so weit, dass die Seitenränder des Blattes einander berühren oder an einander vorbei geschoben werden, so dass das Blatt „borstenförmig“ wird, und dann bei *Nardus*, *Festuca ovina* u. A. eine Röhre darstellt, deren Aussenseite ganz, oder fast ganz frei von Spaltöffnungen ist.

Doch fehlt es nicht an Ausnahmen von dem eben ausgesprochenen Grundgesetz. Es bleibt auffallend, dass *Koeleria cristata* trotz ihres trocknen Standorts auch auf der Unterseite, und das *Calamagrostis stricta* und *lanceolata* trotz ihrer feuchten Wohnplätze nur auf der Blattoberseite Stomata besitzen, so wie namentlich, dass *Calamagrostis stricta* dieselben in ziemlich tiefen Furchen verbirgt. Aber einmal kommt *C. lanceolata* auch auf „trocknem Sandboden“ vor¹⁾, *C. stricta* fand Körnicke²⁾, freilich bei feuchtem Untergrund, auf einem „reinen Sandwalle“ kräftig entwickelt, und zweitens dürfen wir nicht vergessen, dass eine solche Beschränkung der Verdunstung einer an feuchten Standorten wachsenden Grase nicht schaden wird, sondern höchstens unnöthig erscheint. Die Anomalie, welche *Koeleria* bietet, ist schwerer zu erklären, doch kommen die bei den meisten Pflanzen noch unbekannte Höhe der Wurzelkraft und die Grösse des Widerstandes, den die Gewebe verschiedener Pflanzen dem Entweichen gasförmigen Wassers entgegensetzen, bei der hier vorliegenden Frage zu sehr in Betracht, als dass wir hoffen dürften, in jedem Falle eine Erfüllung des aus der Natur des Standorts entspringenden Bedürfnisses durch den anatomischen Bau erkennen zu können. Dass aber zwischen diesen beiden Dingen eine Beziehung stattfindet, scheint mir aus der oben gegebenen Beobachtungsreihe doch hervorzugehen.

Was die Gesetze anlangt, welchen das Oeffnen und Schliessen der Stomata der Gräser folgt, so stehen wir noch vor einem unge lösten Widerspruch. Moldenhawer³⁾ giebt an, dass ein Maysblatt

1) Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg. S. 821.

2) Oesterreich. botan. Zeitschrift. XIII. 1863. S. 175.

3) a. a. O. S. 100.

seine Stomata öffnete, als es, ohne vom Stamm gelöst zu sein, in ein Gefäss mit Wasser gebogen und der Sonne ausgesetzt wurde. Mohl¹⁾ behauptet dagegen, dass die Spaltöffnungen der Gräser sich in Wasser gewöhnlich äusserst schnell schliessen. Ich halte die Stomata der Gräser ihrer engen Spalte wegen für sehr ungeeignete Objecte zur Untersuchung der Abhängigkeit der Spaltenweite von äusseren Einflüssen, und lasse daher die Frage als eine offene bestehen.

Schliesslich habe ich noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, Herrn W. Hechel in Brandenburg a. H. welcher mir in der Mark gesammelte Gräser zur Untersuchung freundlichst überliess, hier bestens zu danken.

1) a. a. O. S. 713. 716.

II.

Ueber das Hautgewebe einiger Restionaceen.

Die natürliche Familie der Restionaceen, ausgezeichnet durch ihre geringe geographische Verbreitung, welche sich auf das Cap und Neuholland beschränkt, ist, wie es scheint, in anatomischer Hinsicht noch kaum untersucht worden. Es mag wohl die Seltenheit der hierher gehörigen Pflanzen in unseren botanischen Gärten, sowie die mit der Bearbeitung getrockneten Materials verbundene Unsicherheit hauptsächlich die Ursache unserer geringen Kenntniss dieses Gegenstandes sein. Und doch verdienen die Restionaceen die Aufmerksamkeit des Phytotomen in hohem Grade, weil das Hautgewebe zahlreicher, vielleicht aller Formen dieser Gruppe, einen höchst ungewöhnlichen Bau besitzt. Leider haben auch mir lebende Pflanzen nur in sehr beschränktem Maasse zu Gebote gestanden, und ich musste deshalb bisweilen auf die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte verzichten, obwohl dieselbe wichtige Aufschlüsse versprach. Den grössten Theil des von mir benutzten Materials verdanke ich der Güte des Herrn Professor Hofmeister, welcher mir die in seinem (inzwischen durch Schenkung an die Universität Heidelberg übergegangenen) Herbarium befindlichen Restionaceen bereitwilligst für meine Zwecke zur Verfügung stellte. Ihm, wie auch meinem Freunde Dr. Wittmack, welcher mir frische Pflanzen aus dem Berliner Garten zusandte, sage ich hiermit meinen aufrichtigen Dank.

Ich beginne mit einer Art, bei welcher die Vermuthung nahe liegt, dass eine doppelte, durch tangentialen Theilung einer ursprüng-

lich einfachen Zelllage entstandene Epidermis¹⁾ anzunehmen sei. Leider wird der in dieser Hinsicht immer noch bleibende Zweifel an diesem Orte nicht ganz beseitigt werden können, da nur die Beobachtung jüngerer Entwicklungszustände volle Gewissheit geben kann. Die betreffende Pflanze, der in Neuholland heimische *Restio diffusus* Spr. (*R. laxus* R. Br. No. 12) liegt mir aber zur Zeit nur in ausgewachsenen, getrockneten Exemplaren vor.

Die mit unvollkommenen, kurze Scheiden bildenden Blättern besetzten Stämme desselben haben eine Dicke von etwa einem Mill., und fallen dem blossen Auge trocken durch einen leichten Silberglanz auf, ohne dass, wie gewöhnlich, dieser letztere durch eine seidenartige Behaarung veranlasst würde — die Stämme sind vielmehr durchaus kahl. Ihr Querschnitt zeigt in der Mitte ein aus vielfächigen, dünnwandigen Zellen bestehendes Mark, welches oft verschrumpft und durch eine Luftlücke ersetzt ist. Dasselbe wird zunächst umgeben von einer bis zwei Schichten langer, ziemlich stark verdickter, aber parenchymatisch endender Zellen. Dann folgt ein breiter Gürtel mässig dickwandiger, poröser, weiter Zellen, von kurz prismatischer Form, in welchem zerstreut zahlreiche, undeutlich in zwei concentrische Kreise geordnete Gefässbündel verlaufen. Dieser Gürtel wird seinerseits wieder umschlossen von vier bis fünf Lagen bastähnlich-sklerenchymatischer, fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickter Zellen. An sie grenzt nach aussen zunächst noch eine Schicht längsgerichteter, weiter und parenchymatischer, blattgrünfreier Zellen, und an diese das Chlorophyll führende Gewebe. Dieses Letztere ist, so zu sagen, in viele Fächer getheilt durch der Längsaxe des Stammes parallel laufende Platten, gebildet aus einer Doppelschicht ziemlich enger, stark verdickter, poröser und blattgrünfreier Zellen, welche ihren längsten Durchmesser horizontal und radial richten. Nach innen stossen diese Platten, indem die eben erwähnten weiten, farblosen Zellen an diesen Stellen fehlen, unmittelbar an je ein kleines Gefässbündel, welches noch ausserhalb der dicken Lage von Skleren-

1) Ueber doppelte Epidermis im Allgemeinen, vergl. meine vorläufige Mittheilung in dem Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, vom 3. Februar 1869. Der damals druckfertig vorgelegte Aufsatz wurde im April 1869 der Redaction dieser Jahrbücher übergeben und wird im nächsten Heft abgedruckt werden. Eine kurze Anzeige der obigen Aufsätze über das Hautgewebe der Gramineen und Restionaceen findet sich in denselben Berichten 1869, S. 209.

chym liegt, diese jedoch berührt. Ich will die jene Doppelreihen bildenden Zellen, welche ich Taf. XXXVII, Fig. 1 auf dem Querschnitt des Stammes nach ihrer längsten Erstreckung und Fig. 4 auf einem nahe der Oberfläche desselben geführten tangentialen Längsschnitt quer durchschnitten dargestellt habe, und welche auf beiden Abbildungen mit *t* bezeichnet sind, der Kürze wegen „Stützzellen“ nennen. Zwischen je zwei der aus ihnen bestehenden Platten liegt demnach ein der Längsaxe des Stammes paralleles Prisma von assimilirendem Gewebe, zusammengesetzt aus meist zwei, zur Mittellinie des Stammes concentrischen Schichten kurz cylindrischer, mit ihrem grössten Durchmesser radial und horizontal gerichteter Zellen. Die gesammten bisher beschriebenen concentrischen Gürtel blattgrünfreier, wie assimilirender Zellen werden endlich nach aussen abgeschlossen durch das, wie Taf. XXXVII, Fig. 1 lehrt, ziemlich umfangreiche Hautgewebe, auf dessen Bau ich nun näher einzugehen habe.

Dasselbe besteht wesentlich aus einer Zelllage, welche wir als Epidermis (*E*) unterscheiden wollen. Ihre Zellen sind gross, weit, von aussen gesehen vier- bis sechseckig und haben stark verdickte, seitlich poröse und hellbräunlich gefärbte Wände, während ihr Innenraum häufig mit einer braunen, harzartig aussehenden, jedoch in Alkohol nicht löslichen Masse erfüllt ist. Ein tangentialer, oberflächlicher Längsschnitt des Stammes zeigt ferner, dass diese grosszellige Oberhaut stellenweise unterbrochen wird durch regelmässige Längsreihen rhombischer Lücken, auf deren Grunde sich je eine Spaltöffnung befindet, und welche daher als Vorhöfe¹⁾ zu bezeichnen sind (Taf. XXXVII, 1. 2. (*V*)). Die Stomata selbst bieten kaum etwas Aussergewöhnliches dar. Ihre Spalte ist längs, d. h. der Stammaxe parallel gerichtet.

Die Schliesszellen sind — wie auch bei den übrigen Formen derselben Familie — halb elliptisch (Taf. XXXVII, Fig. 4) und in der Mitte von innen und aussen her etwas ausgebuchtet (Fig. 2), ihre obere und untere Wand ist hier sehr stark verdickt (Fig. 1). Sie schliessen sich an die grossen Oberhautzellen, welche die Wände des Vorhofs bilden (*E*), mittelst sechs kleinerer an, welche fast ganz in der Ebene der Spaltöffnung liegen, und als „Nebenzellen“ derselben bezeichnet werden mögen. Von ihnen liegt je eine (*p*) über und unter dem Stoma, d. h. also an den beiden Enden der Spalte, je

1) Mohl, in Botanische Zeitung 1856. S. 701.

zwei (m, n) befinden sich rechts und links. Ein tangentialer Längsschnitt in der richtigen Entfernung von der Aussenfläche des Stammes geführt, legt diese Verhältnisse übersichtlich dar (Taf. XXXVII, Fig. 4). Oft stossen die äusseren seitlichen Nebenzellen (m) unmittelbar an die Stützzellenreihen. Eine jede Längsreihe von Spaltöffnungen, und somit auch von Vorhöfen entspricht bei *R. diffusus* einem der oben erwähnten Prismen blattgrünführenden Gewebes, während die aus Stützzellen gebildeten Platten stets die Mitte zwischen je zwei solchen Reihen einnehmen. Die Vorhöfe selbst sind, von der Aussenfläche des Stammes gesehen, bedeutend breiter als hoch, wie auch aus der Vergleichung von Fig. 1 und 2 hervorgeht (*V*).

Die auffallende Erscheinung nun, welche den *R. diffusus* auszeichnet, besteht darin, dass die eben besprochene grosszellige Oberhaut noch von einer fast structurlosen, ziemlich dicken Masse überlagert ist, welche, da sie auch über die Vorhöfe fortgeht, einigermaßen schwierig zu deuten ist und die ich kurz als „Aussenschicht“ bezeichnen will (*S*).

Dieselbe löst sich vom trocknen Stamm leicht in Gestalt dünner, perlmutterglänzender Schalen ab, welche unter dem Mikroskop fast farblos, ziemlich durchsichtig und fast homogen erscheinen. Unregelmässige dunkle, oft tiefen Spalten gleichende Längslinien, welche in verschiedener Weise anastomosiren, lassen sich daran erkennen, ebenso einzelne bucklige oder spitze Hervorragungen. Weicht man den Zweig vorher in verdünnter Ammoniak-Flüssigkeit auf, so wird die Aussenschicht weniger spröde und man kann an oberflächlichen Schnitten des Stammes sich leicht überzeugen, dass die eben erwähnten schwarzen Streifen auch über den in Längsreihen gelegenen Lücken sichtbar, ja dass sie gerade hier besonders deutlich entwickelt sind, so dass unzweifelhaft Oberhaut wie Vorhöfe beide von der Aussenschicht überzogen werden. Dieser letztere Umstand lässt als beinahe einzig mögliche Deutung die erscheinen, dass wir es hier mit einem nicht organisirten Secret, mit Wachs, Harz oder Aehnlichem zu thun hätten. Dieser Vermuthung gemäss versuchte ich verschiedene Lösungsmittel, Alkohol, Aether u. s. w., jedoch ohne jeden sichtbaren Erfolg. Mit wenig Aussicht auf Gelingen machte ich endlich die Reaction auf Zellstoff mit Jod und Schwefelsäure und zu meiner grossen Ueerraschung färbte sich die Aussenschicht augenblicklich und zwar nicht, wie es bei einem die äusserste Hülle einer Pflanze darstel-

lenden Gebilde zu erwarten war, nach Art einer Cuticula braun, sondern vielmehr blau-violett, wie reiner Zellstoff. Eine braune Färbung nahmen hingegen die darunterliegenden vieleckigen Oberhautzellen, soweit sie im Flächenschnitt sichtbar waren, an. Gleichzeitig wird durch Benutzung dieser Reaction ganz unzweifelhaft bewiesen, dass die Vorhöfe von der Aussenschicht dachartig überspannt sind. Die betreffenden rhombischen Lücken zwischen den Zellen der Epidermis erscheinen rein blau-violett, während die Stellen, an denen Aussenwand von Oberhautzellen und Aussenschicht einander decken, eine Mischfarbe zwischen braun und blau annehmen.

Die so sehr auffallende Erscheinung, dass die Spaltöffnungen so durch eine Zellstoffschicht von der Verbindung mit der äusseren Luft ganz abgeschnitten scheinen, bewog mich natürlich, die Sache weiter zu verfolgen und namentlich mich zu bemühen, durch Längs- und Querschnitte der Lösung dieses Räthsels auf die Spur zu kommen. Nach einigen, der grossen Sprödigkeit der Aussenschicht wegen fruchtlosen Versuchen gelangen solche Schnitte denn auch, namentlich nach längerer Einweichung der Zweige in Ammoniakflüssigkeit in genügender Feinheit. Zunächst zwar bewiesen Längsschnitte (Taf. III, Fig. 2) nur noch deutlicher die vollkommene Continuität der Aussenschicht über den Vorhöfen, welche von derselben förmlich überbrückt werden. Auch gelang es weder bei Längs- noch bei Querschnitten, einen irgend deutlichen zelligen Bau wahrzunehmen; sie erschien ganz homogen, ohne auch nur irgend eine Andeutung von Poren und oft mit einigen Hervorragungen besetzt, die in den Raum des Vorhofs eindrangen. Hingegen zeigten Querschnitte, dass in der That die Spaltöffnung nicht völlig von der Atmosphäre abgeschlossen sei. An gelungenen Präparaten, deren eines Taf. XXXVII, Fig. 1 dargestellt ist, kann man mit grösster Bestimmtheit erkennen, dass zwar von jedem seitlichen oberen Rande des Vorhofs eine anscheinend homogene, oft nach innen bucklige oder zackige Masse sich plattenförmig über die Höhlung hin erstreckt, dass aber diese beiden Platten in der Mitte eine sehr schmale Spalte zwischen sich lassen. Anwendung von Chlorzinkjod beweist dies durch Färbung der Aussenschicht auf das Vollkommenste — auf genügend dünnen Schnitten bleibt stets zwischen den nunmehr blauvioletten Platten ein farbloser Streifen. Die dem Auftreten desselben zu Grunde liegende schmale Spalte verläuft meist schief, bisweilen unter sehr spitzem Winkel.

Es erklärt sich so, dass auf Flächenschnitten, wo die übereinandergreifenden Plattenränder sich decken, eine gleichmässige Färbung der ganzen Vorhofsfläche auftreten muss, um so mehr, als die enge Spalte wohl in Folge der durch das Reagens verursachten starken Quellung geschlossen wird. Die starken dunklen Striche, deren ich oben als über die Vorhofsreihen hinlaufend erwähnte, entsprechen diesen Spalten; von den ähnlichen, aber viel schwächeren Linien über den grossen Oberhautzellen werde ich noch sprechen.

Es bestätigen ferner auch Längs- und Querschnitte bei Anwendung von Chlorzinkjod, dass die Aussenschicht, mit Ausnahme einer, wie es scheint nur stellenweise vorhandenen sehr dünnen äussersten Lamelle, nicht cuticularisirt ist. Eine sehr deutliche, starke Cuticula liegt dagegen, was wieder sehr sonderbar ist, zwischen der Aussenschicht und der Epidermis. Während die seitlichen und Innenwände der Zellen der letzteren, ebenso wie die erstere, sich mit dem eben genannten Reagens bläuen, werden die Aussenwände der Oberhautzellen an ihrer Oberfläche gelbbraun. Dieselbe Färbung zeigt sich auch an den Seitenwänden, so weit sie einen Vorhof begrenzen. Oftmalige Wiederholung der Reaction gab stets dasselbe Resultat. Auch im polarisirten Licht verhalten sich Aussenschicht und Oberhautzellen wie reiner Zellstoff, und nur die äusserste Wandschicht der letzteren erweist sich auch in dieser Hinsicht als Cuticula. Am klarsten wird dies bei ungequollenen Querschnitten: im rothen Gesichtsfeld nehmen dann jene Gewebstheile Additionsfarben (blau) an, während die letztere gelb erscheint. Behandlung mit Kali oder Ammoniak schwächt die Polarisationsfähigkeit merklich ab.

An den Stellen des Stammes, welche zwischen je zwei der in derselben senkrechten Längsreihe liegenden Vorhöfen sich befinden, erscheint die Aussenschicht in wagerechter Richtung zwar von der Fläche gesehen oft ununterbrochen; Querschnitte zeigen aber auch hier oft sehr deutlich schief verlaufende, die Aussenschicht durchsetzende Längsspalten. In Folge dessen zerfallen die vom Stamm abgesplitterten Stücke der ersteren mit der grössten Leichtigkeit in schmale, in ihrer Breite den Raum zwischen zwei Vorhofsreihen entsprechende Längsplatten. Jede von ihnen liegt mit ihrem mittleren Theile einem der von Spaltöffnungen freien Längsstreifen des Stammes auf und bedeckt mit jeder ihrer Seiten zahlreiche in einer Reihe liegende Vorhöfe zur Hälfte. Taf. XXXVII, Fig. 3 stellt

einen Theil einer solchen Platte mit ihren unregelmässigen seitlichen Hörnern und Zacken dar.

Es fragt sich nun, wie die Aussenschicht im Allgemeinen zu deuten sei. Da sie aus Cellulose besteht und ohne Zweifel sich in organischem Zusammenhang mit der Epidermis befindet, so können wir sie nur entweder für eine selbständige Schicht von bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Zellen erklären, oder sie für die äusserste Lage der Aussenwände der Oberhautzellen, d. h. also für eine eigenthümlich entwickelte Wandschicht der letzteren halten. In beiden Fällen bleiben noch manche Verhältnisse ihres Baus höchst auffallend.

Dafür, dass die Aussenschicht aus Zellen besteht, spricht nun Folgendes. Wenn man einzelne, vom Stamm abgelöste Platten derselben mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure behandelt, so werden in der Flächenansicht der Aussenschicht die schwächeren, schwärzlichen, anastomosirenden Längslinien, deren ich schon oben gedachte, deutlicher und bilden nun auf der blauen Fläche zarte helle Linien, welche man wohl als die Grenzen ziemlich langer, meist spitz endender Zellen ansehen könnte (vgl. Taf. XXXVII, Fig. 3). Vom Lumen ist freilich meist nichts zu erkennen. Nur an denjenigen hypothetischen Zellen des Plattenrandes, welche in einen Ast seitlich auswachsen, ist an der Verbindungsstelle beider bisweilen eine T-förmige dunkle Stelle vorhanden. Unterwirft man aber Querschnitte demselben Verfahren, so werden oft wellenförmige Unebenheiten des äusseren Umrisses der Aussenschicht sichtbar, und manchem dieser schwach gewölbten Bogen, d. h. also mancher dieser hypothetischen quer durchschnittenen Zellen entspricht dann eine in Richtung des Radius des Stammes sehr schmale, tangential etwas breitere dunkle Linie im Inneren der Aussenschicht. Auch sind in den Hervorragungen an den Vorhöfen kleine Höhlungen mitunter wahrnehmbar. Untersucht man zuvor mit Kali behandelte Querschnitte im polarisirten Licht, so erscheinen die sonst farblosen Grenzen der hypothetischen Zellen der Aussenschicht als gelbliche, zum Stammmittelpunkt radiale Linien in der im Allgemeinen blauen Masse. Auch dies unterstützt die Annahme, dass hier wirkliche Zellgrenzen vorliegen. Dieselbe gewinnt weiter durch den Umstand, dass ähnliche farblose, im polarisirten Licht gelbliche gemeinsame Mittelschichten auch zwischen den einzelnen sich bläuenden, stark quellenden und schön vielschichtigen Oberhautzellen, sowie zwischen diesen und den Zellen

des pallisadenförmigen Parenchyms sich erkennen lassen. Endlich gelang es mitunter, durch einen auf die gequollenen Platten mittelst des Deckgläschens geübten Druck einzelne dieser von zarten Linien umschlossenen Felder, d. h. also einzelne hypothetische Zellen wirklich abzutrennen.

Mögen die angeführten Thatsachen es aber auch immerhin wahrscheinlich machen, dass die Aussenschicht eine Zelllage ist, so fehlt doch ein vollkommener Beweis dafür. Alle die mitgetheilten Erscheinungen könnten auch allenfalls an einer Zellhautschicht auftreten, welche so zu sagen, grosse Areolen gebildet, sich selbst in neben einander liegende Theile verschiedenen Wassergehalts differenzirt hat. Namentlich die verwickelten Verhältnisse, welche Millardet ¹⁾ bei den Zellen der Samenschale von *Bertholletia* nachgewiesen hat, wo man so leicht verleitet werden könnte, statt einer Zellhaut mehrere Zellen anzunehmen, mahnen auch in der hier zu behandelnden Frage zur Vorsicht. Meine subjective Vorstellung, wie sie sich während der Untersuchung entwickelt hat, entscheidet sich jedoch für die Annahme, dass die Aussenschicht aus Zellen bestehe.

Die Richtigkeit dieser Hypothese vorausgesetzt, hätten wir uns die Entwicklung etwa folgendermaassen vorzustellen. Jedenfalls müsste eine tangentielle Theilung der ursprünglichen Oberhautzellen angenommen werden, da es ein bisher ausnahmsloses Gesetz ist, dass die Spaltöffnungen aus der äussersten Zelllage entspringen, und zwar müsste diese Theilung aus demselben Grunde nach Anlegung der Stomata stattfinden. Dann aber stehen uns namentlich zwei Wege zur weiteren Deutung der Entwicklung offen. Entweder es theilen sich alle Oberhautzellen mit Ausnahme der Mutterzellen der Spaltöffnung, und der Vorhof entsteht als ein Zwischenzellraum, indem die äusseren Schwesterzellen der Nebenzellen gewissermaassen emporgehoben werden. Dies ist nicht sehr wahrscheinlich, aber immerhin möglich. Oder es bilden die Nebenzellen überhaupt keine tangentielle Wand, sondern es geschieht dies nur in den stark radial sich streckenden Oberhautzellen. Dann wäre nothwendig zu supponiren, dass die äusseren Schwesterzellen der letzteren die Platten über dem Vorhof durch ein Kantengewachstum durch eine solche seitliche Zellvermehrung entwickeln, wie sie etwa bei der Entstehung schirmförmiger Haare, bei dem Wachsthum einer *Coleochaete* sich zeigt. Einen ähnlichen Vorgang, jedoch an einer Zellwand auftretend, hätten wir uns

zu denken, wenn wir die Aussenschicht nur für den eigenthümlich differenzirten Theil einer Membran erklären. Auch diese Annahme stände nicht ganz vereinzelt da, insofern die wallartigen Wülste um die Spaltöffnungen der Proteaceen¹⁾ auf diese Weise entstehen; auch der Bau des Vorhofes, den Schacht²⁾ von *Dasyllirion graminifolium* zeichnet, würde als eine verwandte Erscheinung zu betrachten sein.

Sehr auffallend wäre unter allen Umständen die entweder inmitten zweier Zellschichten, oder innerhalb einer Wand gelegene Cuticula. Wenn aber die Entstehung derselben, wie das in neuerer Zeit ganz allgemein geschieht, als eine Umgestaltung und chemische Umänderung von Zellwandtheilen aufgefasst wird, so ist nicht einzusehen, warum eine solche nicht auch in einiger Entfernung von der Aussenfläche der Pflanze stattfinden könnte. Der vorliegende möchte freilich wohl — abgesehen von Wurzelspitzen — der erste Fall sein, wo solches nachgewiesen wäre. Sehr zu bedauern ist jedenfalls, dass gerade bei *Restio diffusus*, wo vollkommene Klarheit über alle diese verwickelten Verhältnisse allein von der Entwicklungsgeschichte zu erwarten ist, deren Untersuchung aus Mangel an jungen Zweigen zur Zeit unterbleiben muss.

Weniger bemerkenswerth als bei dieser Art ist der Bau des Hautgewebes bei den beiden anderen mir zu Gebote stehenden neuholländischen Restionaceen, dem *R. fasciculatus* R. Br. und *Calorophus elongata* Labill. Der Stamm zeigt bei ersterer Pflanze in seinen inneren Theilen etwa dieselben Verhältnisse, nur ist das Mark von dem von Gefässbündeln durchzogenen Gürtel nicht durch engere, verdickte Zellen geschieden. Die Stützzellen fehlen durchaus und das assimilirende Gewebe umgiebt demnach ununterbrochen diesen letzteren Gürtel. Es besteht aus nur einer Schicht cylindrischer, horizontal radial gestreckter Zellen; es ist wie bei dem *R. diffusus* vom Sklerenchym durch eine Lage nicht erheblich verdickter, blattgrünfreier Zellen geschieden. Die Oberhautzellen selbst haben eine ähnliche Form, wie bei der eben genannten Pflanze, doch sind ihre Seitenwände weniger, ihre Aussenwände dagegen viel stärker verdickt. Beide haben eine hellbräunliche

1) Mohl, über die Spaltöffnungen auf den Blättern der Proteaceen. Verm. Schriften. S. 245. Taf. VII.

2) Lehrbuch d. Anat. u. Physiol. d. Gewächse. Taf. IV, Fig. 9.

Farbe, nur eine äusserste, dünne Schicht, welche auch in diesem Falle leicht absplittert, ist farblos. Zwischen dieser und den inneren Theilen der Membran zeigen sich zwar bisweilen dunklere Räume — dennoch stehe ich nicht an, die erstere für eine Cuticula zu erklären, da ihr Verhalten chemischen Reagentien gegenüber dieser Annahme durchaus entspricht. Erfüllt sind die Höhlungen der Zellen der Epidermis fast sämtlich mit einer braunen, festen Masse. Der Hauptunterschied, welchen *R. fasciculatus* gegenüber dem *R. diffusus* im anatomischen Bau besitzt, ist der, dass bei ersterem keine Längsreihen von einander gesonderter Vorhöfe sich finden, sondern dass vielmehr die Stomata im Grunde tiefer, zusammenhängender Längsfurchen des Stammes liegen (Querschnitt Taf. XXXVII, Fig. 5). Die letzteren münden mit einer engen vielfach gekrümmten Spalte nach aussen, und erweitern sich nach innen zu bedeutend, so dass die zwischen je zwei Furchen gelegenen Längsstreifen des Stammes sich, so zu sagen, über denselben zusammen neigen. Die Oberhaut läuft, wie selbstverständlich, ununterbrochen über den Grund der Einsenkungen fort und trägt hier zahlreiche, in zwei bis drei, seltener in einer Längsreihe liegende Stomata. Diese, sowie die Athemhöhlen weichen in keiner Hinsicht wesentlich von dem gewöhnlichen Typus ab. Sehr bemerkenswerth ist dagegen noch, dass, wie ein tangentialer Längsschnitt des Stammes lehrt, die beiden einander gegenüberliegenden Kanten, welche die spaltenförmige lange Mündung der Vorhofsfurche nach aussen begrenzen, durch unregelmässiges Spitzenwachstum der Aussenwände der Oberhautzellen mit zahlreichen buckligen unregelmässigen Hervorragungen besetzt sind (Taf. XXXVII, Fig. 6), und dass diese letzteren meist auf das Schönste in einander passen, so dass einem Vorsprung auf der einen Seite eine entsprechend geformte Einbuchtung auf der anderen gegenüber liegt. Die Abbildung ist nach einer Stelle gezeichnet, welche diese Verhältnisse noch verhältnissmässig wenig entwickelt zeigt.

Bei *Calorophus elongata* Labill. ist das Hautgewebe nicht sehr anders gebaut. Auch hier sind die Spaltöffnungen in Furchen der Stammaussenfläche eingesenkt, doch sind diese bei weitem nicht so tief und nach aussen viel weniger geschlossen als bei *Restio fasciculatus*. Die Oberhautzellen besitzen auch hier eine nicht ganz fest ansitzende Cuticula und sind stark verdickt.

Welches aber ist die physiologische Bedeutung der in der Umgebung der Spaltöffnungen bei *Restio diffusus* und *fasciculatus*

nachgewiesenen eigenthümlichen Formverhältnisse? Ich bin der Ansicht, dass wir es hier mit Vorrichtungen zu thun haben, welche bestimmt sind, den Wasserverlust der Pflanzen bei trockener Luft und geringer Bodenfeuchtigkeit zu mässigen. Es scheint mir einmal klar, dass die Verdunstung stärker sein muss, wenn die Zwischenzellräume durch die Stomata unmittelbar mit der Atmosphäre in Berührung stehen, als wenn zwischen beide noch ein verhältnissmässig umfangreicher, nach aussen nur mit einer engen Längsspalte sich öffnender Raum eingeschaltet ist. Der letztere wird fortdauernd mit feuchter Luft erfüllt sein und dadurch der Einfluss, den plötzliche grosse Trockenheit der Atmosphäre auf das blattgrünführende Gewebe äussern könnte, gemildert werden. Während das aus frei liegenden Spaltöffnungen austretende Wassergas sogleich sich in der Masse der umgebenden Luft vertheilt und der Pflanze als Gas keinen Nutzen mehr bringen kann, wird es bei den genannten Restionaceen in den bedeckten Vorhöfen lange festgehalten und hindert durch seine Anwesenheit weiteren Verlust. Ausserdem aber scheint mir namentlich folgende Betrachtung von Wichtigkeit zu sein. Es ist eine sichere Thatsache, dass ein cylindrischer Stamm relativ trocken merklich dünner ist, als wenn er feucht und saftreich ist. Das passiv gedehnte Hautgewebe verkleinert ja stets den Umfang eines Pflanzentheiles in so viel, als es die Masse und namentlich das durch den Wassergehalt bedingte Ausdehnungsstreben des inneren Gewebes zulässt. Directe Messungen an Querschnitten von Restionaceen ergaben unmittelbar, dass ein Stamm, welcher im lufttrocknen Zustand eine Dicke von 1,0 hat, diese auf 1,4 vergrössert, wenn er durch Aufweichung in verdünnter Ammoniak-Flüssigkeit wieder turgescens, scheinbar frisch geworden ist. Wenn nun die Oberfläche eines solchen cylindrischen Stammes mit Längsfurchen versehen ist, so werden deren Ränder desto weiter klaffen, je mehr der Durchmesser des ganzen Stammes zunimmt, vorausgesetzt natürlich, dass die tangentielle Quellung der Stücke der Peripherie zwischen je zwei Spalten nicht erheblich stärker sei, als diejenige, welche im ganzen Gewebe in Richtung des Radius stattfindet. Die eben geschilderten Formverhältnisse sind nun bei *R. fasciculatus* in der That vorhanden, und wir dürfen es daher wohl als wahrscheinlich betrachten, dass die Ränder der Längsspalten, welche in ihrem Grunde die Spaltöffnungen bergen, sich bei geringem Wassergehalt des Stammes einander nähern, bei hohem sich von einander entfernen werden.

Wir haben ausserdem bei *R. diffusus* gesehen, dass die Platten der Aussenschicht auch zwischen je zwei über einander liegenden Vorhöfen in wagerechter Richtung getrennt sind. Da diese Platten demnach einerseits mit ihren mittleren Theilen an die zwischen den Lückenreihen liegenden Längsstreifen ununterbrochenen Oberhautgewebes angewachsen, da aber andererseits ihre seitlichen Ränder, zum grössten Theile, so weit sie nämlich sich dachförmig über die Vorhöfe erstrecken, ganz frei, sonst aber von einander wenigstens getrennt sind, so liegt die Vermuthung sehr nahe, dass auch hier, bei grösserer Turgescenz des Stammes die Plattenränder weiter von einander weichen, bei Säftarmuth der Pflanze dagegen ihren Abstand verkleinern werden. Mit anderen Worten, es scheint mir die Annahme viel für sich zu haben, dass die genannten beiden Restionaceen ihre Verdunstungswege schliessen, wenn ein weiterer Wasserverlust gefahrvoll werden könnte, sie aber öffnen, wenn reichlicher Zufluss von Feuchtigkeit die Pflanze zu reger Assimilation befähigt.

Diese Erwägungen liessen sich nicht ohne Weiteres ausdehnen auf die Schliesszellen längsgerichteter Spaltöffnungen, wie sie an ähnlichen Stämmen so oft frei vorkommen. Bei ihnen käme stets das Bedenken hinzu, ob nicht ein Zusammensinken oder Anschwellen der Schliesszellen selbst die ganze Schlussfolgerung durch Compensation der durch die Vergrösserung oder Verkleinerung des Stammdurchmessers geübten Wirkungen trügerisch machte. In unserem einen Fall, bei *R. fasciculatus* ist jedoch eine erhebliche Umfangsveränderung der zwischen zwei Längsspalten gelegenen Streifen von Oberhautzellen darum sehr unwahrscheinlich, weil sie erstens hartwandig und fest sind, und weil namentlich zweitens, soweit man das nach der Untersuchung trockenen Materials beurtheilen kann, dieselben schon bei Lebzeiten der Pflanze nicht Wasser, sondern eigenthümliche, wohl harzige Stoffe führen. Ausserdem spricht schon die oben erwähnte Thatsache, dass die Vorsprünge der beiden Spaltenränder einander entsprechen, für die Annahme, als seien dieselben im Stande, sich auch an der lebenden Pflanze sehr fest an einander zu schliessen, und hätten sich eben in Folge dessen entsprechend geformt. Bei *Restio diffusus* aber kommt noch ein anderer Umstand hinzu, welcher mir die eben versuchte Deutung sehr zu unterstützen scheint. Man könnte nämlich hier leicht einwerfen, dass bei dem so sehr geringen Abstand der Aussenschichtplatten von einander eine schon sehr unbedeu-

tende tangentielle Quellung der letzteren bei Wasserreichthum des Stammes die lange, schmale Längsspalte über den Vorhöfen schliessen, hingegen eine durch Wassermangel verursachte Verkleinerung der Plattenbreite gerade bei grosser Dürre diese Spalte weit öffnen müsse, und dass demnach die Pflanze, weit entfernt vom Bau ihres Hautgewebes einen Vortheil zu haben, vielmehr umgekehrt geradezu zu ihrem Schaden bei günstigen äusseren Verhältnissen von der Luft abgeschlossen, bei ungünstigen aber dem Vertröcknen ausgesetzt werde. Bei diesem Einwand wäre jedoch eine wichtige Thatsache nicht in Betracht gezogen: nämlich das Vorhandensein einer zwischen Platten und Epidermis eingeschalteten, hochentwickelten Cuticula. Wir müssen doch wohl annehmen, dass diese, wie bei den Pflanzen im Allgemeinen, so auch in dem vorliegenden Fall für Wasser nicht oder kaum durchdringbar sei. Giebt man das aber zu, so sind die Platten von dem jeweiligen Wassergehalt der Oberhaut und mittelbar des Stammes ganz unabhängig, wenn wir nicht die unwahrscheinliche Voraussetzung machen wollen, dass dieselben, obwohl nur durch eine kaum überall nachweisbare Cuticula nach aussen vor der Verdunstung geschützt und ohne Höhlungen, trotz alledem in den molecularen Zwischenräumen ihrer Masse grössere Wassermengen aus dem Boden emporzuheben und festzuhalten im Stande wären. Wir können demnach, wie mir scheint, durch die eine, an sich wohl kaum eines besonderen Beweises bedürftige Hypothese, dass der Wassergehalt des Stammes auf die Oeffnung der Vorhofspalten in der geschilderten Weise einwirke, sowohl die ungewöhnliche Lage der Cuticula als die Aussenschichtplatten selbst als eine für das Gedeihen der Pflanze förderliche Einrichtung verstehen.

Auch die Stützzellen spielen vermuthlich, indem sie wohl den Zusammenziehungsbestrebungen der Oberhaut einigermaassen das Gleichgewicht halten, noch in dieser Hinsicht eine physiologische Rolle. Ausserdem beobachtete ich häufig, dass das ganze Gewebe zwischen zwei Längsplatten solcher Zellen gebräunt war, während in den benachbarten (so zu sagen) Fächern, die assimilirenden Zellen trotz des Trocknens der Pflanze Chlorophyll noch deutlich erkennen liessen und farblose Membranen besassen. Ich schliesse daraus, dass schon bei Lebzeiten der Pflanze bisweilen einzelne solche Fächer, vielleicht in Folge äusserer schädlicher Einflüsse, absterben, ohne dass dies, der trennenden Stützzellreihen wegen,

auf die übrigen Prismen blattgrünführenden Gewebes verderblich einwirkte.

Haben denn aber *Restio diffusus* und *fasciculatus* ihrer Lebensweise wegen solche besondere Schutzvorrichtungen, wie ich sie hier anzunehmen geneigt bin, nöthig? Diese Frage ist zu bejahen. Im Allgemeinen wissen wir vom Klima Neuhollands, dass „Trockenheit und Dunstfreiheit der Atmosphäre für dasselbe charakteristisch“ sind¹⁾, dass während acht Monaten eine entsetzliche Dürre herrscht, welche selbst die Flüsse grösstentheils zum Versiegen bringt²⁾. Wir lesen ferner, dass ausserdem in unbestimmten Zeiträumen Perioden besonderen Wassermangels eintreten, und dass ein glühender Landwind noch ein besonderer Feind der Vegetation sei³⁾. Und trotz alledem finden wir andererseits angegeben, dass fast alle neuholländischen Gewächse ihre grünen Blätter das ganze Jahr behalten⁴⁾. Péron sagt geradezu und zwar als von den verschiedensten Punkten Neuhollands gültig: „Ueberall wachsen, mitten in dem brennenden Sande zahlreiche Pflanzen; als für diesen wilden Erdtheil geschaffen, scheinen sie bei der Hitze und Dürre, durch welche er sich auszeichnet gern zu gedeihen“⁵⁾. Sollten wir hier nicht eins der gewiss mannichfachen Mittel vor uns haben, durch welche diese so paradoxe Erscheinung möglich wird?

Es ist überdies auch von den neuholländischen *Restionaceen* im Besonderen nachweisbar, dass sie einmal auch in der heissen Jahreszeit vegetiren, und dass ihre Standorte oft dürre, wasserarme sind. Es findet sich bei Lehmann⁶⁾ die Bemerkung, dass Preiss den *R. fasciculatus* = *Desmocladius Brunonianus* N. a. E. am Schwanenfluss Mitte Dezember sammelte; dieser Monat gehört aber an der australischen Südküste zu den heissesten⁷⁾. Bei anderen Arten ist October und November genannt, von welchen der erstere mild, der zweite schon heiss und trocken ist⁸⁾. *R. fasciculatus* wächst, „in depressis arenosis, in arenosis“⁹⁾, und auch die

1) Meinicke, das Festland Australien. S. 46.

2) Daniel, Handbuch der Geographie. I. S. 813.

3) Daniel, a. a. O. S. 815.

4) Hassel, Australien S. 108.

5) Entdeckungsreise nach den Südländern (Baudin). Th. II, S. 119 der deutschen Uebersetzung von Hausleutner.

6) *Plantae Preissianae*. II. S. 56.

7) Meinicke, a. a. O. S. 39.

8) Meinicke, a. a. O. S. 38.

9) Lehmann, a. a. O. S. 56f.

Standorte der übrigen angeführten Arten der Gattung *Restio* sind ähnliche. *Calorophus elongata*, welche keine besonderen Schutzvorrichtungen besitzt, findet sich dagegen „in humidis umbrosisque“¹⁾).

Obwohl schon nach den bisher angeführten Thatsachen die von mir vertheidigte Auffassung wohl Einiges für sich hat, so möchte sie doch vielleicht noch Manchem nicht genügend gestützt erscheinen. Ich habe aber auch einen Hauptgrund für meine physiologische Deutung noch nicht mitzutheilen Gelegenheit gehabt. Derselbe beruht auf dem Bau der die Spaltöffnungen umgebenden Gewebe bei den südafrikanischen *Restionaceen*. Es scheinen mir dieselben nämlich gleichfalls besonders gegen die Gefahr der Vertrocknung gesichert zu sein, und zwar wird bei ihnen, was jedenfalls Beachtung verdient, derselbe Zweck in einer anderen Weise erreicht.

Meine Untersuchungen in dieser Richtung beziehen sich ganz vorzugsweise auf *Elegia nuda*²⁾, welche Pflanze mir aus dem Heidelberger und Berliner botanischen Garten in verschiedenen Zuständen der Entwicklung lebend zu Gebote stand. Der Stamm derselben besitzt, wie das bei den *Restionaceen* vom Cap allgemein zu sein scheint, kein gesondertes Mark, sondern die Gefässbündel sind durch das ganze das Innere des Stammes bildende Gewebe zerstreut. Die nach der Peripherie zu gelegenen Zellen des letzteren sind stets sklerenchymatisch verdickt und zwar erstreckt sich diese Veränderung um so weiter nach innen, je näher der betreffende Internodium dem Erdboden ist. Zunächst umgeben wird das Sklerenchym von 1—2 Lagen weiter, nicht erheblich verdickter und parenchymatisch endender Zellen, deren grösster Durchmesser der Stammaxe parallel, deren kleinster zu derselben radial steht. Beide verhalten sich zu einander wie 3—6 : 1. Dann folgt nach aussen ein breiter Gürtel dünnwandigen Gewebes, welches in den oberen, mit Spaltöffnungen versehenen Theilen des Stammes Chlorophyll führt. Im untersten der über der Erde befindlichen Internodien wird solches gar nicht gebildet. Die äusseren der ursprünglich zwischen dem sklerenchymatischen Gewebe und der

1) Lehmann, a. a. O. S. 68.

2) Die Pflanze ist möglicherweise nicht *E. nuda*, sondern *E. racemosa*. Kunth vermuthet (*Enumer. III*, S. 463) letzteres von derjenigen des Berliner Gartens, welche in den vegetativen Theilen wenigstens mit der Heidelberger durchaus übereinstimmt. Blüthen konnte ich nicht vergleichen.

Epidermis gelegenen etwa zehn Zellschichten, werden, nach Art eines Hypoderma stark verdickt, ihre Wände gebräunt; die übrigen sind anfangs farblos, kugelig, bilden dann durch lebhaftes Wachsthum grosse Zwischenzellräume und stellen schliesslich, grossentheils vertrocknet, ein sehr lockeres, vorzugsweise Luft enthaltendes Gewebe dar. Im zweiten Internodium von unten ist die Epidermis höchstens noch durch eine gebräunte hypodermatische Zellschicht verstärkt; ihre eigenen Zellen sind schon bisweilen tangential getheilt. Die der dritten Lage von aussen lassen zwar noch sehr grosse Zwischenzellräume, führen aber häufig schon Chlorophyll. Am oberen Ende desselben Internodiums finden sich blattgrünführende Zellen, untermischt mit solchen mit farblosem Inhalt, schon durch das ganze noch sehr lockere Gewebe zerstreut, und es treten bereits Spaltöffnungen auf. Je höher man dann am Stamm hinaufsteigt, desto kleiner werden die Zwischenzellräume und desto grösser die Anzahl der blattgrünführenden Zellen, welche schliesslich allein den Raum zwischen Sklerenchym und Epidermis ausfüllen, dabei aber in den oberen Internodien nur zwei Schichten bilden. Die Zellen der Oberhaut werden gleichzeitig radial länger, so dass die letztere eine im Verhältniss zum Umfang des blattgrünführenden Gewebes erhebliche Dicke erlangt (vgl. den Stammquerschnitt von *Elegia nuda*, Taf. XXXVII, Fig. 7). Sie ist im fertigen Zustand fast durchweg aus zwei durch tangentielle Theilung entstandenen Zellschichten (*E*, *F*) gebildet; nur vereinzelt sind ungetheilte Zellen eingestreut, welchen stets eine Vertiefung der Aussenfläche der Epidermis entspricht (*U*). Beide Lagen sind nur mässig verdickt; die äussere ist mit wässerigem Saft, die innere mit einer bräunlichen, stark lichtbrechenden Flüssigkeit erfüllt. Dann folgen nach innen zwei zur Längsachse des Stammes concentrische Schichten (*B*, *P*) cylindrischer Chlorophyll enthaltender Zellen. Die Spaltöffnungen liegen oberflächlich, nicht eingesenkt (Taf. XXXVII, Fig. 7 quer) und sind unregelmässig vertheilt. Sie haben zwei seitliche Nebenzellen; die obere und untere Wand der Schliesszellen ist in deren Mitte stark verdickt, diese selbst sind hier deutlich von oben und unten her eingeschnürt. Es bieten demnach weder Oberhaut, noch Stomata einen wesentlich abweichenden Bau dar; letzteres kann man dagegen wohl von den Athemböhlen behaupten. Es erstrecken sich dieselben durch die beiden Zellschichten der Oberhaut und durch die ganze Dicke des assimilirenden Gewebes hindurch; nur einige

kurze, blattgrünführende Zellen liegen zwischen ihrem Grunde und den oben erwähnten weiten, längsgerichteten Zellen mit farblosem Inhalt. Die Athemhöhlen sind nun, so weit sie nicht innerhalb der Epidermis verlaufen, umgeben von blattgrünfreien, in der Wand stark verdickten, porenlosen, nur wässerige Flüssigkeit führenden Zellen (Taf. XXXVII, Fig. 7. 8. S), welche ich als Schutzellen bezeichnen will. Auf den ersten Blick scheinen dieselben, namentlich da ihre die Athemhöhle begrenzenden Wände stark cuticularisirt sind, der Luft den Zutritt zum assimilirenden Gewebe durchaus zu verwehren, und, was die äussere Schicht blattgrünhaltiger Zellen anbetrifft, ist dies auch, wenigstens in der Stammoberfläche paralleler Richtung, in der That der Fall. Es beweist dies die Abbildung Taf. XXXVII, Fig. 9, entnommen einem tangentialen, innerhalb dieser Schicht geführten Stammlängsschnitt, welcher eine Athemhöhle (A) in ihrem mittleren Theile quer durchschneidet. Eine genauere Untersuchung zeigt indessen, dass diese Schutzellen an ihrer unteren Hälfte, da wo sie die innere Chlorophyll führende Zelllage berühren, stellenweise von einander weichen (Taf. XXXVII, Fig. 8), und dass durch die so gebildeten schmalen, spaltenförmigen Oeffnungen allerdings noch ein unmittelbarer Austausch der in den Zwischenräumen des assimilirenden Gewebes befindlichen, und der die Athemhöhle erfüllenden Luft stattfinden kann, welche letztere wieder durch die Mündung des Stoma mit der Atmosphäre in Verbindung steht. Der Taf. XXXVII, Fig. 10 dargestellte Querschnitt durch den inneren Theil einer Athemhöhle wird, in Verbindung mit der Seitenansicht Fig. 8 dies verdeutlichen. Man könnte demnach beinahe sagen, dass bei *Elegia nuda* zwischen das assimilirende Gewebe und die Atmosphäre zwei Arten von Spaltöffnungen hinter einander eingeschaltet seien, von welcher freilich die einen, inneren diesen Namen nur in biologischer Hinsicht verdienen. Es ist dabei zu bemerken, dass gerade ausschliesslich die ganze Schicht blattgrünführender Zellen, an welche die Spalten der Schutzellen anstossen, nicht nur, wie das bei wagerecht radial liegenden cylindrischen Zellen nothwendig ist, in dieser Richtung verlaufende, sondern auch tangentiale Zwischenzellräume besitzt, welche letzteren recht zierlich gebildet sind. Es kann somit die durch die Spalten ein- oder austretende Luft sich leicht auch in der Stammaussenfläche paralleler Richtung überallhin verbreiten, und dann in die radial horizontalen Zwischenzellräume der äusseren assimilirenden Schicht eindringen.

In der letzteren, welche dem Lichte näher und blattgrünreicher ist, werden dann wohl hauptsächlich die chemischen Umsetzungen geschehen. Man könnte demnach wenigstens der Verrichtung nach die innere Zelllage dem schwammigen, die äussere dem pallisadenförmigen Parenchym der Laubblätter vergleichen.

Am Grunde der oberen Internodien, sowie an den unteren sind, wie schon erwähnt wurde, die Zellen des Gewebes zwischen Sklerenchym und epidermidalen Schichten viel weniger fest mit einander verbunden und dieser ganze Gürtel ist im ersteren Falle absolut schmaler, jedoch durch seine ganze Dicke blattgrünführend; im zweiten zwar an und für sich recht umfangreich, aber nur seine äusseren Zellagen enthalten dann Chlorophyll. Dem entsprechend erstrecken sich in diesen Theilen des Stammes die Athemhöhlen und Schutzzellen bei sonst gleichem Bau viel weniger weit nach innen; am zweiten Internodium von unten sind die letzteren wenig länger als breit, bräunlich und wenig von den hypodermatischen Zellen verschieden, mit welchen sie in einer Schicht liegen.

Schon dieser Umstand macht es wahrscheinlich, dass die Schutzzellen morphologisch denjenigen Zellen gleichwerthig sind, welche das Hypoderma wie das assimilirende Gewebe zusammensetzen. Die Entwicklungsgeschichte bestätigt diese Vermuthung durchaus. Vor der Anlegung der Stomata zeigt ein Internodium aus dem mittleren Theile des Stammes ausserhalb des schon durch Kleinheit seiner Zellen kenntlichen künftigen Gürtels von Sklerenchym drei Schichten rundlicher Zellen, überdeckt von einer einfachen Oberhaut. Die ersteren haben schon zu dieser Zeit Zwischenzellräume gebildet, nur zwischen der äussersten Grundgewebslage und der Epidermis fehlen solche noch vollkommen. Dann beginnen, wie der Flächenschnitt, welcher bis dahin lauter gleichmässige sehr breite und niedrige Oberhautzellen zeigte, lehrt, die Mutterzellen der Spaltöffnungen damit ihre besondere Entwicklung, dass sie stärker in die Länge, weniger in die Breite wachsen als ihre Nachbarn und in ihrem Inneren Protoplasma reichlich anhäufen. Die rechts und links von einer jeden Mutterzelle gelegenen Oberhautzellen theilen sich darauf, wie bei den Gräsern durch eine der Stammaxe parallele Wand in zwei sehr ungleiche Tochterzellen, von welchen die kleineren, bezüglich rechts und links die Mutterzelle der Stoma berührenden sich zu den Nebenzellen entwickeln. Wenig später tritt die Athemhöhle als ein noch sehr kleiner, luftführender Raum auf, und erfolgt die Längstheilung der

Spaltöffnungsmutterzelle. Nun erst bilden die Zellen der Epidermis fast sämtlich tangentiale Wände und durch starkes radiales Wachsthum der so entstandenen inneren Tochterzellen, werden die, ebenso wie die Nebenzellen, sich nicht tangential fächernden und kurz bleibenden Schliesszellen gewissermassen emporgehoben (Taf. XXXVI, Fig. 16. 17.); die Athemhöhle gewinnt so sehr bedeutend an Umfang. Ihr innerhalb des Grundgewebes gelegener Theil entsteht durch Auseinanderweichen der unter dem Stoma befindlichen Zellen der äusseren assimilirenden Schicht. Dieselben strecken sich viel stärker, als ihre Nachbarn und namentlich als die ihnen innen angrenzenden der inneren blattgrünhaltigen Lage, theilen sich auch noch längs, wodurch der zwischen ihnen befindliche Zwischenraum sich vergrössert, und entwickeln sich dann zu den Schutzzellen. Diese führen in einem mittleren Entwicklungszustande sogar deutlich Chlorophyll. Oft bleibt auch eine gerade mitten unter der Spaltöffnung gelegene Zelle der äusseren Schicht ganz kurz, verdickt aber auch ihre Wand stark und liegt schliesslich zwischen den inneren Enden der langen Schliesszellen wie ein Schlussstein eingefügt; auch mehrere Zellen findet man bisweilen in dieser Weise eingeschaltet. Dass die Schutzzellen Glieder der Längsreihen sind, in welche die Zellen des assimilirenden Gewebes deutlich angeordnet sind, ist auch nach vollendeter Entwicklung noch erkennbar (Taf. XXXVII, Fig. 10, 11).

Was die übrigen von mir untersuchten capensischen Restionaceen anbetrifft, nämlich *Restio tectorum* L., *paniculatus* Rottb., *incurvatus* Thnb., *tetragonus* Thnb., *Thamnochortus dichotomus* Spr., *spicigerus* Sieb., *Elegia parviflora* Knth., *verticillata* Knth., *Willdenowia striata* Spr., *teres* Zeyh., *Hypolaena Eckloniana* N. a. E., *Ceratocaryum speciosum* N. a. E., *Leucoplocus argenteus* N. a. E., *Mesanthus Ricinus* N. a. E., so zeigen dieselben sämtlich im Wesentlichen denselben Bau der Athemhöhlen, wie *Elegia nuda*. Die Schutzzellen sind bald länger, bald kürzer und bilden bald engere, bald weitere Spalten; stets sind sie aber frei von Chlorophyll und ihre Wände merklich verdickt. Bei den Willdenowien und bei *Leucoplocus* kommen ausserdem Stützzellen vor, ähnlich wie bei *Restio diffusus*. Dieselben bilden aber in diesem Fall nicht doppelte, sondern drei- bis vierfache Längsreihen und stossen nach innen nicht an ein Gefässbündel, sondern an einen weit in das assimilirende Gewebe vorspringenden dicken Strang von bastähnlichem Sklerenchym; seitlich berühren sie oft die ihnen in der

Form nahe stehenden Schutzzellen. Die Epidermis ist stets stark entwickelt, bisweilen ebenso dick, als der Gürtel assimilirenden Gewebes, einfach oder doppelt. Letzteres beobachtete ich bei den Elegien und bei *Restio tectorum*. Die Verdickung, namentlich der Aussenwände ist stets bedeutend, die der Seitenwände weniger stark und von Poren unterbrochen. Besonders schön ausgebildet ist die dem blattgrünführenden Gewebe an Umfang gleiche, selbst überlegene, ganz auffallend massenhaft verdickte einfache Oberhaut von *Thamnochortus spicigerus* (Taf. XXXVII, Fig. 11 auf dem Querschnitt des Stammes) und *dichotomus*; auch die von *Ceratocaryum speciosum* ist ähnlich gebaut. Als Inhalt der Epidermis findet man sehr allgemein, bei doppelter Oberhaut vorwiegend in der inneren Zelllage, braune, feste Massen, welche oft nur gewissermaassen eine Auskleidung der Zellräume bilden. Eine Cuticula ist, wie bei *Elegia nuda*, so auch bei den übrigen Formen sehr deutlich — bisweilen (bei *Hypolaena*, *Mesanthus*) besitzt dieselbe nach aussen vorspringende feine Längsleisten. Die Stomata sind stets mit zwei seitlichen Nebenzellen versehen und nicht eingesenkt.

Wenn wir nun den Schutzzellen eine Bedeutung im Haushalt der capensischen Restionaceen zuschreiben wollen, so scheint mir kaum zweifelhaft, dass die ersteren die Verdunstung erheblich beschränken müssen. Es gelingt zwar durch Anwendung von Jod und Schwefelsäure leicht, die Wände der Schutzzellen blau zu färben, so dass wir dieselben nicht als durchweg verkorkt betrachten dürfen. Es zeigt sich aber dabei gleichzeitig aufs Deutlichste, dass diejenigen Theile, welche die Athemhöhle unmittelbar begrenzen, eine starke Cuticula besitzen. Nach Verflüssigung des übrigen Gewebes mittelst starker Schwefelsäure bleibt von einem Querschnitt nur die äussere und die eine jede Athemhöhle auskleidende Cuticula übrig; letztere erscheint als brauner, fester Sack und ist mit der ersteren in deutlichem Zusammenhang. Es muss dies zur Folge haben, dass die Seitenwände der Athemhöhle selbst irgend erhebliche Mengen von Wasser nicht verdunsten können, was doch der Fall sein würde, wenn die Schutzzellen fehlten. Es ist zwar sicher, dass die verdunstende Fläche von den Wandungen aller Zwischenzellräume einer Pflanze gebildet wird, und diese Grösse wird durch das Vorhandensein der Schutzzellen nicht so sehr bedeutend vermindert; es wäre dies aber auch gar nicht vortheilhaft, da diese Fläche gleichzeitig die aufnehmende,

ernährende ist. Wohl aber wird durch den beschriebenen Bau der Umfang der Oeffnung wesentlich verkleinert, durch welche die Zwischenzellräume mit der Athemböhle und der Atmosphäre in Verbindung stehen. Eine Flasche mit engem offenen Hals lässt aber ohne Zweifel in derselben Zeit einen kleineren Bruchtheil des in ihr enthaltenen Wassers entweichen, als ein oben offener Cylinder von gleicher Weite, obwohl die verdunstende Fläche bei beiden Gefässen gleich ist.

Ob und in wiefern auch das Oeffnen und Schliessen der Stomata hier in Betracht kommt, lässt sich nicht leicht bestimmen. Bei der starken, unmittelbar an der Spalte gelegenen Verdickung des mittleren Theiles der Schliesszellen ist jedoch ein eigentliches Collabiren der letzteren kaum wahrscheinlich. Ausserdem öffnen sich sowohl an einem abgetrennten Stück der Oberhaut, als an einem Stammquerschnitt die Spaltöffnungen bei Einwirkung von Quellungsmittein (Kalilauge) stark. Ersteres spricht dafür, dass die durch Wasseraufnahme verursachte Ausdehnung der Schliesszellen in der Stammaxe paralleler, die in dazu senkrechter, transversaler Richtung überwiegt — letzteres dafür, dass auch die umliegenden Oberhautzellen sich stärker radial, als tangential strecken, wenn sie viel Flüssigkeit ihren Wänden einlagern. Nach alledem würden auch die Stomata, da alle Einflüsse zusammen darauf hinarbeiten scheinen, desto weiter ihre Spalten öffnen, je mehr Wasser der Stamm besitzt. Doch darf man niemals vergessen, dass durch jeden Schnitt die gegenseitigen Spannungsverhältnisse gestört werden und dass ein künstliches Quellungsmittein kein ganz zuverlässiges Bild von den im Leben der Pflanze stattfindenden Vorgängen giebt. Es kommt jedoch bei den capensischen Restionaceen deswegen auf die Entscheidung dieser Frage weniger an, weil gerade bei offenen Spalten der Stomata die Schutzzellen für die assimilirenden Gewebe von besonderem Vortheil sein werden.

Auch in diesem Falle ist übrigens die Frage, ob gerade die betreffenden Pflanzen eine besondere Sicherung gegen das Verdorren nöthig haben, wohl der Untersuchung werth. Es werden die folgenden Zahlen, wie ich hoffe, darüber keinen Zweifel lassen. In der unmittelbar am Meere, in relativ feuchter Gegend gelegenen Capstadt fallen in den Monaten Dezember bis Februar (im Mittel) zusammen 0,7" Regen¹⁾; in Graaf Reinet, einem Orte,

1) Fritsch, das Clima von Südafrika. Zeitschrift für Erdkunde. III Bd. 1868. 2 H.

„welcher noch ganz an der Grenze des begünstigten schmalen Küstenstriches liegt“ ist die gesammte Regenhöhe des Jahres 13,196 (Berlin = 23,19), wovon auf drei Monate im Ganzen nur 1,109 kommt; die mittlere Luftfeuchtigkeit beträgt 55,98% (Göttingen 78, London 87). Im Inneren sinkt das Wassergehalt der Luft zeitweilig auf 14,98%, was einer psychrometrischen Differenz von 15,9° entspricht! Die Insolation treibt dabei das Thermometer bis über 40° empor (Max. in London 26,7)¹⁾. Und trotzdem giebt Thunberg²⁾ an, dass *Elegia juncea*, eine der untersuchten *E. nuda* sehr nahe verwandte Pflanze, am Cap „im Januar und den folgenden Sommermonaten“ blühe, d. h. also in der heissesten Zeit des ganzen Jahres³⁾. Andere Restionaceen wurden von Thunberg und Krauss⁴⁾ im April, Mai, Juni, Juli, August, September „und folgenden Monaten“⁵⁾ gesammelt, so dass nicht zu bezweifeln ist, dass die Restionaceen keine eigentliche Ruhezeiten einhalten, sondern dauernd vegetiren. Ausserdem bewohnen diese Pflanzen zum grössten Theil trockene Standorte. Bei solchen, die zur Regenzeit gesammelt wurden, findet man zwar häufig bemerkt „ad rivulos“⁶⁾, doch das will nicht viel bedeuten, da nach Sparrmann⁷⁾ und Thunberg⁸⁾ die allermeisten Bäche schnell wieder austrocknen. Krauss⁹⁾ nennt die Restionaceen im Allgemeinen als zahlreich vertreten unter den Pflanzen, mit welchen die Sandhügel am Strande „in ihren zur Regenzeit mit Wasser gefüllten Vertiefungen“, — die übrigens gewiss auch nur sehr kurze Zeit feucht bleiben, — bewachsen sind; Sparrmann¹⁰⁾ sagt von denselben Pflanzen „sie schienen auch im blossen Sande gut fortzukommen“. Was die einzelnen hier untersuchten Formen anbetrifft, so findet sich *Elegia (juncea)* „in collibus montium“¹¹⁾, *Restio tectorum* nach

1) Alles nach Fritsch a. a. O. S. 138. 139. Die Vergleichungszahlen nach Dove und Mühry.

2) Flora capensis. Edid. Schultes. II. S. 81.

3) Fritsch a. a. O. S. 135.

4) Beiträge zur Kenntniss der Flora des Caps und Natallandes. Flora 1844. S. 260.

5) Thunberg a. a. O. S. 88.

6) Krauss, Thunberg a. a. O. „*R. tetragonus ad rivulos Julio!*“ Krauss. S. 337.

7) Reise nach dem Vorgebirge der guten Hoffnung. S. 142.

8) a. a. O. I. S. VI. „Plurimae torrentes cito pluvia intumescunt ac cito deinde subsidunt, nec raro omnes exsiccantur“.

9) a. a. O. S. 265.

10) a. a. O. S. 28.

11) Thunberg a. a. O. II. S. 81.

Sparrmann¹⁾ an „trockenen, sandigen Orten“, nach Thunberg²⁾ „in campis sabulosis“, *Thamnochortus dichotomus*, *Willdenowia teres* und *striata* nach Krauss³⁾ und Thunberg „in arenosis planitie capensis“. Ich glaube mit diesen Anführungen hinlänglich bewiesen zu haben, dass auch bei den capensischen Restionaceen eine jede Sicherung gegen den „bei so geringer Dunstsättigung der Luft ungemein starken ausdörrenden Einfluss der mächtigen Insolation“⁴⁾ von grossem Nutzen sein muss.

Fassen wir Alles mit einem Blicke zusammen, so scheint mir nach den beigebrachten Thatsachen die Annahme, dass die Aussen-schicht von *Restio diffusus*, die Vorhöfe von *R. fasciculatus*, die Schutzzellen der capensischen Formen insgesamt als Vorrichtungen zu betrachten seien, welche den damit ausgestatteten Gewächsen die Behauptung des schwierigen, von ihnen in der Natur eingenommenen Postens erleichtern, keine zu gewagte zu sein. Wir können daher wohl diesen Fall zu denjenigen rechnen, in welchen am deutlichsten Pflanzen, um mit Darwin zu sprechen, im Kampf um ihr Dasein mit feindlichen äusseren Umständen und zahlreichen mächtigen Mitbewerbern⁵⁾, ihren Bau allmählich den feindlichen Verhältnissen erfolgreich angepasst haben. Auch stehen die Restionaceen in dieser Hinsicht nicht vereinzelt da. Dass die Stomata der für die gleichen phytogeographischen Gebiete charakteristischen Casuarinen und Proteaceen, bei *Erica*, *Stoebe* in tiefe, mit Haaren ausgekleidete Furchen und Gruben eingesenkt sind, dass die Flora von Australien so reich an blattlosen Gewächsen ist, dass die derselben angehörigen Acacien ihre Phyllodien, zahlreiche ebendasselbst heimische Myrtaceen ihre Blätter senkrecht stellen, sind Thatsachen, die sich unter denselben Gesichtspunkt bringen lassen.

Warum endlich bei den Restionaceen in den beiden hier in Betracht kommenden Ländern dasselbe Ziel auf zwei verschiedenen Wegen erreicht wird, ist uns freilich noch verborgen. Nach Darwin's Gedankengänge hätten wir wohl vorauszusetzen, dass die geringen Variationen des Baus, welche ihrem Eigenthümer einen

1) a. a. O. S. 12.

2) a. a. O. S. 85.

3) Vgl. den angegebenen Ort und Willdenow, *Linnaei spec. plantar.* IV. 2.

4) Fritsch a. a. O.

5) Augenblicklich erobert eine eingewanderte Fettpflanze (*Opuntia*) am Cap grosse Strecken für sich allein. Fritsch a. a. O.

Vorzug vor seinen Mitbewerbern ertheilten, entweder von Anfang an nach verschiedenen Richtungen erfolgten, oder dass beide vorhanden waren, in jedem Lande aber eine sich als die nützlichere, und somit entwicklungsfähigere erwies. Die sonst im Grossen so ähnlichen Climate Neuhollands und des Caps bieten Verschiedenheiten genug¹⁾, um derartige Erscheinungen wenigstens begreiflich finden zu lassen, wenn sie auch unserem Verständniss noch so sehr fern liegen.

1) Beispielsweise ist, bei gleicher allgemeiner Dürre, doch die Vertheilung des Regens im Jahre in beiden Ländern eine ganz andere, in Australien viel gleichmässiger.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XXXVI.

Fig. 1—11. Zea Mays, Blatt.

Fig. 1. Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche durch ein junges Blatt. *M* die eben angelegten Spaltöffnungsmutterzellen.

Fig. 2. Eben solcher Schnitt von einem etwas weiter entwickelten Blatt. Die Athemhöhle ist angelegt.

Fig. 3. Flächenschnitt. Entstehung der Nebenzellen (*n*) und Theilung der Spaltöffnungsmutterzelle (*M*). Die römischen Zahlen geben die Reihenfolge der Entwicklungszustände an.

Fig. 4. Querschnitt durch ein junges Stoma, dessen Nebenzellen (*n*) eben gebildet sind. Entsprechend Fig. 3, III. *E* Epidermis.

Fig. 5. Eben solcher Schnitt nach Entstehung der Schliesszellen (*o*). Entsprechend Fig. 3, IV. *A* die Athemhöhle.

Fig. 6. Junges Stoma kurz vor der Spaltenbildung, von der Fläche gesehen.

Fig. 7. Junges Stoma mit noch weit geöffneter Spalte: Flächenansicht.

Fig. 8. Querschnitt durch eine fertig entwickelte Spaltöffnung. Bezeichnung wie vorher. Die punktirten Linien stellen den bei etwas höherer oder tieferer Einstellung des Mikroskops sichtbar werdenden Querschnitt der Endtheile der eingeschnürten Schliesszellen dar.

Fig. 9. Längsschnitt eines fertigen Stoma. *Z* Zwischenräume zwischen den eigenthümlich geformten Zellen (*S.P.*) des schwammigen Parenchyms.

Fig. 10. Fertige abnorme Spaltöffnung in der Flächenansicht. An der linken Seite ist statt einer Nebenzelle (*n*) nur ein entsprechender Fortsatz der benachbarten Oberhautzelle gebildet.

Fig. 11. Abnormes Paar von Spaltöffnungen mit nur zwei Nebenzellen (*n*) Flächenansicht.

Fig. 12—14. *Spartina cynosuroides* Willd. Niederblatt.

Fig. 12. Längsschnitt senkrecht zur Spreite von der Blattunterseite. Junge Kurzzellen.

Fig. 13. Aehnlicher Entwicklungszustand. Flächenansicht.

Fig. 14. Erwachsenes Blatt. Längsschnitt senkrecht zur Spreite. *K* die allein ziemlich unverdickt gebliebenen Kurzzellen.

Fig. 15. Erwachsenes Blatt. Zarter Flächenschnitt von der Unterseite. *K* Kurzzellen.

Fig. 16, 17. *Elegia nuda*. Stamm.

Fig. 16. Querschnitt eines jungen Stoma, dessen Schliesszellen eben gebildet sind. *U* die anfangs einfache Epidermis, die eben beginnt ihre Zellen in eine äussere (*E*) und innere (*F*) Tochterzelle zu theilen. *S* die jungen Schutzzellen. *P* die äussere, *B* die innere Schicht des blattgrünführenden Gewebes.

Fig. 17. Eben solcher Querschnitt während der Spaltenbildung. Bezeichnung wie vorher.

Fig. 18, 19. *Begonia manicata*. Blattunterseite.

Fig. 18. Querschnitt durch ein ganz junges Stoma. *M* die eben differenzierte Urmutterzelle, *A* Athemböhle.

Fig. 19. Eben solcher Schnitt bei etwas weiter vorgeschrittener Entwicklung. *E* die noch ungetheilte Epidermis. *M*₁ die erste Nebenzelle (Dauerzelle), *M* die Mutterzelle nächst höheren Grades.

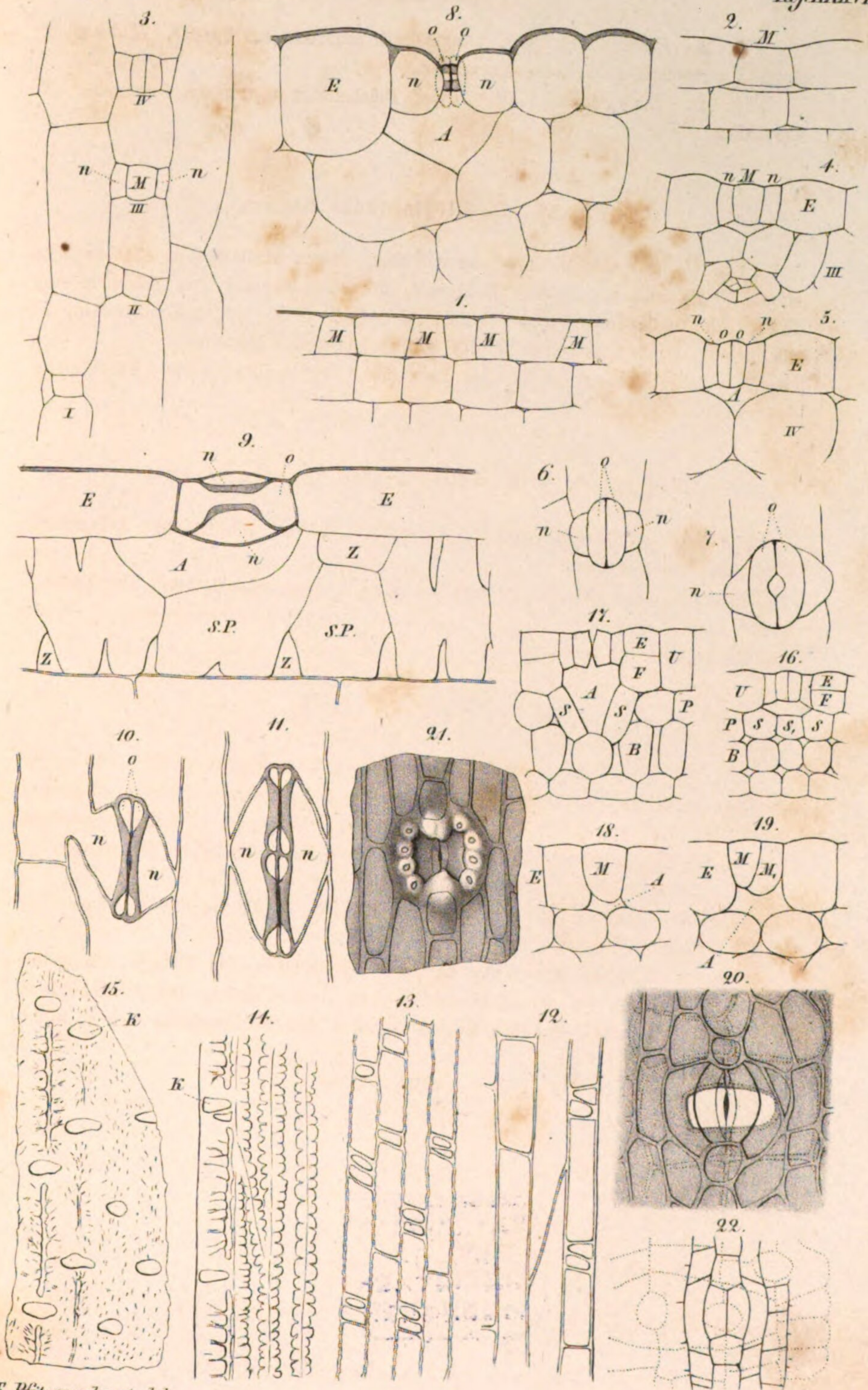
Fig. 20—22. *Pandanus graminifolius*. Blatt.

Fig. 20. Spaltöffnung von der Blattoberseite in Flächenansicht. Die ausgezogenen Linien deuten die Grenzen der Oberhautzellen, die punktierten diejenigen der Zellen der von aussen zweiten Schicht an. Die letztere ist hellgrau gehalten, um die in ihr befindliche spaltenförmige Athemböhle deutlicher hervortreten zu lassen.

Fig. 21. Spaltöffnung von der Blattunterseite in Flächenansicht. Es ist nur die Epidermis gezeichnet.

Fig. 22. Junges Stoma von derselben Blattfläche. Die Unterscheidung der Epidermis und der von aussen zweiten Schicht wie in Fig. 20. Die Athemböhle ist in letzterer angelegt, ehe die Spalte zwischen den Schliesszellen sich zu bilden beginnt.





E. Pfitzer ad nat. del.

C. Laue lith.

Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen.

Von

Dr. E. Pfitzer.

Privat-Dozent in Bonn.

III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma.¹⁾

Es ist eine für die klare Auffassung und Begrenzung des Begriffs der Epidermis hochwichtige Frage, ob, abgesehen von denjenigen Pflanzen und Pflanzentheilen, welche überhaupt die deutliche Sonderung einer Oberhaut nicht erkennen lassen, diese stets die eine, äusserste Zellschicht bilde, oder ob sie in einigen Fällen als mehrschichtig betrachtet werden müsse. In neuester Zeit ist die letztere Ansicht, nachdem sie viele Vertreter unter den älteren Phytotomen gefunden, wieder lebhaft bekämpft worden, während andererseits auch namhafte Forscher an derselben festhielten, ohne sie jedoch durch umfassendere Untersuchungen neu zu begründen. Es war zu vermuthen, dass für die morphologische Auffassung der in Rede stehenden Schichten blattgrünfreier und häufig in der Wand verdickter Zellen, welche unmittelbar unter der äussersten Zelllage von Blättern und Stämmen so oft vorkommen, die Entwicklungsgeschichte eine hervorragende Bedeutung haben werde. Da dieselbe bisher nur in sehr wenigen Fällen, und dabei stets ohne besondere Rücksicht auf die hier zu behandelnde Streitfrage untersucht worden war, unternahm ich eine Reihe von darauf bezüglichen Beobachtungen und will deren Ergebnisse an dieser Stelle mittheilen. Zuvor möge jedoch noch eine gedrängte Uebersicht derjenigen Angaben Platz finden, welche

1) I. u. II. siehe Bd. VII. p. 532 u. 561.

die Literatur bis jetzt darbietet. Es hat zwar schon Thomas¹⁾ eine ähnliche Zusammenstellung gegeben, doch sind dabei einmal einige der wichtigsten Veröffentlichungen übersehen worden und andererseits ist der Standpunkt, von welchem aus die geschichtliche Entwicklung des Gegenstandes dort dargestellt worden ist, ein von dem meinigen durchaus verschiedener. Dies mag entschuldigen, dass ich dieselbe hier noch einmal verfolge — es sollen dabei in dieser Einleitung nur die für die Auffassung im Ganzen wichtigen Stellen erwähnt werden, während ich die zahlreichen Angaben über Einzelheiten bei Gelegenheit meiner eigenen Untersuchungen anzuführen beabsichtige.

Nachdem 1805 Franz Bauer,²⁾ wie uns L. C. Treviranus³⁾ mittheilt, zuerst von einer mehrfachen Oberhaut der Gewächse gesprochen hatte, bestätigte zunächst der letztgenannte Forscher bei mehreren Pflanzen das Vorkommen einer solchen und gab an, dass meistens die Schichten derselben aus um so kleineren Zellen gebildet seien, je näher der Oberhaut sie lägen. Treviranus,⁴⁾ wie wenig später Ad. Brongniart⁵⁾ definirten den neuen Begriff folgendermaassen: als mehrfache Oberhaut sind zu bezeichnen alle diejenigen an der Aussenfläche grüner Pflanzentheile gelegenen Schichten, deren Zellen sich durch feste Verbindung unter einander, durch Verdickung ihrer Wände und namentlich durch Mangel des Chlorophylls dem unterliegenden Parenchym gegenüber auszeichnen. Doch nahm Treviranus dabei fälschlich Luft als Inhalt der Epidermis an. Brongniart unterschied ferner eine aus lauter gleichgeformten Zellen bestehende mehrfache Oberhaut, und eine solche aus theilweise abweichend gestalteten Zellen. Beide Forscher traten demnach der Auffassung Bauer's vollkommen bei. Dieselbe wurde dagegen von Meyen⁶⁾ für die meisten Fälle Anfangs verworfen, da die Zellen der äussersten Schicht, der „wahren Epidermis“ gewöhnlich sehr von den zunächst darunter liegenden in ihrer Gestalt abwichen, und nur die feste Verbindung dieser verschiedenen Schichten der Annahme einer doppelten Oberhaut

1) Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter. Pringsh. Jahrb. IV. S. 33.

2) Tracts relative to botany. London 1805.

3) Ueber die Oberhaut der Gewächse. Vermischte Schriften. IV. S. 11.

4) A. a. O. S. 17.

5) Recherches sur la structure et sur la fonction des feuilles. Annal. d. scienc. natur. 1830. Tome XXI. S. 426.

6) Phytotomie 1830. S. 114.

zur Stütze dienen könne; man müsse, fügt Meyen hinzu, dann selbst eine drei- und vierfache zulassen und „das würde zu nichts führen“. Nur bei den Blättern von Pandanus erklärte derselbe sich geneigt, zur Epidermis auch die von aussen zweite Schicht zu rechnen, da er in dieser letzteren den Spaltöffnungen analoge Gebilde beobachtet zu haben glaubte, eine Bemerkung, die sich aus den in meinem Aufsätze über das Hautgewebe der Gramineen mitgetheilten Beobachtungen erklärt. Meyen machte ferner aufmerksam auf die häufig dicht unter der Oberhaut vorkommenden bastähnlichen Zellen, die er, ohne sie jedoch genügend vom wahren Bast zu unterscheiden, als Faserzellen, Pleurenchym, bezeichnete¹⁾. Seine Bedenken gegen die Bauer'sche Auffassung wurden im Allgemeinen getheilt von Herrmann Krocke,²⁾ der die weiteren Einwände geltend machte, dass auch im Inneren von Pflanzen blattgrünfreie Gewebe vorkämen, die man doch keinesfalls zur Epidermis zählen könne, und dass an nicht grünen Theilen die Brongniart'sche Unterscheidung überhaupt keine Anwendung fände, obwohl dieselben doch auch eine Epidermis besäßen. Doch vermochten diese, noch neuerdings als „sehr natürliche“ bezeichneten Gründe nicht, der Ausbreitung der durch sie bestrittenen Ansicht Einhalt zu thun, und dies um so weniger, als auch Krocke einen Ausnahmefall zuliess, indem er den Blättern einiger Cycadeen wegen der Aehnlichkeit ihrer beiden äussersten Zelllagen unter einander und deren gemeinsamer Verschiedenheit vom inneren Blattgewebe eine doppelte Oberhaut selbst zuschrieb. Unger³⁾ und Bischoff⁴⁾ sprachen sich ganz entschieden für Bauer's Auffassung aus, Mohl⁵⁾ nahm keine bestimmte Partei. Letzterer wies zuerst auf die Aehnlichkeit der Zellform mancher zur mehrfachen Oberhaut gerechneten Schichten mit dem Collenchym der Rinde hin, während gleichzeitig Treviranus⁶⁾ noch einmal die Ansicht vertheidigte, dass derartige Schichten nicht gut anders unterzubringen seien, als bei der Epidermis. Meyen⁷⁾ selbst gab seinen Widerstand 1835 auf und nahm nur hinsichtlich des oberflächlichen

1) A. a. O. S. 131 ff.

2) De plantarum epidermide observationes. Dissert. Vratislaviae 1833. S. 2.

3) Die Exantheme d. Pflanzen 1833. S. 26, 29, Grundzüge d. Anatomie 1846 S. 66 und Anat. u. Phys. d. Gewächse 1855. S. 183.

4) Allgemeine Botanik II. Band S. 11.

5) Ueber die Verbindung der Pflanzenzellen. Diss. Tübingen 1835. S. 20.

6) Physiologie d. Gewächse 1835. I. 449 f.

7) Ueber die neuesten Fortschritte d. Anatomie u. Physiol. d. Gewächse 1835. In Verhand. v. d. Teylers Tweede Genootschap. Harlem 1836. S. 68. 373.

Sklerenchyms der Cycadeenblätter, in welchem Falle Krocker gerade eine Ausnahme zu Gunsten der Mehrschichtigkeit der Oberhaut zugegeben hatte, noch Anstand, dieselbe anzuerkennen, da, wie er wenig später genauer ausführte,¹⁾ hier die Zellen nicht in regelmässigen Schichten lägen. Meyen fügte ferner dem Formenkreise der blattgrünfreien Schichten unter der Epidermis die hier bei einigen Orchideen von ihm gefundenen Spiralfaserzellen hinzu,²⁾ sowie das an derselben Stelle bei den Cacteen so häufig vorkommende eigenthümliche Collenchym,³⁾ welches er, wie später Schleiden⁴⁾ zur Rinde rechnete, während Brongniart⁵⁾ in einem wenig charakteristischen Falle dasselbe zur Epidermis stellte, wie es später auch Unger⁶⁾ that. Meyen machte dann auch die wichtige Beobachtung,⁷⁾ dass bei *Begonia umbellata* bisweilen an Stelle einer der umfangreichen Oberhautzellen des Blattes zwei über einander gestellte von halber Grösse vorkämen. Es war dies die erste bestimmtere Hindeutung auf ein Entwicklungsgesetz, welches erst 1839 von demselben Forscher mit Klarheit ausgesprochen wurde. In seiner in diesem Jahre erschienenen Arbeit⁸⁾ über die „Gummikeulen“ (Traubenkörper Schacht, Cystolithen Weddell) gab Meyen auf das Bestimmteste an, dass die 4—5 farblosen Zelllagen, welche die Oberseite ausgewachsener Blätter von *Ficus elastica* nach aussen begrenzen, durch Theilung aus einer anfangs einfachen Epidermis hervorgehen. Meyen behält dabei den von Bauer aufgestellten Begriff bei, wählt aber ein neues Wort „Epidermalschicht“ und unterscheidet deren äusserste Zelllage, falls sie in ihrer Form von den übrigen wesentlich abweicht, als die „wirkliche Epidermis“. Der erstere Ausdruck wurde auch von Unger⁹⁾ angenommen. Mohl¹⁰⁾ rechnete auch jetzt die von aussen zweite, stark verdickte Schicht der Blätter einiger Bromeliaceen nicht zur Oberhaut, ebensowenig Schleiden¹¹⁾ ähnliche Zellen bei *Banksia*,

1) Ueber die Epidermis der Gewächse. Wiegmanns Archiv 1837. S. 213.

2) Ueber die n. Fortschritte u. s. w. S. 173.

3) Neues System der Pflanzenphysiologie 1837. I. S. 41.

4) Beiträge zur Anatomie d. Cacteen. 1839. In mém. prés. p. div. sav. à l'Acad. d. St. Petersbourg IV. 1845. S. 348.

5) A. a. O. S. 453.

6) Grundzüge der Anatomie 1846. Fig. 32.

7) Ueber d. n. Fortschr. u. s. w. S. 274.

8) Müller's Archiv f. Anat. u. Phys. 1839. S. 264.

9) Grundzüge u. s. w. Erklär. zu Fig. 32.

10) Ueber die Cuticula d. Gewächse. Linnaea 1842. Verm. Schriften S. 265.

11) Grundzüge d. wissensch. Botanik. III. Aufl. Band I. S. 275.

während Goldmann¹⁾ sich in anderen hierher gehörigen Fällen für diese Annahme aussprach. Schleiden²⁾ bildete dagegen einen neuen, umfassenderen Begriff, indem er die Epidermis sammt ihren Anhangsgebilden (einschliesslich Epiblema u. s. w.) und den Kork als „Epidermoidalgewebe“, *tela epidermoidea* zusammenfasste, wofür dann Unger³⁾ später etwa in demselben Sinne die Worte „Epidermoidal-Bildungen oder -Gebilde“, *tegumenta epidermoidalia* brauchte, während er für Meyen's „Epidermalschicht“ noch „Stratum epidermaticum“ einführte. Schacht spricht im Allgemeinen von einer mehrfachen, bei einigen Bromeliaceen aber von einer „scheinbar mehrfachen“ Oberhaut, ohne dass der Unterschied scharf angegeben wäre.⁴⁾ Derselbe Forscher wiederholte dann Meyen's Beobachtungen bei *Ficus*,⁵⁾ kam aber nicht zu bestimmten Resultaten hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte der „Epidermalschicht“, welche er seinerseits „Oberhautschicht“ nennt. Jedoch „schiene“ ihm die Angaben Meyen's über die Entstehung derselben richtig. Später bezeichnete er⁶⁾ im Gegensatz zu dieser Erklärung doch wieder nur die äusserste Zelllage bei *Ficus elastica* und *australis* als Oberhaut, so dass auch diese bis dahin einzigen entwicklungsgeschichtlichen Resultate entweder ganz in Frage gestellt, oder doch in ganz anderer Weise, als früher, gedeutet waren. Dafür wurden zwei neue Fälle von tangentialer Theilung der Zellen der Epidermis von Sanio aufgefunden: so 1860 bei *Buxus*,⁷⁾ 1864 beim Stamm der *Peperomia blanda*.⁸⁾ Gleichzeitig unterzog Metterius⁹⁾ die so häufig dicht unter der Oberhaut vorkommenden bastähnlichen Zellen (Meyen's Pleurenchym p. p.) als „Sklerenchym“ einer eingehenderen Betrachtung.

In den Jahren 1865 und 1866 erschienen dann zwei Abhandlungen von Thomas und Kraus, welche die ganze Frage wieder in den Vordergrund treten liessen. Thomas¹⁰⁾ fand bei verglei-

1) Botanische Zeitung 1848. S. 357 f.

2) A. a. O. S. 270.

3) Anatom. u. Physiol. d. Gewächse 1865. S. 182.

4) Die Pflanzenzelle 1852. S. 229, 230.

5) Abhandl. d. Senkenberg. Gesellsch. z. Frankfurt a. M. 1854. I. S. 135.

6) Lehrbuch d. Anatom. u. Physiol. I. S. 31. 283.

7) Botanische Zeitung 1860. S. 212.

8) Botanische Zeitung 1864. S. 195.

9) Die Hymenophyllaceen in Verhandl. d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften zu Leipzig. 1865. Math. Phys. Klasse Band VII. S. 432.

10) Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter. Pringsheim's Jahrbücher IV. S. 33 ff.

chender anatomischer Untersuchung der Laubblätter von Coniferen, dass die hier unter der Epidermis fast allgemein vorhandenen sklerenchymatischen Schichten deutliche Uebergänge zu den im Chlorophyll führenden Diachym zerstreuten dickwandigen Zellen, sowie zu dem grünen Parenchym selbst zeigten. Er schloss daraus, dass man jene Schichten nicht zur Oberhaut, sondern zum Grundgewebe des Blattes rechnen müsse. Wir werden sehen, dass dieser Schluss wohl einer wesentlichen Modification bedarf. Als ein Irrthum wird es sich dagegen herausstellen, dass Thomas die weitere Folgerung ziehen zu dürfen glaubte, dass dieses, an sich schon nicht durch die Entwicklungsgeschichte bekräftigte Resultat, auf alle blattgrünfreien Schichten unter der Epidermis überhaupt auszudehnen sei. Da Thomas bei seiner Aufzählung derartiger Fälle auch *Ficus*, *Begonia* und *Peperomia* nennt, so ist wohl zu vermuthen, dass er die seiner Auffassung entgegenstehenden Angaben von Meyen, Schacht und Sanio nicht gekannt hat.

Ebenfalls etwas zu einseitig behandelte bald darauf dieselbe Frage Kraus¹⁾ bei Gelegenheit seiner anatomischen Bearbeitung der Blattfiedern der Cycadeen. Er ging von der Beobachtung aus, dass oftmals im Blattstiel ein unmerklicher Uebergang zwischen dem blattgrünfreien Gewebe an der Oberfläche der Blattspreite und dem Collenchym der Rinde stattfindet. Er folgerte daraus, dass das letztere durch den petiolus in die Lamina übertrete und dass demnach die „mehrfache Epidermis“ der älteren Phytotomen bei *Begonia*, *Peperomia* u. A. als aus Umwandlung des Collenchyms der Rinde hervorgegangen zu betrachten sei, nicht aber zur Oberhaut gehöre. Kraus wurde in dieser Ansicht bestärkt dadurch, dass es ihm nicht gelang, sich durch Nachuntersuchung der *Peperomia blanda* von der Richtigkeit der von Sanio dabei geltend gemachten Anschauungsweise zu überzeugen. Abgesehen von diesem ungegründeten Widerspruch gegen eine auf thatsächlich richtigen Beobachtungen beruhende Angabe scheint mir hier zunächst ein Missverständniss des Begriffs „Collenchym“ vorzuliegen, insofern Kraus denselben als gleichbedeutend mit „äusserer Rindenschicht“ (Schleiden), „Aussenrinde“ (Sanio) gebraucht. Collenchym, ursprünglich von Link für die stark quellbaren Membranen der Mutterzellen des Pollens in Vorschlag gebracht, hat aber bisher in der maass-

1) Ueber den Bau der Cycadeenfiedern. Pringsheim's Jahrb. IV. S. 304.

gebenden botanischen Literatur einen solchen vergleichend morphologischen Sinn nicht gehabt, sondern sich, wie es auch die Bedeutung des Wortes fordert, einzig und allein auf eine gewisse Verdickungsform der Zellwände bezogen. Wo diese letztere, wie bei der mehrfachen Oberhaut fast sämtlicher Peperomien und Begonien, nicht vorhanden ist, da kann von Collenchym und auch von „umgewandeltem Collenchym“ nicht die Rede sein. Andererseits aber beruht der Schluss von Kraus noch auf der irrigen Prämisse, dass Gewebe, zwischen denen man im entwickelten Zustand keine Grenze erkennen kann, als morphologisch gleichwerthig betrachtet werden müssten. Es wird gleich nachgewiesen werden, dass gerade bei den angeführten Pflanzen die betreffenden Schichten nicht der Aussenrinde des Stammes, sondern der Oberhaut analog sind, da sie aus dieser hervorgehen. Diese Thatsache zeigt an sich, dass das Beweisverfahren, durch welches Kraus zur Annahme des Gegentheils geführt wurde, nicht richtig sein kann. Da Kraus nun durch die Verwechslung der bildlichen Auffassung, dass das Gewebe eines Pflanzentheils sich aus dem eines anderen „herausbilde“ mit einer wirklich stattfindenden Entwicklung die Verwandtschaft der sogenannten „mehrfachen Epidermis“ — ausschliesslich ihrer äussersten Zelllage — mit der farblosen Rinde nachgewiesen zu haben glaubte, so bezeichnete er, unter Verwerfung der Bauer'schen Annahme, die in Rede stehenden blattgrünfreien Zelllagen der Blattspreite als „Blattrinde, Hypoderma“. Wenn sich nun gegen den letzteren dieser beiden Ausdrücke, der weiter nichts, als die Lage jener Schichten andeutet, wenig einwenden lässt, vorausgesetzt, dass dieselben aus dem Grundgewebe des Blatts ihren Ursprung nehmen, so muss der erstere in um so höherem Grade Widerspruch erregen. Wir verstehen bei höheren Pflanzen unter Rinde allgemein die ausserhalb des Gefässbündelkreises gelegenen Gewebe bis zur Epidermis. Wollen wir demnach überhaupt von einer Blattrinde sprechen, so müssen wir Alles das unter diesem Ausdruck begreifen, was zwischen Oberhaut und Gefässbündeln liegt. Da hierfür aber bereits die Worte Mesophyll und Diachym vorhanden sind, so scheint mir kein Grund für die Einführung eines neuen Ausdrucks vorzuliegen. Nur in denjenigen Fällen könnte meines Erachtens die Kraus'sche Bezeichnung möglicherweise Anwendung finden, wo im Blatt ein wahrer Gefässbündelkreis vorkommt, der ein „Blattmark“ von einer „Blattrinde“ trennt, wie beispielsweise bei *Portulacca* und anderen sogenannten

Fettpflanzen. Doch wäre selbst da, wie ich glaube, eine solche Terminologie nicht empfehlenswerth, da sie die Gefahr falscher Analogieen zu nahe legt. In dem von Kraus selbst vorgeschlagenen Sinne möchte ich den Begriff keinenfalls annehmen, weil man doch auch da, wo bei Stämmen ein innerer Chlorophyll führender und ein äusserer farbloser Rindentheil sich unterscheiden lassen, beide zusammen, nicht aber den äusseren blattgrünfreien allein als „Rinde“ bezeichnet.

Ziemlich gleichzeitig mit den eben besprochenen beiden Arbeiten erschien dann eine Abhandlung von Leitgeb¹⁾, in welcher derselbe, bei Gelegenheit der Schilderung der Entstehung der Wurzelhülle der Orchideen und Aroideen aus der Epidermis des Wurzelkörpers, den Gedanken ausspricht, dass die Oberhaut durch tangentielle Theilung — wenigstens in dem von ihm betrachteten Falle — als solche fortzubestehen aufhört. Wir werden später zu untersuchen haben, ob diese Anschauungsweise einer umfassenderen Anwendung fähig ist. Im Jahre 1867 machte dann Hofmeister²⁾ noch einmal auf die Beobachtungen von Meyen und Schacht über *Ficus* aufmerksam und gab den Sachverhalt richtig an.

Eine neue Gestalt erhielt darauf die ganze Frage durch Sachs.³⁾ Derselbe fasste unter dem Namen der „Hautgewebe“ ausser dem, was Schleiden zu den „Epidermoidalbildungen“ gerechnet hatte, noch etwaige durch Theilung der Epidermis entstandene Schichten, sowie alles Das zusammen, was Kraus Hypoderma genannt hatte. Sachs bezeichnete aber diese letzteren Schichten im Gegensatz zu Kraus mit dem sonst gleichbedeutenden Ausdruck der „subepidermalen“. Während demnach Kraus und Thomas diese letzteren Gewebe alle zum Grundgewebe gestellt hatten, finden wir sie nun insgesamt mit der Oberhaut verbunden, deren Vorhandensein Sachs auch bei unterirdischen und untergetauchten höheren Pflanzen annimmt. Der Letztere schloss endlich an die „Hautgewebe“ auch die als eigenartig differenzirt erkennbaren äusseren Schichten der Muscineen und Thallophyten an.

Ich beende hiermit die Schilderung des Entwicklungsganges der zur Zeit über die Mehrschichtigkeit der Epidermis bestehenden

1) Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften d. Acad. zu Wien. Math.-Phys. Klasse 1865. XXIV. S. 253.

2) Lehre von d. Pflanzenzelle. S. 180 Anm.

3) Lehrbuch d. Botanik. 1868. S. 76 ff.

Ansichten. Manches mag auch mir noch entgangen sein; soviel aber können wir aus dieser Uebersicht entnehmen, dass die Fragestellung vor Allem auf folgende Punkte zu richten ist:

1) Theilen sich bisweilen wirklich die Zellen der Oberhaut tangential und geben so mehreren blattgrünfreien, oberflächlichen Schichten die Entstehung?

2) Gehen ähnliche Schichten bei anderen Pflanzen aus dem Grundgewebe hervor?

3) Ist es möglich und zweckmässig, diese beiden Reihen von Fällen auf Grund der Verschiedenheit der Entwicklung scharf zu trennen?

Diese Fragen erhalten noch eine besondere Bedeutung durch den neuerdings von Hanstein¹⁾ ausgesprochenen, auf Beobachtungen bei zahlreichen Phanerogamen gegründeten Satz, dass schon im Vegetationspunkt selbst das Meristem der Oberhaut, das „Dermatogen“ von dem des Grundgewebes gesondert sei, dass demnach die letztere eine weit grössere Selbstständigkeit besitze, als bisher angenommen wurde. Es weist Hanstein auch selbst auf die Beziehung dieses Satzes, welchen ich in vielen Fällen bestätigen kann, zur Lehre von der mehrfachen Oberhaut hin, sowie auf die Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse über deren Entwicklungsgeschichte, und fordert zur Untersuchung der letzteren auf.

Wenden wir uns also zunächst zu dem ersten der oben aufgestellten Fragepunkte und beginnen mit der Prüfung der ältesten Angaben, derer über die Blätter von *Ficus*. Die blattgrünfreien Schichten wurden hier 1821 entdeckt von Treviranus bei *F. bengalensis*²⁾, Meyen fand dieselben bei *F. elastica*³⁾, der jüngere Krocker bei *F. ulmifolia*⁴⁾, Payen bei *F. reclinata*, *ferruginea*, *Carica*, *laurifolia*, *Neumanni*, *nymphaeifolia*⁵⁾, Schacht bei *F. australis*.

1) Festschrift der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zum 50jährigen Jubiläum der Universität Bonn. S. 109.

2) Vermischte Schrift. IV. S. 11. Payen, mémoire sur le développement des végétaux in Mém. prés. à l'acad. d. sciences pas div. savants. Tome IX. Taf. V. 9.

3) Phytotomie S. 311, Müllers Archiv. 1839. S. 264, Payen a. a. O. Taf. II., Schacht in Abhandl. d. Senkenberg. Gesellschaft in Frankfurt 1854, S. 133f., Lehrbuch d. Anatomie u. Physiologie I. 283, Unger, Anatomie u. Physiologie S. 190, Hofmeister, die Pflanzenzelle S. 180.

4) a. a. O. Fig. 51, Schacht in Senkenb. Abhandl. S. 133f

5) a. a. O. Taf. III. IV. V. VI.

lis, lutescens¹⁾), Weddell bei *F. salicifolia*²⁾) auf. Da nach den Abbildungen von Schacht und Weddell zu vermuthen war, dass *Ficus australis* besonders lehrreiche Resultate geben werde, so wählte ich diese Art zur Untersuchung. Wie Schacht richtig angiebt, ist schon vor dem Abfallen der Stipulen eine deutliche aber einfache Epidermis vorhanden, welche sich durch stärkeren Gehalt an Plasma, Mangel des Chlorophylls und Bildung zahlreicher Haare als solche charakterisirt. Die letzteren sind auf beiden Blattseiten schon vor der tangentialen Theilung der Oberhautzellen sehr entwickelt, einige dünnwandig und vielzellig, andere, die namentlich auf der Blattunterseite zahlreich auftreten und nur aus einer langen Zelle bestehen, haben ihre Zellwand, soweit sie frei hervorragt, bereits mächtig verdickt. Ebenso sind Anlagen von Cystolithen schon vor der Theilung vorhanden; die sie enthaltenden Oberhautzellen sind noch ebenso gross als die übrigen, der Zellstoffzapfen reicht von aussen her bis etwa zu ihrer Mitte, auch weiter. Nun erst tritt die Theilung in den nicht Cystolithen führenden Zellen der Epidermis ein: die innere Tochterzelle wird meist schon bei ihrer Entstehung von der äusseren an Grösse übertroffen. Die letztere theilt sich bald noch einmal und dieser Vorgang wiederholt sich dann auf der Blattoberseite fast immer, seltener auch auf der Unterseite in der äussersten Zelle, so dass die fertige Oberhaut oben 4, unten 3 Schichten stark zu sein pflegt. Seltener bildet auch die erste innerste Tochterzelle noch eine tangentielle Scheidewand: meist wächst sie nur stark senkrecht zur Blattfläche. Die ersten beiden Theilungen fand ich in zahlreichen Zellen eingetreten schon bei Blättern, die noch fest von ihren Stipulen umhüllt waren, im Gegensatz zu einer Angabe Schacht's über die Zeit des Auftretens der „Epidermalschicht“ — nach dem Hervortreten des Blattes war die Entstehungsweise der mehrfachen Epidermis auf der Oberseite schon nicht mehr deutlich erkennbar, während sich die Oberhautzellen der Blattunterseite erst eben getheilt hatten. Die Cystolithen führenden umfangreichen Zellen sind bei *F. australis* einfach stark gewachsene und ungefächert gebliebene Zellen der Epidermis — seltener findet man einen Cystolith in einer äusseren Tochterzelle. Die von mir beobachtete Folge der Scheidewände stimmt mit derjenigen überein, die Meyen bei *F. elastica* an-

1) In Senkenb. Abhandl. S. 133 f.

2) Annales d. scienc. naturelles IV. Ser. Tome II. S. 271.

giebt. Da das Blatt nach seiner Entfaltung noch sehr stark in die Fläche wachsen muss, um seine volle Grösse zu erlangen, so theilen sich alle Schichten desselben sehr oft radial d. h. senkrecht zur Spreitenebene, wodurch die genetische Verwandtschaft der einzelnen Zellen unter einander bald aufhört, sich in der Anordnung derselben zu erkennen zu geben. Ganz besonders reichlich treten diese radialen Wände in der äussersten, schliesslich ziemlich kleinzelligen Schicht der mehrfachen Epidermis auf, von da nach innen ihre Zahl vermindern.

Nach den Abbildungen von Krocker, Schacht, Payen und Weddell ist anzunehmen, dass auch die Blätter der vielen anderen oben genannten Arten der Gattung *Ficus* in derselben Weise ihre Oberhaut vervielfältigen — nur bei *F. elastica* liegen noch bestimmte Angaben (Meyen, Hofmeister) vor. Andere Formen behalten stets ihre ursprüngliche einfache Epidermis auf beiden Blattseiten (*F. lutescens*, *ulmifolia*).¹⁾

Was die Peperomien betrifft, deren mehrfache Oberhaut Treviranus²⁾ ebenfalls entdeckte, so ist zunächst die Angabe Sanio's aufrecht zu erhalten, dass bei *P. blanda* H. B. K. sich die Zellen der Epidermis des Stamms tangential theilen. Diese Beobachtung ist ohne alle Schwierigkeit zu wiederholen, da die Theilung, wie schon Sanio³⁾ bemerkt, verhältnissmässig spät eintritt; sie geschieht mehrere Internodien hinter dem Stammscheitel und dabei in verschiedenen Zellen noch zu verschiedener Zeit. Kraus bezweifelt dieselbe daher durchaus mit Unrecht. Auch am Blattstiel wird bei der genannten Pflanze die Oberhaut in derselben Weise wie am Stamm verdoppelt; eine weit höhere Entwicklung erreicht sie aber auf der Blattspreite. Schon 1821 fand Treviranus (a. a. O.), dass sich auf der Oberseite derselben bei *Piper pellucidum* = *Peperomia pellucida* H. B. K. eine aus vielen Zelllagen bestehende Oberhaut finde, während dieselbe auf der Unterseite einfach sei, und dehnte dann 1835 diese Beobachtung noch auf *Pep. magnoliifolia* Dietr. und *Chavica maculata* Miq. aus.⁴⁾ Payen⁵⁾ fügte *Artanthe colubrina* Miq. hinzu. Ich fand denselben Bau, ausser

1) In Abhandl. v. Senkenberg. Gesellschaft 1854 S. 142.

2) Vermischte Schriften IV. S. 11.

3) Botan. Zeitung 1862 S. 213.

4) Physiologie s. Gewächse I. S. 449.

5) a. a. O. Taf. VI. 4.

bei den beiden erstgenannten Arten, noch bei *Peperomia blanda* H. B. K., *peireskiifolia* H. B. K., *rubella* (Hook.) Miq., *galioides* H. B. K., *polystachya* Dietr., *incana* Dietr., *arifolia* Miq., *obtusifolia* Dietr., *argyracea* hort. Bonn. und habe mich bei mehreren dieser Formen auf das bestimmteste überzeugt, dass ursprünglich auch auf der Blattoberseite eine einfache Epidermis vorhanden ist. Bei den Blättern der *Pep. blanda* theilt dieselbe sich schon bei noch geringer Blattlänge (3mm.) zum ersten Mal tangential, dann (bei etwa 6mm.), die innere unterdessen stark senkrecht zur Spreitenfläche gewachsene Tochterzelle noch einmal ebenso. Diese Scheidewandbildung beginnt in der Mittellinie des Blattes und schreitet von da gegen den Rand hin fort. Nahe dem letzteren findet man auch noch an ziemlich weit entwickelten Blättern bisweilen ungetheilte Oberhautzellen, häufig Paare von solchen, deren genaue Uebereinanderlagerung sie deutlich als durch tangentielle Theilung entstandene Schwesterzellen erkennen lässt. Auf dem grössten Theil der Blattspreite wird dies Verhältniss hingegen bald dadurch getrübt, dass die äussere Lage zahlreichere radiale Wände bildet, als die innere; jene wird dadurch viel kleinzelliger und zeigt nach vollendetem Flächenwachsthum des Blattes keine genetische Beziehung mehr zu den ihr innen angrenzenden Schichten grosser blattgrünfreier Zellen gleichen Ursprungs. Die letzteren vermehren sich oft noch weiter, indem die innerste der durch die zweite tangentielle Theilung entstandenen Tochterzellen diesen Vorgang noch einmal wiederholt.

Unmittelbar unter der so entstandenen 2—4schichtigen Epidermis, deren Zellen nach Beendigung ihrer Entwicklung wässerige Flüssigkeit mit äusserst wenigen Einlagerungen führen, befindet sich bei *P. blanda* zunächst eine Lage stark Chlorophyll führender, kurz cylindrischer, zur Blattfläche senkrecht gestellter Zellen, welche dem „pallisadenförmigen Parenchym“ (p. supérieur Brongn.) der meisten Laubblätter entsprechen (P) und bei anderen *Peperomien* mehrere Schichten bilden (Taf. VI. Fig. 1 und 4). Dann folgen einige Lagen locker aneinander gefügter, bedeutend grösserer Zellen, welche weniger Blattgrün, in alten Blättern aber viel Stärke enthalten und in ihrer Gesamtheit das „schwammige Parenchym“ (p. caverneux ou spongieux Brongn.) darstellen (S). Dann endlich die einfache untere Epidermis (Eu). Auf beiden Blattseiten sind kurze kopfförmige und vielzellige langkegelförmige Haare reichlich vorhanden. Dieselben entstehen nur zum kleinsten Theil,

namentlich gegen die Blattränder hin, vor der tangentialen Theilung der Oberhautzellen. — Die allermeisten bilden sich erst nach derselben aus der äusseren Tochterzelle, nachdem diese inzwischen oft schon mehrere radiale, d. h. zur Fläche der Spreite senkrechte Wände gebildet hat.

Einen ganz ähnlichen Bau zeigen die erwachsenen Blätter von *P. polystachia* und *argyrea*; bei *O. arifolia* ist die Epidermis der Oberseite meist nur zweischichtig, die Entwicklung derselben durch tangentiale Theilung einer Zelllage noch am fertigen Blatt ziemlich deutlich. Bei demjenigen von *P. incana* sind die oberen, farblosen Schichten schon 7—8 Zellen stark und ihr Gesamtdurchmesser übertrifft bereits den des ganzen Chlorophyll führenden Gewebes; die Anordnung der Zellen in zur Blattfläche senkrechte Reihen ist sehr verwischt. Ungemein deutlich ist dieselbe dagegen bei *P. peireskiifolia*: ein Stück eines Blattquerschnitts dieser Pflanze stellt Taf. VI. Fig. 1 dar. Die beiderseits äusserste Zelllage besitzt hier stark verdickte, mit Chlorzinkjod sich gelb färbende Aussen- und Seitenwände (Taf. VI. Fig. 2 am oberen Rande E), während die inneren, blattgrünfreien Schichten der Oberseite (F) keine irgend erhebliche Verdickung zeigen und sich mit Chlorzinkjod leicht bläuen. Auch bei dieser Art habe ich die Entwicklungsgeschichte untersucht und auch hier am ganzen Umfang des Blattes ursprünglich eine einfache Epidermis gefunden, welche schon vor ihrer ersten tangentialen Theilung zahlreiche Kopfhaare bildet. Diese tritt hier verhältnissmässig spät ein, bei einer Blattlänge von etwa 7mm. (Taf. VI. Fig. 3). Die äussere Tochterzelle entwickelt dann entweder zuerst eine zur Fläche der Lamina senkrechte, und dann in jeder der so gebildeten Tochterzellen eine tangentiale Wand, oder sogleich eine solche der letzteren Art — es entsteht dadurch die schliesslich äusserste, später stark verdickte und cuticularisirte Zelllage. Die innere Tochterzelle ersten Grades theilt sich dann noch einmal parallel zur Blattfläche, worauf nach Streckung der Zellen die mehrfache Oberhaut bereits dem Chlorophyll führenden Gewebe an Dicke gleich kommt. Dieser Zustand bleibt mit geringen Abweichungen (Taf. VI. Fig. 5) bestehen bis das Blatt etwa $\frac{5}{8}$ seiner definitiven Länge erreicht hat (25—50mm.). Dann beginnt eine lebhafte Zellbildung in der innersten, dem pallisadenförmigen Parenchym nächsten Zelle, indem immer wieder die jeweilig innerste, dem pallisadenförmigen Parenchym und somit dem Heerde der Assimilation nächste

Tochterzelle sich wieder theilt (Taf. VI. Fig. 4), ohne dass das Auftreten von Scheidewänden in weiter nach der Oberfläche hin liegenden Zellen ganz ausgeschlossen wäre. Die so entstandenen zahlreichen Zellen sind anfangs tafelförmig, meist viel breiter als hoch, erst schliesslich strecken sie sich gewaltig senkrecht zur Blattfläche und stellen dann ein massenhaftes farbloses Gewebe dar, welches bis siebenmal dicker ist, als das ganze Mesophyll. Auf dem Umstand, dass hier die meisten Theilungen erst nach beinahe vollendetem Flächenwachthum der Spreite stattfinden, beruht die äusserst regelmässige Anordnung der Zellen, deren genetische Reihen man noch an alten Blättern oft durch die ganze Dicke der mehrfachen Oberhaut hindurch leicht verfolgen kann.

So umfangreich wie bei *P. peireskiifolia* habe ich die letztere im Verhältniss zum Mesophyll bei keiner anderen Art gefunden; sie fällt dagegen noch mehr in die Augen bei *P. rubella* und *galioides* wegen der Kleinheit des Blattes und der glasartigen Durchsichtigkeit der farblosen Schichten, welche, namentlich bei *P. galioides*, gestattet, dass man von oben her durch jene hindurch den im pallisadenförmigen Parenchym verlaufenden Blattnerv deutlich wahrnimmt. Bei *P. rubella*, wo ich die Entwicklungsgeschichte verfolgt habe, geschieht die erste tangential Theilung der ursprünglich einfachen Oberhaut schon ungemein zeitig (Taf. VI. Fig. 8), viel früher noch als bei *P. blanda*, jedoch bereits nach Anlegung einiger Kopfhaare. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird dann das Anfangs wenig gekrümmte Blatt durch stärkeres Flächenwachsthum der Unterseite löffelförmig (Querschnitt Taf. VI. Fig. 7) und schmiegt sich vermöge dieser Form eng an die jüngeren, zu einer sphäroidalen Knospe zusammengedrängten Blätter an. Wenn es dann aber, etwa 7mm. lang, sich frei zurückbiegt, so steigert sich die Vermehrung und Streckung der Zellen der bis dahin vom Mesophyll noch an Dicke übertroffenen mehrfachen Oberhaut so sehr, dass die löffelförmige Höhlung der Blattoberseite nicht nur vollständig ausgefüllt wird, sondern dass das Blatt vielmehr einen biconvexen Querschnitt erhält (Taf. VI. Fig. 6). Der grau gehaltene Theil deutet in Fig. 6 und 7 das Mesophyll, der farblose die mehrfache Epidermis an.

In den bisher beschriebenen Fällen sind alle Schichten der letzteren — mit Ausnahme der äussersten bei *P. peirekiifolia* — dünnwandig, namentlich ohne allen collenchymatischen Bau. Dieser findet sich dagegen hier in 3—4 oberflächlichen Lagen bei *P.*

magnoliifolia recht schön und weniger deutlich ausgebildet auch bei *P. obtusifolia* und nach Payen's Abbildung bei *Artanthe colubrina*. Zu einer vollständigen Entwicklungsgeschichte fehlte es mir bei diesen beiden Arten an geeignetem Material, doch konnte ich bei der erstgenannten soviel feststellen, dass gegen den Rand eines jungen Blattes hin Paare deutlich superponirter farbloser Zellen, augenscheinlich durch tangentielle Theilung eine Oberhautzelle entstanden, unmittelbar neben einem erst zweizelligen Kopfhaar vorhanden waren. Es ist demnach im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die dicken blattgrünfreien Schichten, obwohl sie später eine sehr unregelmässige Anordnung der Zellen zeigen, auch hier aus der ursprünglich einfachen Epidermis hervorgehen.

Hinsichtlich des Inhalts der mehrfachen Oberhaut sämtlicher untersuchter *Peperomien* will ich noch bemerken, dass der mehrfach zu deren Bezeichnung angewandte Ausdruck „blattgrünfreie Schichten“ zwar relativ, aber nicht in aller Strenge richtig ist, indem ich bisweilen spärliche kleine Chlorophyll-Körner in denselben beobachtet habe. Sonst kommen ausser wässrigem, schwach sauer reagirendem Saft in diesen Zellen, welche in ihrer Jugend Zellkerne und reichliches Plasma führen, später nur sehr zerstreute Stärkekörnchen und vereinzelt grosse, manche kleineren Zellen fast ganz ausfüllende Tropfen aromatischen Oels vor. — Die Anwesenheit plasmatischer Stoffe ist kaum nachzuweisen. Nichts destoweniger kann auch in diesen Zellen selbst bei alten Blättern eine lebhafte Neubildung eintreten, wie ich unten zeigen werde. Die letzteren scheinen dabei lange Zeit an der Pflanze zu bleiben — ich fand ihre Oberfläche oft mit kleinen einfachen Algen bedeckt, wie Leitgeb das von den Luftwurzeln tropischer Orchideen angiebt.¹⁾

Die silberglänzenden Flecken auf der Blattoberseite von *P. argyracea* werden, wie bei den *Begonien* u. s. w., durch luftführende Zwischenzellräume verursacht, welche in diesem Fall vom pallisadenförmigen Parenchym her zwischen die inneren grossen Zellen der mehrfachen Oberhaut bis etwa zu deren halbem Durchmesser eindringen.

Die letztere bildet in keinem Falle Spaltöffnungen — dieselben werden vielmehr bei allen untersuchten Arten ausschliesslich auf

1) a. a. O. S. 187.

der Blattunterseite gebildet, wie dies schon Rudolphi¹⁾ bei *P. blanda*, *obtusifolia* fand, und zwar werden sie durch nach drei Richtungen der Fläche fortschreitende Theilungen angelegt.²⁾

Eine zweite Pflanzengruppe, welcher man eine vielfache Epidermis zugeschrieben hat, sind die Begonien. Eine darauf bezügliche Beobachtung Meyen's bei *B. umbellata* habe ich bereits erwähnt (§. 6); ziemlich gleichzeitig fand Treviranus³⁾, dass bei *B. heracleifolia* an der unteren Seite des Blatts zwei, an der oberen drei Oberhautschichten vorhanden seien, welche nach aussen zu kleinzelliger würden, und dass die Gesamtdicke derselben eine im Verhältniss zu dem zwischen ihnen liegenden Mesophyll sehr bedeutende sei. Auf die Grösse der in ihnen gelegenen Athemhöhlen machte Meyen⁴⁾ bei *B. nitida* aufmerksam und gab eine darauf bezügliche Abbildung. Payen⁵⁾ fand die Oberhaut bei den Blättern von *B. undulata*, Unger⁶⁾ bei denen von *B. manicata*, Hildebrand⁷⁾ beim Stamm der *B. tomentosa* mehrschichtig. — Kraus⁸⁾ kann sich bei *B. umbellata* dieser Anschauung „nicht anschliessen“.

Ich habe die Entwicklung bei Blättern von *B. manicata* (Taf. VI. Fig. 9) untersucht. So lange dieselben noch von ihren Stipulen umhüllt sind, haben sie beiderseits eine einfache Epidermis, welche im Allgemeinen 3—4 blattgrünführende Schichten umschliesst; nur auf der Unterseite an den Nerven sind noch ausserdem zahlreiche, an Chlorophyll arme Zellen vorhanden. Die Oberhautzellen wachsen senkrecht zur Lamina, bis das Verhältniss ihrer Höhe und Breite an der Oberseite etwa 5 : 1, an der unteren 3 : 2 ist — nur an den Nerven bleibt dasselbe ungefähr 1 : 2. Die Theilung tritt, ziemlich zur Zeit des Hervortretens des Blattes und zwar zuerst an der Oberseite ein, deren Zellen dann zwar im Durchschnitt eben so breit als die der Unterseite, aber 3—4 Mal so

1) Anatomie S.

2) Vgl. Strassburger, Ein Beitrag z. Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen in Pringsheim's Jahrb. V. S. 297 ff.

3) Physiologie d. Gewächse I. S. 450.

4) Neues System d. Pflanzenphysiologie I. S. 264. Abb. Taf. V. 5.

5) a. a. O. Taf. VI. 3.

6) Anat. u. Physiol. S. 184.

7) Untersuch. über die Stämme d. Begoniaceen S. 20. Die Entstehung durch Theilung ist nicht angegeben. Vgl. Sachs Lehrbuch S. 79.

8) a. a. O. S. 316.

hoch sind: die innere Tochterzelle übertrifft stets die äussere an Grösse. Schon vor der Theilung sind zahlreiche Kopfhaare vollständig entwickelt. Später bildet häufig die innere Tochterzelle noch eine tangentialen Wand — schliesslich ist die Dicke der oberen Epidermis beträchtlicher, als die des Blattgrün führender Mesophylls, dessen oberste Zellschicht sich zu einem kurzzelligen pallisadenförmigen Parenchym entwickelt. Das Letztere zeigt auch bei *B. manicata* die von Kraus¹⁾ bei *B. umbellata* beobachtete Eigenthümlichkeit, dass seine Zellen in ihrem oberen Theil kein Chlorophyll enthalten (Taf. VI. Fig. 9). Besonders schön ist dieselbe Erscheinung bei *B. Drègei* zu finden.

Die Verhältnisse an der Blattunterseite erhalten dadurch ein besonderes Interesse, dass hier bei gleichfalls doppelter Oberhaut Spaltöffnungen gebildet werden. Während des lebhaften zur Spreitenfläche senkrechten Wachstums der Zellen der Epidermis bemerkt man, dass manche derselben sich minder stark verlängern. Von diesen kürzeren Zellen wird ein Theil zu Kopfhaaren, ein anderer zu Urmutterzellen von Spaltöffnungen. Die ersteren, von schmalerer Gestalt, bleiben an ihrem unteren Theil in fester Verbindung mit dem Blattgrün führenden Gewebe. Ihre Spitze liegt in einer flach trichterförmigen Vertiefung, welche später in ihrer Mitte die obere, kopfförmige Anschwellung des Drüsenhaars zeigt, während die Fusszelle, welche rings von anderen Oberhautzellen umschlossen ist, sich mehrfach theilt und eine am fertigen Blatt zwischen die sehr grossen Zellen der inneren Oberhautschicht eingeschaltete Gruppe kleiner, stark mit körnigem Inhalt gefüllter Zellen bildet. Ueber die Entwicklungsweise der zweiten Art kürzerer Zellen der Epidermis zu Spaltöffnungen habe ich schon früher²⁾ gesprochen: hier nur noch die Bemerkung, dass erst nach Eintritt der Theilungen der Mutterzelle nach drei Richtungen des Raumes die Fächerung der übrigen Oberhautzellen durch eine tangentialen Wand erfolgt.

Obwohl bei dem sehr bedeutenden Flächenwachsthum der in Rede stehenden Blätter noch nach der tangentialen sehr viele zur Spreite senkrechte Theilungen aller Schichten eintreten, bleibt die genetische Beziehung der beiden zur Epidermis gehörigen doch selbst am erwachsenen Blatt ziemlich, stellenweise sogar vollkommen deutlich (Taf. VI. Fig. 9).

1) a. a. O. S. 327.

2) Ueber das Hautgewebe des Gramineen. Diese Jahrb. Band VII.

Andere Arten, wie *B. sanguinea*, *ricinifolia*, *peltata* haben an ihren Blättern eine vier bis fünf Zellen starke mehrfache Oberhaut, *B. Drègei*, *Fischeri* an Blatt und Stamm eine einfache, die jedoch am ersteren aus sehr grossen Zellen besteht. Einfach und kleinzellig ist dieselbe am Blattstiel der *B. manicata*; nur vereinzelt kommen hier tangentielle Scheidewände in ihr vor. Darunter befindet sich in diesem Theil der Pflanze ein schönes Collenchym, ähnlich wie es Sachs¹⁾ abgebildet hat; die eigenthümliche Verdickung erstreckt sich auch auf die inneren Ecken der Oberhautzellen. Dasselbe kommt auch an den grossen Blattnerven vor und es zeigt sich, dass die Epidermis beim Uebergange über den nach unten weit vorspringenden Rücken des Nervs nach dessen höchster Kante hin immer kurzzelliger wird, an der letzteren selbst findet man flache ungetheilte Oberhautzellen. Es ist hier bei genauer Verfolgung der einzelnen Gewebe möglich, sich schon allein durch Betrachtung des fertigen Zustandes von der Unrichtigkeit der oben erwähnten Hypothese zu überzeugen. Der Collenchym entsteht, wie gewöhnlich, aus dem Grundgewebe des Blatts — seine Verdickung hat schon vor der Verdoppelung der Oberhaut begonnen, so dass man dann deutlich die einfache Epidermis über das bereits als solches erkennbare Collenchym fortgehen sieht und die Unabhängigkeit beider von einander erkennen kann.

Mögen die bisher gemachten Mittheilungen, da sie nur drei Familien umfassen, auch nur einen kleinen Theil der vorkommenden Erscheinungen erschöpft haben, so genügen sie doch, um zunächst zu beweisen, dass die oben gestellte Frage, ob die Epidermis sich bisweilen durch tangentielle Theilung vervielfältige, ohne Zweifel mit ja zu beantworten ist. Es zeigt sich ferner, dass der von Nägeli und Schwendener²⁾ aufgestellte, schon von Hofmeister³⁾ auf Grund eigener Beobachtungen bei *Ficus* und der meinigen bei *Peperomia* als nicht zutreffend bezeichnete Satz, dass erst nach Aufhören der tangentialen Theilungen in der äussersten Zellschicht Trichome entstehen, in vielen Fällen unrichtig ist. Es ist endlich hervorzuheben, dass bei der Bildung zahlreicher Schichten aus der ursprünglich einfachen Epidermis das Meristem zu deren Ent-

1) Lehrb. d. Botanik. S. 24.

2) Nägeli und Schwendener, das Mikroskop. II. S. 593.

3) Allgemeine Morphologie. S. 416. Bei *Acanthostachys* sind die Verhältnisse andere, wie weiter unten gezeigt werden soll.

wicklung bald zunächst dem Mesophyll (*Peperomia*, *Begonia*), bald in der äussersten Zellschicht sich befindet (*Ficus*), dass mithin nach Sanio's Bezeichnungsweise die Theilungsfolge bald centripetal, bald centrifugal ist.

Was nun die Deutung der eben beschriebenen Erscheinungen anbelangt, so sind drei Formen der Anschauung möglich. Entweder 1) man bezeichnet nur die äusserste Zellschicht als Epidermis, wie das Meyen und Schacht versucht haben, die Gesamtheit der blattgrünfreien Schwesterzellen aber mit einem eigenen Ausdruck; oder 2) man nimmt an, dass nach der Theilung überhaupt keine Oberhaut mehr vorhanden sei, sondern ein durchweg eigenartiges Gewebe. Oder man fasst 3) alle durch Theilung einer einfachen Oberhaut entstandenen Zellschichten unter dem Namen der „mehrfachen Oberhaut“ zusammen.

Die erste dieser drei Hypothesen scheint auf den ersten Blick viel für sich zu haben. Zunächst muss ich in allen von mir beobachteten Fällen das von Treviranus ausgesprochene Gesetz bestätigen, dass die äusseren Schichten des durch Theilung aus der Epidermis hervorgegangenen Gewebes kleinzelliger sind, als die inneren. Bisweilen, wie bei *Begonia manicata*, *Peperomia peireskii*-*folia* setzt sich auch die äusserste Zellschicht hinsichtlich ihrer Form recht scharf gegen die innen ihr angrenzenden farblosen Zellen ab. Ausserdem zeigt nur diese äusserste Lage Cuticularisierung ihrer oberflächlichen und zum Theil auch seitlichen Zellwände, nur sie allein kann Haare und Spaltöffnungen entwickeln. Es kommt dabei noch besonders der Umstand in Betracht, dass bei den *Peperomien* mit behaarten Blättern ein Theil der Trichome vor der Theilung aus den ursprünglichen einfachen Oberhautzellen, eine viel grössere Menge aber (nach derselben) aus den äussersten Tochterzellen entsteht. Die verschiedenen Haare sind demnach, wenn wir nicht die jeweilig äusserste Zellschicht allein als wirkliche Epidermis betrachten, entwicklungsgeschichtlich nicht gleichwerthig; sie gehen aus Mutterzellen verschiedenen Grades hervor. Dasselbe gilt von den Spaltöffnungen der *Begonien*. Während die Urmutterzellen der ersten Stomata, deren Entwicklung ich früher beschrieben habe, einer ungetheilten Oberhautzelle entsprechen, werden bei fortschreitendem Flächenwachsthum des Blatts zahlreiche weitere Spaltöffnungen nachgebildet, indem in einem Theile der inzwischen entstandenen äusseren Tochterzellen der Epidermis nach drei Richtungen der Fläche gerichtete Wände auftreten. Die inneren farb-

losen Zellen betheiligen sich an der Anlegung dieser Stomata nur insofern, als sie schon, ehe noch die eigentlichen Mutterzellen der letzteren vorhanden sind, durch Auseinanderweichen die Athemhöhle entwickeln. Es scheint demnach auch hier, als ob man nur die in jedem Augenblick oberflächliche Zelllage der ursprünglichen Oberhaut gleich achten, nur sie als „wirkliche Epidermis“, das innere farblose Gewebe aber etwa nach dem Vorgange von Oudemans¹⁾ als „intermediäres“ bezeichnen müsse.

Nichtsdestoweniger lässt sich diese Auffassung nicht durchführen. Was zunächst die auf die äusserste Zellschicht beschränkte Haarbildung betrifft, so hat schon Leitgeb²⁾ mit Recht darauf hingewiesen, dass sie eben nur hier möglich sei und dass daher ihr Auftreten nicht eine spezifische Verschiedenheit der oberflächlichen Lage von den inneren beweisen könne. Ausserdem habe ich einen Fall beobachtet, in dem die innere von zwei durch Theilung einer ursprünglich einfachen Epidermis entstandenen Schichten durch Spitzenwachsthum ihrer Zellen nach dem Parenchym zu, wenn auch natürlich nicht wahre Trichome, so doch bedeutende kegelförmige Verlängerungen bildet, welche ein Freund paradoxer Ausdrücke leicht als eine „Haarbildung nach innen“ bezeichnen möchte (Taf. VI. Fig. 11). Die Epidermis der Blattoberseite von *Arbutus Unedo* besteht anfangs aus kurz prismatischen, oben und unten flach endenden Zellen, welche ein in der Entwicklung begriffenes pallisadenförmiges Parenchym überdecken. Später beginnen die meisten derselben sich spitz nach innen zu wölben (Taf. VI. Fig. 10) und treiben so endlich zwischen die unter ihnen liegenden Zellen lange conische Fortsätze hinein, während sie sich zugleich tangential theilen. Die Fortsätze enthalten nie Chlorophyll und fallen daher auf jedem Durchschnitt des Blatts sehr in die Augen. Da andere Oberhautzellen sich ebenso verlängern, aber ungetheilt bleiben und namentlich die Verlängerungen schon lange vor der Bildung der tangentialen Scheidewand sich zu entwickeln beginnen, so können wir doch nicht umhin, dieselben zur Epidermis zu rechnen, und den Zellen der letzteren in diesem Falle eine ähnliche Thätigkeit nach innen zuzuschreiben, wie sie bei der Haarbildung nach aussen stattfindet. Trotzdem möchte ich, um Begriffsverwirrung zu ver-

1) Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Abh. d. Acad. z. Amsterdam. Math. Phys. Klasse 1861.

2) Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften d. Akad. zu Wien. 1865. S. 213.

meiden, die betreffenden spitzen Aussackungen nicht als „Haare“ bezeichnen. Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch, jedoch viel schwächer, bei *Maranta zebrina*. Der eben beschriebene Fall ist übrigens nicht nur ein Argument gegen die begriffliche Trennung der äusseren und inneren Tochterzellen der Oberhaut, sondern auch gegen den Beweisgrund, welchen Thomas¹⁾ dafür geltend macht, dass die sclerenchymatischen Zellen der Coniferen-Laubblätter zum Grundgewebe zu rechnen seien. Er beruft sich zu diesem Behufe auf die Thatsache, dass einzelne dieser Zellen, welche bei *Cephalotaxus pedunculata* unter der Oberhaut der Blätter eine „nicht geschlossene Schicht“ bilden, Aeste zwischen die Zellen des Pallisaden-Parenchyms hinabsenden, wodurch der Charakter einer „Schicht“, der doch für Oberhautgebilde wesentlich sei, ganz verloren gehe. Wir haben gesehen, dass bei *Arbutus* Aehnliches bei einer unzweifelhaften Epidermis vorkommt — die Argumentation ist daher nicht zutreffend, wenn auch das Resultat, wie sich später zeigen wird, im Wesentlichen richtig ist.

In anderer Weise möchte nach meiner Ansicht auch eine von mir bei *Begonia manicata* gemachte Beobachtung gegen diese begriffliche Scheidung der äussersten Schicht vom übrigen aus der Oberhaut hervorgegangenen Gewebe sprechen. Es scheint nämlich hier die innere farblose Zellschicht insofern indirekt bei der Entwicklung der nach der tangentialen Theilung entstandenen Trichome mitzuwirken, als aus ihr, nachdem die äussere Tochterzelle das eigentliche Haar gebildet hat, eine Fusszellgruppe hervorgeht (vgl. S. 29) ganz ähnlich derjenigen, welche bei den zuerst auftretenden Trichomen aus der Mutterzelle des Haares ihren Ursprung nimmt. Wenigstens müssen wir auch bei *Begonia manicata* der grossen Zahl der am fertigen Blatt vorhandenen Kopfhaare wegen, welche sich durch blosses Auseinanderrücken der vor der Theilung der Oberhaut entstandenen nicht erklären lässt, annehmen, dass auch bei ihnen, wie bei den Spaltöffnungen, eine Nachbildung stattfindet. Andererseits zeigt sich uns aber schliesslich bei einem jeden solchen Trichom eine Gruppe kleiner Zellen, welche vom Mesophyll zum kugelförmigen Kopfe des Haares geht. Es scheint mir dies die oben gemachte Folgerung zu rechtfertigen.

Auch die entwicklungsgeschichtliche Ungleichwerthigkeit der Urmutterzellen der Spaltöffnungen ist kein vollgültiger Beweis,

1) a. a. O. S. 35.

weil man überhaupt von dem Grundsatz, als seien dieselben sonst stets äquivalent, absehen muss. Bei der Entwicklung der Stomata der Begonien tritt, ganz wie es Strasburger¹⁾ bei *Sedum spurium* beschrieb, oft in einer der bei der spiralig fortschreitenden Theilung der Urmutterzelle gebildeten Dauerzellen eine neue solche Theilung auf, welche ebenfalls einer normalen Spaltöffnung die Entstehung giebt und dieser Vorgang kann sich noch wiederholen. Die Urmutterzelle des einen Stoma ist dann aus der des andern hervorgegangen und mithin auch hier von Gleichwerthigkeit nicht die Rede. Auch aus diesem Grunde sind wir demnach nicht genöthigt, nur die Gesammtheit der jeweilig äussersten Zellen für die Oberhaut zu halten.

Diese Auffassung verliert weiter an Wahrscheinlichkeit durch die Erwägung, dass bei manchen Begonien und *Ficus*-Arten eine einfache, bei anderen eine doppelte und mehrfache Epidermis vorkommt, und dass auch an demselben Blatt eine solche Verschiedenheit zwischen Ober- und Unterseite bestehen kann. Am entscheidensten aber ist der Umstand, dass bisweilen in einer im Allgemeinen einfachen Oberhaut einzelne tangential getheilte Zellen, und in einer mehrfachen einzelne ungetheilte sich finden. Einige Fälle der Art habe ich bereits erwähnt: das erstere kommt am Blattstiel der *Begonia manicata*, das letztere am Stamm der *Peperomia blanda* und am Blatt von *Arbutus Unedo* vor. Die Blätter von *Cyanotis (Tradescantia) zebrina* zeigten uns ebenfalls einzelne tangential getheilte Zellen unter den sonst einfachen, aber sehr grossen, an Ausdehnung senkrecht zur Spreite das Mesophyll übertreffenden Oberhautzellen. Beim Blatt von *Pittosporum Tobira* (Taf. VI. Fig. 12), *undulatum*, beim Stamm von *Ephedra altissima*, *monostachya*, *Elegia nuda* treffen wir in der Epidermis ziemlich gleichmässig untermischt getheilte und ungetheilte Zellen neben einander; auch diejenigen der *Ficus*-Blätter, welche Cystolithen führen, sind im Verhältniss zu den übrigen, mehrfach gefächerten Oberhautzellen dieser Pflanzen hierher zu rechnen.

Wenn wir nun den Begriff der Epidermis auf die jeweilig äusserste Zelllage beschränken, so müssen wir einmal eine auf das bunteste aus ungleich grossen Zellen zusammengesetzte Oberhaut annehmen, und ausserdem behalten wir eine grosse Anzahl zerstreuter Zellen, nämlich die sämtlichen inneren Tochterzellen,

1) a. a. O. S. 321.

übrig, die wir nicht gut zum Mesophyll zählen können und die als ein eigenes Gewebe zu benennen doch wohl auch nicht angemessen wäre, namentlich in den Fällen, wo sie ganz vereinzelt auftreten. Da bei allen den genannten Pflanzen die Entwicklung der tangentialen Scheidewand so ganz ohne erkennbare bestimmte Regel bald erfolgt, bald unterbleibt, so müssen wir uns vielmehr auf den schon auf anderen Gebieten namentlich von Hofmeister vertretenen Standpunkt stellen, und annehmen, dass die Fächerung der Oberhautzellen lediglich eine secundäre Folge ihres Wachstums sei, bestimmt, um dem Produkt des Letzteren eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen äussere Einflüsse zu geben; dass es daher mehr darauf ankommt, wie die Zellen der Epidermis gewachsen sind, als wie viele Scheidewände sie gebildet haben. Wir treffen nun aber ganz ähnliche Mittelstufen, wie ich sie eben zwischen einfacher und doppelter Oberhaut beschrieben habe, auch zwischen zwei- und dreifacher: so an der Blattoberseite von *Begonia manicata*, *Escallonia grandiflora*, und drei- bis vielfacher (*Peperomien*) und so fort. Ist daher im ersteren Falle eine Trennung der durch ungleich oft erfolgte Theilung, aber gleichmässiges Wachstum aus der Epidermis entstandenen Schichten unzulässig, so ist sie es auch in den übrigen: wir müssen daher die sämtlichen aus Theilung der Oberhaut hervorgegangenen Gewebe als ein Ganzes betrachten.

Es bleibt nun noch der zweite Punkt zu erledigen, ob dann dieses Ganze fortfahren dürfe, Epidermis zu heissen, oder ob die Letztere, wie Leitgeb¹⁾ bei der in gleicher Weise entstandenen Wurzelhülle der Orchideen annimmt, „durch Theilung ihrer Zellen als solche fortzubestehen aufhört“. Ich glaube zunächst aus dem Zusammenhang entnehmen zu dürfen, dass Leitgeb diesen Satz so scharf nur aufstellt, um gegenüber den früheren irrigen Annahmen über die Lage der Oberhaut an den Luftwurzeln seine richtige Ansicht, dass die wahre Epidermis derselben „durch die Theilung in die Wurzelhülle übergegangen“ sei, deutlich auszudrücken, dass er dem oben ausgesprochenen Gedanken selbst eine allgemeine Ausdehnung nicht geben wollte. In den von mir oben beschriebenen Fällen, wo in einer einfachen Oberhaut einzelne tangential getheilte Zellen vorkommen, und umgekehrt, kann derselbe schon darum keine Anwendung finden, weil er uns zu der Annahme

1) a. a. O. S. 213.

zwingen würde, als sei die Epidermis stellenweise unterbrochen und durch ein eigenartiges Gewebe ersetzt, oder zu dem Satz, dass durch tangential Theilung einer Oberhautzelle auch die übrigen ihre Eigenschaft als solche verlören. Aehnliche Fälle der Untermischung tangential getheilter und ungetheilter Zellen kommen auch auf dem von Leitgeb bearbeiteten Gebiet vor¹⁾, doch hat derselbe sich über deren Beziehung zur Theorie der Epidermis nicht näher geäußert.

Nach alledem glaube ich schliessen zu dürfen, dass die einzige naturgemässe Anschauungsweise die ist, dass wir alle Schichten, welche durch Theilung aus der Oberhaut hervorgehen, nur als eine Abänderung der gewöhnlichen einfachen Form derselben zusammen als Ganzes mit dem Namen der „mehrfachen oder mehrschichtigen“ Oberhaut belegen. Die letztere kann dann ihre Zelllagen in eben so mannigfacher Weise von innen nach aussen fortschreitend eigenartiger gestalten, wie dies in der einfachen Epidermis mit den Zellwänden einer Zelle geschieht.

Als einen besonderen Fall müssen wir endlich noch die „Wurzelhülle“ der Orchideen und Aroideen hierher rechnen. Die Entstehung derselben durch Theilung der ursprünglichen Oberhaut der Wurzel können wir als sicher festgestellt betrachten, da Leitgeb²⁾ und Nicolai³⁾, welche gleichzeitig und von einander unabhängig diesen Gegenstand untersuchten, zu genau den gleichen Ergebnissen gelangt sind. Nicolai hat aber ferner eine ähnliche Bildung bei einer Erdwurzel, der von *Crinum bracteatum* gefunden; ich habe dasselbe bei *C. americanum* beobachtet. Die äusseren, in verschiedener Weise, ähnlich wie bei den Orchideen, in der Wand verdickten Zellschichten, welche nach Nicolai ebenso entstehen, wie die luftführenden Wurzelhüllen der eben genannten Pflanzen, enthalten aber bei *Crinum*, wie dies bei einer Wasser aus dem Boden aufnehmenden Wurzel natürlich ist, Flüssigkeit. Wir haben hier demnach einen unmittelbaren Uebergang zwischen dem „velamen“ der Luftwurzeln und der Wasser führenden mehrfachen Oberhaut der Stämme und Blätter, und werden so darauf hingewiesen, dass auch das erstere nur als eine mehrschichtige Epider-

1) a. a. O. S. 214.

2) a. a. O. S. 210.

3) Das Wachsthum der Wurzel in Schriften d. physic. oecon. Gesellsch. zu Königsberg in Pr. 6. Jahrgang 1865. S. 73.

mis zu betrachten sei. Vorausgesetzt ist dabei freilich, dass die äusserste Zellschicht der Wurzeln, Schleiden's Epiblema von der oberirdischen Pflanzentheile nicht wesentlich verschieden sei. Letzteres glaube ich aber annehmen zu dürfen; Leitgeb spricht ohne Weiteres von einer Epidermis der Wurzeln.

Eine gewisse, wenn auch entfernte Beziehung hat ferner die mehrfache Oberhaut zum Kork, indem hier wieder die bald absterbende und Luft führende Wurzelhülle allenfalls als Mittelglied betrachtet werden könnte, wenn auch die Entwicklung und Function derselben gewichtige Gegen Gründe an die Hand geben. Die Annahme, dass man die, besonders bei *Peperomia peireskiifolia*, so regelmässige Bildung tafelförmiger Zellen aus einer cambialen Schicht der Epidermis ohne Weiteres der in ähnlicher Weise erfolgenden Korkbildung parallel stellen dürfe, muss zurückgewiesen werden, weil die betreffenden Zellen keine der charakteristischen Eigenschaften des Korkes zeigen. Sie werden später lang säulenförmig, führen bis zum Lebensende des Blattes Flüssigkeit und ihre Wände bläuen sich mit Chlorzinkjod. Auch vertrocknen diese Schichten sehr schnell, wenn man sie nach aussen frei legt, sind demnach für Wasser in Gasform leicht durchdringlich, was sie gleichfalls vom Kork unterscheidet. Sie sind endlich der Neubildung dauernd fähig. Durchschneidet man ein erwachsenes Blatt der *P. peireskiifolia* quer, senkrecht zur Blattfläche, während dasselbe am Stamm verbleibt, so tritt in allen Zellen unmittelbar unter denen, die durch den Schnitt verletzt wurden und den nächst angrenzenden, eine Korkbildung so schnell ein, dass die Schnittfläche nicht einmal merklich ihren Umfang durch Austrocknung und Zusammensinken der Ränder vermindert. Es ist hier dann sehr leicht, den Unterschied zwischen den Zellen der mehrfachen Oberhaut und den durch Theilung derselben entstandenen Korkzellen mittelst Chlorzinkjod deutlich zu machen: erstere werden damit behandelt blau, letztere gelb.

Anders verhält sich dagegen die Sache, wenn dieselbe Verletzung dem Blatt in seiner Jugend zugefügt wird, zu einer Zeit, wo auf dessen Oberseite erst wenige farblose Zellschichten aus der Epidermis entwickelt sind. Ich beobachtete mehrfach Blätter, die am Rande mehr oder weniger tief gehende Beschädigungen erfahren hatten, so dass unregelmässige Stücke der Lamina fehlten. Der Augenschein deutete auf einen frühen Verlust dieser Theile durch irgend welche pflanzenfressende Thiere. Die genauere

Betrachtung zeigte, dass, während diese Blätter im Allgemeinen die obere Epidermis in ihrem gewöhnlichen, bedeutenden Umfang entwickelt hatten, nach dem Verletzungsrande hin die Zahl der Schichten farbloser Zellen abnahm bis auf 3 oder 4. Es schien demnach, als ob die mehrfache Epidermis hier etwa ebenso viele Lagen behalten habe, als zur Zeit der Beschädigung vorhanden gewesen waren. Die mikroskopische Untersuchung bestätigte diese Vermuthung und zeigte (Taf. VI. Fig. 4), dass die Zellen aller Gewebetheile zahlreiche zur Wundfläche parallele Wände gebildet hatten; mit guten optischen Hilfsmitteln waren auch in der die letztere bedeckenden braunen Masse noch die abgestorbenen, zusammengesunkenen Reste von Korkzellen erkennbar. Diejenige Erscheinung aber, welche den vorliegenden Fall vor den gewöhnlichen Korkbildungsvorgängen auf Wundflächen sehr auszeichnet, besteht darin, dass hier zwar der äussere Theil der entstandenen tafelförmigen Zellen, wie sonst, zu luftführendem schnell absterbendem Gewebe wird, dass aber der innere nicht nur dauernd lebensfähig bleibt, sondern seine äusserste Zelllage sogar in einer Weise gestaltet, die einer Reproduction der Epidermis mindestens sehr nahe kommt. Wir finden nämlich, dass die Aussen- und Seitenwände der unmittelbar unter der braunen todten Masse gelegenen Zellen genau ebenso verdickt sind, wie die der wahren Oberhautzellen (Taf. VI. F. 5, N u. E) und dass zwischen diesen beiden auf so verschiedene Weise entstandenen Zelllagen nicht nur diese auffallende Aehnlichkeit der Form besteht, sondern dass dieselben auch unmerklich in einander übergehen. Gleichzeitig beweist die Behandlung mit Chlorzinkjod, dass die wahren Kork so ähnlichen tafelförmigen Zellen innerhalb der verdickten Lage in ihrem Verhalten nicht mit dem Kork, sondern vielmehr mit den inneren Oberhautzellen übereinstimmen; ihre Wände werden rein blau — nur die Verdickungsschichten der falschen, nachgebildeten Epidermis (N) färben sich gelb, genau wie es bei denen der wahren, ursprünglichen (E) der Fall ist. Die Annahme, dass wirklich eine Verwundung stattgefunden habe und nicht etwa nur eine selbstständige unregelmässige Entwicklung des unbeschädigten Blattendes vorliegt, scheint schon nach dem Taf. VI. Fig. 4 gezeichneten Präparat kaum zweifelhaft; ein zur vollkommenen Sicherstellung dieser Thatsache unternommener Versuch hat sie inzwischen bestätigt. Ein am 6. Januar 1870 quer durchschnittenenes junges Blatt des *Peper. peireskiifolia* zeigte am 1. Februar schon aufs

schönste etwa 6 Lagen von normalen Korkzellen auf der Wundfläche und darunter mehrere Schichten ähnlicher tafelförmiger Zellen, deren Wände sich aber mit Chlorzinkjod bläuen. Diese letzteren waren, obwohl mit den ersteren in denselben deutlichen zur Wundfläche senkrechten Reihen gelegen und somit ohne Zweifel aus denselben Mutterzellen wie die Korkzellen hervorgegangen, von diesen schon ohne Anwendung von Reagentien verschieden dadurch, dass ihre Wände nicht solche scharfe, schwarze Linien darstellten und nicht so farbig irrisirten, wie die Zellhäute des Korkes es in dem vorliegenden Falle thun. Die Grenze zwischen diesen beiden Geweben gleicher Entstehung war schon jetzt eine ganz scharfe. Am 15. Octb. waren die Korkzellen abgestorben und die darunter befindlichen wie in Figur 4 und 5 verdickt. Nach alledem bleibt uns wohl nichts übrig, als zuzugestehen, dass hier sowohl alle Schichten der Oberhaut, als des Blattgrün führenden Parenchyms im Stande sind, in der Jugend des Blattes erlittene Wunden durch eine Zellbildung auszuheilen, welche unter einer schützenden Lage von Korkzellen eine der äussersten Lage der normalen Epidermis durchaus ähnliche Zellschicht hervorbringt, unter Einschaltung eines farblosen Gewebes, welches in seinem ganzen Verhalten mit den inneren Zelllagen der mehrfachen Oberhaut die grösste Uebereinstimmung zeigt. Bei der grossen Seltenheit der Reproduction im Pflanzenreich ist dieser Fall wohl bemerkenswerth, wenn auch hier nicht, wie es zu einer Wiedergeburt nothwendig wäre, das ganze verloren gegangene Stück ersetzt wird, sondern die Wundfläche sich nur gewissermaassen mit einer neuen Epidermis bekleidet. Da die Verdickung auch in der wahren Oberhaut erst zu einer Zeit beginnt, welche einer weit grösseren Entwicklung des Blatts entspricht, als sie — nach der Schichtenzahl des Taf. VI. Fig. 4 gezeichneten Blattquerschnitts zu schliessen — im Augenblick der Beschädigung vorhanden war, so findet die vollkommene Verschmelzung der wahren und falschen Oberhaut darin ihre natürliche Erklärung, dass erst nach Entstehung der die letztere zusammensetzenden Zellen gleichzeitig in ihnen und in den ursprünglich äussersten Zellen des Blatts die Verdickung der Aussenwände ihren Anfang nimmt. Wie vollkommen der Uebergang schliesslich ist, zeigt Taf. VI. Fig. 5, eine stark vergrösserte Darstellung der oberen linken Ecke des Fig. 4 zu Grunde liegenden Präparats.

Aehnlich gebaute, auf ihren Aussenflächen stark verdickte

wahre Korkzellen, aber ohne Anschluss an eine wirkliche Epidermis und ohne Cellulose-Reaction ihrer Innenwände hat Sannio¹⁾ bei *Salix* an jungen Zweigen beschrieben; auch bei *Pinus* kommen ähnliche Bildungen nach Sachs²⁾ vor.

Erfolgt die Verletzung bei *Peperomia peireskiifolia* am erwachsenen Blatt, so tritt, wie schon erwähnt, nur eine gewöhnliche Korkentwicklung ein — findet sie in einem mittleren Zustand statt, so scheinen ausserdem die unter dem Kork liegenden Zellschichten ihre Wände gleichmässig collenchymatisch zu verdicken. Zur genaueren Feststellung fehlte es mir hierfür an geeignetem Material.

Was die Beziehung der oben mitgetheilten Erscheinungen zur Theorie der mehrfachen Oberhaut betrifft, so beweisen sie meines Erachtens nur, dass eine ungewöhnliche sowohl im Haut- als im Grundgewebe eintretende Zellbildung Schichten hervorbringen kann, die jener sehr ähnlich sind, nicht aber eine unmittelbare Analogie der mehrschichtigen Epidermis und des Korks, wenn sie auch als ein Bindeglied zwischen diesen beiden Gewebeformen wohl gelten können.

Ich bleibe demnach bei der S. 39 ausgesprochenen Auffassung und will im Anschluss an das Vorige nur noch darauf aufmerksam machen, dass eine rein pathologische tangentielle Fächerung der Oberhautzellen in Folge des Eindringens einer Zoospore von *Synchytrium* in eine benachbarte Zelle von Woronin³⁾ beschrieben worden ist.

Durch die hier mitgetheilten Untersuchungen halte ich die erste der am Anfang dieser Abhandlung gestellten Fragen für unzweifelhaft in der Affirmative beantwortet, also für bewiesen, dass die Epidermis durch tangentielle Theilung die Zahl ihrer Schichten vermehren könne. Ich wende mich daher jetzt zu der zweiten: Können ganz ähnliche blattgrünfreie, oberflächliche Zellschichten auch aus dem Grundgewebe hervorgehen?

Auch diese Frage ist zu bejahen. Ich beginne die Reihe der hierher gehörigen Beispiele mit der *Tradescantia (Rhoeo) discolor*, bei welcher die betreffenden farblosen Zelllagen zuerst von Krocker jun.⁴⁾, dann nach einer falschen Darstellung von Link⁵⁾,

1) Untersuchungen über den Kork. Pringsh. Jahrb. II. S. 64.

2) Lehrbuch d. Botanik. S. 88.

3) Botanische Zeitung von Mohl u. de Bary. 1868. S. 100.

4) a. a. O. Fig. 12.

5) Icones anatom. Fasc. I. Taf. VIII. 4.

auch von Mohl¹⁾ beobachtet wurden, während Treviranus²⁾ ähnliche bei *T. crassula* fand.

Der Querschnitt des Blatts, Taf. VI. Fig. 13, gleicht auf den ersten Blick dem von einer dickblättrigen *Begonia*. Ein Diachym, welches aus etwa 4 Lagen schwammigen und 2 Lagen pallisadenförmigen Parenchyms besteht, ist jederseits von 2—4 Schichten grosser, blattgrünfreier Zellen umschlossen, deren Gesamtdicke an der Blattoberseite dem des Diachyms etwa gleich, an der Unterseite geringer ist. Wie bei den *Begonien* sind an der ersteren die Zellen der inneren Schicht kurz säulenförmig, meist höher als breit, die der äusseren viel niedriger, tafelförmig; an der zum Boden gewandten Blattseite sind die Zellen beider Lagen einander an Grösse ziemlich gleich, grösstentheils mit rothem Saft erfüllt. Ein wesentlicher Unterschied von dem Bau der *Begonien*-Blätter zeigt sich darin, dass bei *Trad. discolor* die Zellen der beiden oberflächlichen, im Allgemeinen blattgrünfreien Lagen an der oberen wie unteren Blattfläche keine Andeutung einer senkrechten Opposition wahrnehmen lassen, sondern vielmehr regelmässig alterniren. Eine zweite Verschiedenheit ist die, dass rings um die Athemhöhlen die Zellen der zweiten Schicht von aussen nicht farblos sind, wie sonst, sondern reich an Chlorophyll und oft unregelmässig gestaltet. Sowohl jene Alternation, als diese Unterbrechung der farblosen inneren Schicht durch Zellen mit grünem Inhalt, deutet auf eine von dem bei *Begonia* herrschenden Gesetz abweichende Entwicklungsweise.

Die Vergleichung jüngerer Zustände bestätigt diese Vermuthung durchaus. Niemals, vom eben dem Wachstumscheitel entsprossenden Blatthöcker bis zur Vollendung des Blatts tritt eine Theilung der Oberhautzellen ein. Die beiden später so ähnlichen äussersten Zelllagen sind genetisch von einander vollkommen unabhängig. Die Verfolgung der Blattentwicklung bis zur ersten Anlage ist hier leichter als gewöhnlich, da noch im Vegetationspunkt selbst alle Zellen verhältnissmässig sehr gross sind. Ein Dermatogen im Sinne Hanstein's ist deutlich erkennbar. Die unmittelbar darunter liegende Schicht ist dagegen nicht der zweiten von aussen im Blatte direkt gleichwerthig, sondern nimmt auch an der Bildung des inneren Blattgewebes noch Theil. Die Zellen der auf der

1) Ueber die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls. Diss. 1837. Verm. Schriften S. 352.

2) Physiologie der Gewächse. 449.

Blattaussenseite unter der Epidermis liegenden Schicht, — welche ich, wie die entsprechende an der Oberseite als „hypodermatische“ bezeichnen will, — sind lange Zeit unter einander vollkommen gleich. Erst mit dem Auftreten der Spaltöffnungen entwickeln sich die durch ihr Auseinanderweichen die Athemhöhlen bildenden Zellen besonders: sie erhalten Blattgrün, die übrigen führen nur wässrigen Saft. Eine genauere Untersuchung zeigt auch, dass der Inhalt der Epidermis von dem der hypodermatischen Schicht etwas verschieden ist — nur die Zellen der ersteren zeigen in Präparaten schnelle Bräunung ihres Zellinhalts. Die der letzteren theilen sich häufig einmal durch eine zur Blattfläche parallele Wand; oft hinter einander tritt derselbe Vorgang nur am Grunde der Spreite ein, wo sich diese vom Scheidentheil trennt. Hier entstehen, indem immer wieder die der Oberhaut nächste, von aussen zweite Zelle sich theilt, zahlreiche hypodermatische Schichten.¹⁾ Zu bemerken ist dabei noch, dass zwischen den Zellen der Epidermis und dem Hypoderma und zwischen den einzelnen Zellen der letzteren keine luftführenden Zwischenzellräume auftreten, während dieselben im Diachym dagegen häufig sind: am erwachsenen Blatt findet man dort schwache collenchymatische Verdickungen, der Berührungskanten, hier zum Theil ein fast schwammiges Gewebe.

Wenn in dem eben beschriebenen Fall die farblosen Schichten im entwickelten Zustande einige Aehnlichkeit mit den anders entstehenden gleichen Alters von *Begonia* erkennen lassen, so finden die *Peperomien* mit ihren so gewaltigen wasserführenden oberflächlichen Geweben ein genetisch sich abweichend verhaltendes Seitenstück in manchen *Bromeliaceen*. Es gilt dies namentlich von der *Acanthostachys* (*Hohenbergia*) *strobilacea* Lk., von deren Blatt Taf. VI. Fig. 14 einen Querschnitt schematisch darstellt; das grüne Gewebe (grau gezeichnet) erreicht hier nur den dritten Theil des Durchmessers des farblosen. Beinahe eben so stark ist das Letztere an der Oberseite der Blätter von *Tillandsia acaulis*, *vittata*, wo auch an der Unterseite einige von Chlorophyll freie Zelllagen vorkommen. Bei *Pitcairnia speciosa* ist die Gesamtheit derselben immer noch stärker als das Mesophyll, auch bei *Billbergia*

1) Bei *Canna indica* entsteht am Blattgrunde in derselben Weise ein umfangreiches Gewebe, in welchem sich aber Gefässbündel differenziren, ähnlich wie in dem sekundären Cambium des Stammes von *Yucca*, *Dracaena* u. s. w.

zebrina, vittata, amoena, bei *Aechmea fulgens* finden sich ähnliche farblose Schichten, jedoch von geringerer Ausdehnung.

Zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung wählte ich *Acanthostachys strobilacea*. Die wahre Epidermis dieser Pflanze (Taf. VI. Fig. 16) zeichnet sich dadurch aus, dass sie ihre Zellen auf der Innenseite stärker verdickt, als auf der äusseren; zunächst unter ihr liegt eine Lage enger, oft fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickter, sklerenchymatischer Zellen. Schon die Abbildung der jüngeren Krocken¹⁾ von *Bromelia Karatas* deutet Aehnliches an; klar erkannte es Mohl²⁾ bei *Bromelia Ananas* und *Billbergia zebrina* und wurde dadurch bewogen, an der Innenseite der Oberhautzellen eine Cuticula anzunehmen, welche irrige Auffassung dann Wigand³⁾ berichtigte. Dieselbe Vertheilung der Verdickung in den Oberhautzellen fand Schacht⁴⁾ noch bei *Hechtia planifolia* und *stenopetala*, *Tillandsia fasciata* und *usneoides*, schreibt aber mit Unrecht den Bromeliaceen im Allgemeinen diese Eigenthümlichkeit zu, welche nach seiner eigenen Abbildung von *Dasyllirion graminifolium*,⁵⁾ sowie nach der, welche Unger von *D. oblongifolium* giebt, diesen beiden doch zu derselben Familie gehörigen Arten nicht zukommt. Eine genaue Verfolgung der Porenkanäle zeigt übrigens bei *Acanthostachys*, dass in der Zellreihe solche auch nach aussen, gegen die Oberhautzellen verlaufen, ohne dass ihnen von dort entsprechende entgegenkämen (vgl. Taf. VI. Fig. 16), sowie dass auch die Aussenwände der dritten, noch immer kleinzelligen Lage (III.) sehr bedeutend in die Dicke gewachsen sind. Dann folgen an der Blattoberseite deutlich in senkrechte Längsreihen geordnete, säulenförmige grosse Zellen voll wässriger Flüssigkeit. Dieses, um es kurz zu bezeichnen, Wassergewebe, hat auffallender Weise keiner der oben genannten Forscher erwähnt: Mohl und Schacht bemerkten dagegen wohl die Lage verdickter Zellen unmittelbar unter der Epidermis. Letzterer sagt mit Bezug

1) A. a. O. Fig. 22.

2) Ueber die Cuticula der Gewächse. Vermischte Schriften. S. 265. Taf. X. Fig. 33.

3) Intercellularsubstanz und Cuticula 1850. S. 62.

4) Lehrbuch d. Anatomie u. Physiologie der Gewächse I. S. 274.

5) A. a. O. Taf. IV. Fig. 9. Die Abbildung Taf. III. 29, nach S. 442 *Hechtia stenopetala* passt auch schlecht zu dieser Angabe; die betreffende Figur wird auch einmal (S. 273) als zu *Dasyllirion* gehörig bezeichnet.

6) Anatomie u. Physiologie d. Gewächse. S. 192.

darauf, die Oberhaut bestände bei *Hechtia* und *Tillandria fasciata* „scheinbar aus zwei, auch wohl aus drei Zellreihen.“

Die Grenze zwischen dem farblosen und dem grünen Theil des Blatts ist zwar scharf, aber nicht ganz glatt gezogen — oft springen reichlich Chlorophyll führende Zellen in den ersteren hinein vor. Auf der Blattunterseite, wo ausschliesslich sich Spaltöffnungen finden, ist die Weite der Zellen der von aussen zweiten Schicht beträchtlicher und zwischen ihr und dem grünen Gewebe finden wir nur eine Reihe blattgrünfreier, ziemlich kleiner Zellen eingeschaltet.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, welche nicht ohne Schwierigkeiten ist, da alle jüngeren Blätter sehr weich und kleinzellig sind, lehrt, dass auch bei *Acanthostachys* die Epidermis sich niemals tangential theilt, dass vielmehr sowohl das umfangreiche Wasser führende Gewebe, als die Reihe sklerenchymatischer Zellen aus dem Grundgewebe ihren Ursprung nehmen (Taf. VI. Fig. 17). Schon sehr frühzeitig theilen sich die unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Zellen zum ersten Mal tangential, parallel zur Blattfläche. Die äusseren Tochterzellen bilden dann viele radiale Wände und bringen so die — im erwachsenen Blatt von aussen zweite — Lage später so stark verdickter Zellen hervor. Auf der Blattunterseite werden auch die inneren Tochterzellen nur noch durch radiale Theilungen vermehrt und geben so die unmittelbar an das grüne Mesophyll stossende, dritte Schicht von aussen. In beiden Fällen wird diese erste Theilung durch das weitere Wachsthum des Blatts und das Auftreten der radialen Scheidewände bald unkenntlich; nur Querschnitte sehr junger und namentlich Längsschnitte dicht über dem Grunde etwas älterer Blätter erlauben die Nachweisung dieser ersten tangentialen Fächerung. Viel leichter ist dagegen zu beobachten, dass auf der Blattoberseite die zahlreichen später nur Wasser führenden, in zur Blattfläche senkrechte Reihen geordneten Zellen sich grösstentheils aus der nunmehr dritten Schicht von aussen, d. h. also aus den inneren der bei der ersten tangentialen Theilung entstandenen Tochterzellen entwickeln. Dieselben bilden zunächst noch eine der Blattfläche parallele Wand: die äusseren so gebildeten Zellen theilen sich radial und werden so zu der verhältnissmässig kleinzelligen definitiv von aussen dritten (in Taf. VI.-Fig. 16 mit III. bezeichneten) Schicht; die inneren entwickeln aus sich durch weitere tangentialen Theilungen die Hauptmasse des Wassergewebes. Die

letzteren erfolgen vorzugsweise in der jeweilig äusseren Tochterzelle, kommen jedoch auch in den nach innen abgeschiedenen Zellen vor. Auch die ursprünglich von aussen 3te und 4te Zellschicht geht bei *Acanthostachys* noch mit in die Bildung des Hypoderma ein. Auch bei dieser Pflanze zeichnen sich, wie bei *Tradescantia*, diejenigen Gewebe, welche sich zu farblosen Schichten entwickeln werden, stets durch den Mangel Luft enthaltender Zwischenzellräume aus, welche dagegen in dem später mit Chlorophyll erfüllten Parenchym schon zeitig auftreten und beständig erhalten bleiben. Taf. VI. Fig. 17 stellt im Querschnitt einen Theil der Oberseite eines jungen, noch scharf zusammengefalteten Blattes dar, des innersten des auf Taf. VI. Fig. 15 schematisch gezeichneten Knospendurchschnitts. Die Zelle T lässt die erste tangente Theilung als erst vor kurzem eingetreten erkennen; die 3—4 Reihen ohne schwarze (d. h. luftführende) Zwischenzellräume entwickeln sich zu dem später oft 10—12 Schichten starken Hypoderma, in dessen Zellen ausser wässriger Flüssigkeit schliesslich nur noch einzelne Bündel grosser nadelförmiger Krystalle vorkommen. Ein pallisadenförmiges Parenchym ist im Mesophyll der Blätter von *Acanthostachys* nur unvollkommen gesondert: die obersten grünen Zellen sind zwar in zur Blattfläche senkrechter Richtung mehr gestreckt, als die weiter nach der Blattunterseite zu gelegenen, führen aber nicht merklich mehr Chlorophyll und haben ziemlich ebenso grosse luftgefüllte Lücken zwischen sich, als jene.

Ich halte hiermit den Nachweis für geführt, dass dünnwandige, parenchymatische, im fertigen Zustand nur oder fast nur Wasser enthaltende Gewebe an der Oberfläche von Pflanzen nicht allein aus der Epidermis, sondern auch aus dem Grundgewebe hervorgehen können. Hinsichtlich der collenchymatischen, so oft unmittelbar unter der Oberhaut vorkommenden Gewebe ist die Möglichkeit der letzteren Entwicklungsweise meines Wissens nie bestritten worden. Im Gegentheil hielt man sie eher für zu allgemein verbreitet, obwohl nur wenige genaue Untersuchungen vorlagen — jedoch hat Sanio wenigstens beim Stamm von *Euonymus latifolia*¹⁾ und *Peperomia blanda*²⁾ die Entstehung des Collenchyms aus der primären Rinde nachgewiesen. Ich will hier noch zwei Beispiele von collenchymatischen Zellschichten der Blattspreite geben, welche

1) Botanische Zeitung 1863. S. 263.

2) Botanische Zeitung 1864. S. 210.

demselben Entwicklungsgesetz folgen. Es finden sich solche bei Nerium Oleander und Ilex Aquifolium.

Das Hautgewebe der ersteren Pflanze hat schon sehr früh die Aufmerksamkeit der Phytotomen auf sich gezogen. Bereits Malpighi¹⁾ entdeckte die an der Unterseite der Blätter vorhandenen tiefen Gruben; der ältere Krocker²⁾ erklärte dieselben für Stomata, Rudolphi³⁾ für Drüsenöffnungen. Amici⁴⁾ fand dann in deren Grunde die wahren Spaltöffnungen auf, was der jüngere Krocker⁵⁾ und Meyen⁶⁾ bestätigten, während Brongniart⁷⁾ sich noch 1830 dagegen aussprach. Letzterer gab eine im Allgemeinen gute Darstellung des Blattquerschnitts und der farblosen oberflächlichen Zellschichten. Auf die collenchymatische Verdickung der letzteren machte Mohl⁸⁾ aufmerksam, ihren Bau untersuchte dann Wigand⁹⁾ näher, während Kraus¹⁰⁾ fand, dass das Collenchym des Blattstiels unmittelbar in die verdickten Zellen unter der Oberhaut der Blattspreite übergehe. Die Entwicklungsgeschichte wurde wohl noch nicht verfolgt.

Das fertige Blatt von Nerium Oleander zeigt auf seiner Oberseite meist drei, seltener vier oder zwei farblose Zellschichten, deren innerste häufig durch Reihen blattgrüführender Parenchymzellen unterbrochen wird, eine Erscheinung, welche man seltener auch bei der weiter nach aussen liegenden Schicht beobachtet; im letzteren Falle berührt dann die Oberhaut unmittelbar das grüne Gewebe. Am Rande und über den Nerven des Blatts nimmt die Zahl der Schichten ohne Chlorophyll erheblich zu. Auf der Unterseite findet man deren meist zwei bis drei, es ist aber hier ein allgemein gültiges Gesetz, das im Grunde und an den Seitenwänden der tiefen Gruben, in welchen die Spaltöffnungen verborgen sind, die hypodermatischen Schichten ganz fehlen, so dass an die-

1) Anatome plantarum. Lugduni Batavor. 1687. S. 52. T. XX. 106.

2) De plantarum epidermide. Halae 1800. S. 40.

3) Anatomie der Pflanzen. 1807. S. 94.

4) Ausgesprochen in einem Brief an Mirbel 1829. Vgl. Ann. d. sc. nat. XXI. S. 438.

5) A. a. O. S. 13.

6) Physiologie I. S. 292.

7) A. a. O. S. 438. Taf. XVI.

8) Ueber die Verbindung der Pflanzenzellen. Diss. Tübingen 1835. S. 20.

9) A. a. O. S. 23.

10) A. a. O. S. 309 f.

sen Stellen stets die einfache Oberhaut und das grüne, lockere Parenchym in unmittelbarer Berührung stehen. Alle diese Erscheinungen deuten darauf hin, dass die collenchymatischen, farblosen Zellen den Chlorophyll enthaltenden des Diachyms gleichwerthig sind. Die Entwicklungsgeschichte bestätigt diese Vermuthung durchaus. Am Wachsthumsscheitel ist ein einfaches Dermatogen vorhanden, dessen Zellen sich sowohl hier, als später auf den Blättern durch alle Altersstufen nur durch zur Fläche senkrechte, nie durch ihr parallele Wände theilen. Das letztere gilt dagegen von der von aussen 2ten Zellige des Vegetationspunkts nur an der äussersten Spitze des Stammes: weiter abwärts und namentlich in den ganz jungen Blättern sind tangentielle Theilungen dieser Schicht sehr häufig, und zwar auf beiden Blattseiten, so dass wir dem Hypoderma des Oleanders kein ihm ausschliesslich eigenes Meristem zuschreiben dürfen. Das Blatt entwickelt anfangs ganz vorwiegend seinen mittleren Theil, die Lamina bleibt lange ein sehr schmaler Streifen an jeder Seite des schon weit ausgebildeten Mittelnervs. Noch Blätter von 6 Mill. Länge zeigen alle Zellen der Blattspreite in Theilung; namentlich kommen noch auf beiden Seiten tangentielle Wände in der von aussen 2ten und 3ten Schicht vor. Blätter von 13 Mill. Länge, im Querschnitt Fig. 18 auf Taf. VI. entsprechend zeigen an der Oberseite die beiden hypodermatischen Schichten differenzirt durch beginnende Verdickung ihrer Wände und Mangel luftführender Zwischenzellräume; weniger auffallend, aber schon merklich, ist die Verschiedenheit des Inhalts. An der Unterseite, wo bis dahin alle Zelllagen unter der einfachen Epidermis gleichwerthig gewesen waren, beginnt nun die Entwicklung der Gruben (Taf. VI. Fig. 19.) In der von aussen zweiten Schicht treten stellenweise tangentielle Theilungen auf, die sich mehrfach wiederholen und auch in der ursprünglich von aussen dritten Zellige häufig stattfinden. Dadurch werden netzförmig verbundene Stellen der Oberfläche der Blattunterseite gewissermassen in die Höhe gehoben, während andere in der bisherigen Ebene verbleiben, wodurch die Höhlen angelegt werden. Ihre weitere Entwicklung schreitet ziemlich langsam fort — noch bei Blättern von 3 Centim. Länge sind nur ganz vereinzelte Spaltöffnungen gebildet. Andererseits findet man oft kleinere Blätter, die beim Eintritt in die Ruhezeit der Pflanze, ohne ihre volle Grösse nur entfernt erreicht zu haben, Höhlen vollständig ausbilden, in deren Grunde man wenige, bisweilen nur eine Spaltöffnung

bemerkt, doch sind diese Fälle eben als Hemmungen des normalen Ganges anzusehen.

Ebenso wie bei *Nerium* lässt sich auch bei *Ilex* nachweisen, dass die an der Blattoberseite unter der Epidermis befindliche Schicht grösserer, schwach collenchymatisch verdickter, farbloser Zellen aus dem Grundgewebe entsteht. Dieselbe wurde zuerst von Treviranus,¹⁾ später von Goldmann,²⁾ der sie zur Oberhaut rechnet, und von Thomas³⁾ bei *I. Aquifolium*, von letzterem dann auch bei *I. balearica*, *Calamistra* und *Cassine Maurocena*, von Kraus⁴⁾ bei *Ilex ovata* beobachtet. Bei *Cassine* ist ihre Verdickung besonders schön collenchymatisch. Die Entwicklungsgeschichte habe ich bei *I. Aquifolium* untersucht und dabei niemals in den verschiedensten Alterszuständen des Blatts bis zu den alleringsten hinab eine tangentiale Theilung der Epidermis wahrnehmen können. Im Vegetationspunkt bilden die beiden äussersten Zellschichten nur zur Aussenfläche senkrechte (radiale) Wände, während weiter nach innen nach allen Richtungen des Raumes Theilungen erfolgen. Man darf aber trotzdem auch hier nur ein einfaches Dermatogen annehmen, weil allein die äusserste, sich zur wahren Oberhaut entwickelnde Schicht auch bei der Anlegung von Blättern ausschliesslich radiale Wände zeigt. Die zweite ist ebenso wenig hier, als beim Oleander als ein eigenes Meristem des Hypoderma aufzufassen, da ihre Zellen sich bei der Entwicklung eines Blatthöckers tangential und selbst schief theilen und somit auch zur Bildung des Mesophylls wesentlich beitragen. Auf den grossen Nerven und nach dem Rande hin findet man mehr als eine, bis drei Schichten von collenchymatischem Hypoderma. An der Blattunterseite ist nur eine Lage ähnlicher Zellen vorhanden und zwar wird dieselbe so vielfach von grünen Zellen unterbrochen, dass man ihr kaum den Namen einer Schicht beilegen kann. Am Blattrande selbst findet sich ausserdem noch eine andere Form hypodermatischen Gewebes, nämlich ein Strang von langen sklerenchymatischen Zellen, wie dies schon Mettenius⁵⁾ angab. Dieselben sind scharf gegen das Collenchym abgegrenzt; sie entstehen eben-

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1811. Taf. II. Fig. 13.

2) Botanische Zeitung 1848. S. 861.

3) a. a. O. S. 33.

4) a. a. O. S. 321.

5) a. a. O. S. 439.

falls aus dem Grundgewebe, und zwar erst spät, an etwa 2 Cent. langen Blättern aus bis dahin weitzelligem unverdicktem Gewebe.

Wir sehen demnach, dass auch collenchymatische und normal sklerenchymatische Schichten unabhängig von der Oberhaut sich entwickeln können: für diese letztere Behauptung habe ich einen zweiten Beleg schon weiter oben bei *Acanthostachys* gegeben; Sanio¹⁾ wies auch bei dem Sklerenchym unter der Epidermis von *Ephedra* dieselbe Entstehungsweise nach.

Die Letztere kommt gleichfalls vor bei denjenigen hypodermatischen Geweben, welche zu den von Sachs²⁾ neuerdings an das Sklerenchym angeschlossenen Zellformen gerechnet werden können. Ein solches Gewebe findet sich beispielsweise in den unteren, bräunlich gefärbten Internodien der zu den Restionaceen gehörigen *Elegia nuda*. Während die oberen Theile des Stammes dieser Pflanze unter einer durch tangential Fächerung verdoppelten Epidermis ein Chlorophyll führendes Gewebe zeigen, finden wir weiter nach unten die Zellen der Oberhaut ungetheilt, aber stark hartwandig verdickt und gebräunt. Diese Eigenschaften kommen auch noch den zwei bis drei zunächst der Epidermis liegenden Schichten zu, ohne dass eine ganz scharfe Grenze gegen das unveränderte Grundgewebe vorhanden wäre. Die Verhältnisse sind im Ganzen dieselben, wie etwa bei dem Kapselstiel eines Laubmooses; nur eine allmählich von innen nach aussen sich steigernde Verdickung und Bräunung der Zellen charakterisirt das Hautgewebe. Auch bei *Elegia* lässt sich der Ursprung dieser Schichten (deren Zellen überdies nach oben hin Uebergänge zu Chlorophyll enthaltenden zeigen und mit denen der Oberhaut alterniren) aus dem Grundgewebe leicht feststellen.

Blicken wir auf die bisher geschilderte Reihe der Erscheinungen zurück, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass die bisher einerseits als „mehrfache Oberhaut“, andererseits als „Hypoderma“ unter einen Begriff zusammengefassten Gewebe entwicklungs-geschichtlich in zwei Gruppen zerfallen, unterschieden durch ihren Ursprung aus der Epidermis und aus dem Grundgewebe. In morphologischer Hinsicht ist demnach eine Trennung derselben geboten und ich glaube, dass die Terminologie sich am einfachsten gestaltet, wenn man die Bezeichnung „mehrfache oder mehrschich-

1) Botanische Zeitung 1863. S. 371.

2) Lehrbuch der Botanik S. 87.

tige Oberhaut“ nur auf diejenigen Schichten angewendet, welche aus einer ursprünglich einfachen Epidermis hervorgehen, wenn man dagegen in den übrigen Fällen den Namen der Oberhaut nur der einen äussersten Zellschicht beilegt, und die sich ihr innen anschliessenden, blattgrünfreien, aus dem Grundgewebe entstandenen Schichten „Unterhautgewebe, Hypoderma¹⁾“ nennt. Andererseits könnte man sich allerdings versucht fühlen, den Begriff der mehrfachen Oberhaut in dem Umfange festzuhalten, in welchem ihn seine Begründer, Bauer, Treviranus und Brongniart aufgestellt haben. Man müsste ihn dann auf die beiden eben genannten Gruppen ausdehnen und etwa die farblosen Schichten, deren Zellen alle gleichen Ursprung haben, (*Peperomia*, *Ficus* u. s. w.) als gleichwerthige oder homogene (gleichen Ursprungs), die der übrigen als ungleichwerthige (heterogene) mehrfache Oberhaut bezeichnen. Ich habe dagegen das Bedenken, dass dadurch der Begriff des Epidermis im Allgemeinen eine zu grosse Weite und eine zu unbestimmte Begrenzung erhalten würde. Wir finden in den allermeisten Fällen die Oberhaut so scharf gegen das Grundgewebe abgesetzt, dass es mir höchst wünschenswerth erscheint, auch den Begriff derselben so weit als irgend möglich klar und rein zu halten, zumal da uns die Hanstein'sche Theorie, die ja auch durch die vorliegende Abhandlung wieder bei mehreren Pflanzen bestätigt worden ist, die Möglichkeit vor Augen stellt, durch den allgemeinen Nachweis eines Dermatogens wenigstens bei den angiospermen Phanerogamen die Definition der Oberhaut sehr einfach zu gestalten. Es kommt dazu die Erwägung, dass wir zu den Abänderungen der Epidermis mit dem vielgestaltigen Hypoderma noch ein Seitenstück desselben bei der Wurzel zählen müssten, nämlich die sogenannte Endodermis. Dieselbe ist bei den Orchideen schon lange bekannt und neuerdings namentlich von Oudemans und Leitgeb (a. a. O.) untersucht worden. Sie ist ausgezeichnet durch die feste Vereinigung ihrer Zellen, welche oft Aehnlichkeiten mit denen der Schutzscheide²⁾ zeigen, und durch den Mangel luftführender Räume zwischen ihnen und der wahren Oberhaut der Wurzel und hat nach

1) Ich ziehe diesen Ausdruck dem von Sachs (Lehrbuch S. 85) in Vorschlag gebrachten „subepidermale Schichten“ vor, weil er älter und kürzer, auch grammatisch richtiger gebildet ist, wenngleich ihn Kraus in zu weitem Sinne anwandte.

2) Aehnliches beobachtete ich auch bei der von aussen zweiten Zellschicht des Stammes von *Linaria Cymbalaria*. Nur diese zweite Lage und die Schutzscheide führten rothen Saft.

Nicolai¹⁾ eine sehr allgemeine Verbreitung. Man kann die Endodermis nun zwar nicht mit dem Hypoderma vollkommen vereinigen, da jene stets ihre eigenen Mutterzellen im Vegetationspunkt hat, was bei diesem noch nicht nachgewiesen und sogar bei Nerium und Ilex gewiss nicht der Fall ist — aber ein entschiedener Uebergang wird vermittelt durch diejenigen collenchymatischen Gewebe, welche, wenn auch unter dem Stammscheitel, so doch aus der einen unmittelbar unter der Oberhaut gelegenen Zellschicht hervorgehen. Es hat dies Sanio bei Peperomia und Euonymus nachgewiesen. Ausserdem ist aber namentlich noch zu bedenken, dass, wenn wir die Zellen des Hypoderma, die erst spät aus dem Grundgewebe der Epidermis beigegeben werden, ohne Weiteres zu dieser rechnen, dies noch mit viel grösserem Rechte bei den Zellen der Endodermis geschehen muss, die schon im Augenblick ihrer Entstehung sich der Oberhaut anschliessen. Da demnach die Aufnahme des Hypoderma unter den Begriff der letzteren diesen so unverhältnissmässig ausdehnen würde, so ziehe ich vor, bei der oben gegebenen Bezeichnungsweise zu bleiben, mithin nur eine solche Epidermis als mehrschichtig zu betrachten, welche aus einer ursprünglich einfachen durch Fächerung hervorgegangen ist. Hingegen möchte ich vorschlagen, diese drei so nahe verwandten Gewebe Epidermis, Hypoderma und Endodermis als eine Unterabtheilung der Hautgewebe zusammen mit dem Namen der „oberhautartigen epidermidalen²⁾ Schichten“ zu belegen.

Die eben vertheidigte Trennung von Epidermis und Hypoderma wird dadurch nicht erschüttert, dass diese beiden Gewebe oft nach vollendeter Entwicklung kaum von einander zu unterscheiden sind. Die Natur erreicht eben oft dieselben Zwecke mittelst verschiedener Organe, welche sie nur der Verrichtung gemäss gestaltet. Ich brauche nur an die wurzelartigen Gebilde zu erinnern: die meisten Pflanzen nehmen das ihnen nothwendige Wasser mittelst abgeänderter Axengebilde, Salvinia mit Hülfe eines Blattes, noch andere durch Trichome auf; alle diese Organe erscheinen dem ersten Blick gleichwerthig und sind es doch in morphologischer Hinsicht nicht. Ebensowenig dürfte man Blätter, Phyllodien und flache

1) a. a. O. S. 67.

2) Von den verschiedenen schon bestehenden Adjectiven epidermal, epidermidal, epidermoidal, epidermoid, epidermatisch schien mir das Gewählte das relativ richtigste.

Zweige ohne Weiteres zusammenwerfen. Wenn aber auch von dieser rein theoretischen Seite her gegen die oben versuchte Sondernung nichts einzuwenden ist, so bewegen mich doch praktische Gründe auch vom physiologischen Standpunkt aus eine Gruppenbildung zu versuchen. Zunächst empfiehlt es sich für diejenigen noch sehr zahlreichen Fälle, in denen man die Entwicklungsgeschichte noch nicht kennt, die Möglichkeit einer bestimmten Bezeichnung zu schaffen. Nach der S. 54 gegebenen Auseinandersetzung wäre nun hier der Ausdruck „oberhautartige Schichten“, da er nichts hinsichtlich der Entstehung präjudicirt, stets anwendbar. Es erweist sich die Einführung eines solchen umfassenderen Begriffs namentlich auch zweckmässig bei denjenigen Pflanzen, bei welchen die Entscheidung schwierig ist, ob in einem gegebenen Augenblick die äusserste Zellschicht bereits als eine Epidermis zu betrachten sei, oder nicht, d. h. also namentlich für Gymnospermen und höhere Kryptogamen. Ein Dermatogen dürfen wir bei den letzteren unter keinen Umständen annehmen, da sie mit einer Scheitelzelle wachsen und auch bei den Coniferen sprechen die Beobachtungen von Hofmeister¹⁾ und meine gleich anzuführenden eigenen Untersuchungen dagegen. Es giebt nun aber auch bei Farren Blätter mit mehreren oberhautartigen Schichten (nach Kraus²⁾ bei *Aspidium coriaceum*, *Niphobolus Lingua* — ich kann *N. pertusus* hinzufügen) und ebenso bei Coniferen und Cycadeen. Entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen, die ich bei *Abies pectinata* DC., *Picea excelsa* und *Pinus Pinsapo* angestellt habe, beweisen, dass die sklerenchymatischen Schichten, welche wir unter der Epidermis der Blätter dieser Pflanzen finden, zwar aus der äussersten Zelllage hervorgehen, dass aber die erste tangentielle Theilung derselben zu einer Zeit eintritt, in der man zweifelhaft sein kann, ob diese äusserste Schicht schon vom Grundgewebe differenzirt sei. Bei ganz jungen Blättern, deren Länge ihre Breite noch kaum übertrifft, kann man, sowohl an dünnen Längsschnitten, als auch (nach Behandlung dickerer Schnitte mit Kali) durch Einstellung des Mikroskops auf die Median-Ebenen der Blatthöcker sich überzeugen, dass alle Zellen der zu dieser Zeit äussersten Zellschicht nach innen zu mindestens je eine deutlich ihnen oppo-

1) Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen in Abhandl. d. Sächs. Gesellschaft in Leipzig, 1857. Math. Physic. Klasse. Bd. III. S. 643.

2) a. a. O. S. 321.

nirte Schwesterzelle besitzen. Es ist aber gleichzeitig ersichtlich, dass die tangential Theilung, durch welche dieselbe entstanden ist, schon in den ersten Stadien der Entwicklung des Blattes stattfindet. Indem dann dieses Letztere sich stark in die Länge zu strecken beginnt, wird die genetische Beziehung zwischen der von aussen zweiten und der äussersten Schicht bald undeutlich: in den Zellen der ersteren beobachtet man aber häufig ein starkes Längenwachsthum und eine weitere Zerfällung durch eine zur Aussenfläche des Blattes parallele Wand. Da demnach die beiden oberflächlichen Zellen aus einer ursprünglich äussersten hervorgehen, so müssen wir schliessen, dass auch das Sklerenchym, welches später unmittelbar unter der Epidermis sich findet, in dieser äussersten Schicht seine Mutterzellen hat und aus ihr, wenn auch nicht ohne zahlreiche vermittelnde Theilungen, hervorgeht. Es ist aber auch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass, da die tangential Theilung in der äussersten Zellschicht der Blattanlagen auch ausserhalb der Medianebene derselben vor sich geht, auch schliesslich Blattgrün führendes Parenchym denselben Ursprung haben wird, dass demnach die ihnen gemeinsam als Meristem dienende oberflächliche Zelllage nicht als eine junge Epidermis zu betrachten sei. Auch die Uebergänge, welche Thomas¹⁾ zwischen den grünen und dem sklerenchymatischen Gewebe beobachtete, sprechen dagegen. Andererseits ist nicht zu läugnen, dass die Gesamtheit der Innenwände jener äussersten Zelllage eine ziemlich regelmässige, dem Gesamtumriss der Blattanlage parallele Fläche bildet, und dass auch die gemeinsame tangential Theilung und die Abwesenheit schiefer Wandbildung dieselbe als ein Ganzes erscheinen lässt. Ein eigentliches Dermatogen am Vegetationspunkt möchte ich den Coniferen keinenfalls zuschreiben, da die Umgrenzung der äussersten Schicht der Stammspitze nach innen wenig Regelmässigkeit zeigt und auch nahe dem Scheitel tangential und schiefe Theilungen vorkommen, welche letztere vielleicht eine Beziehung zur Blattentwicklung haben. Ob aber die oberflächlichen Zellen des Blatthöckers im Augenblick der tangentialen Scheidewandbildung ein differenzirtes Ganzes sind oder nicht, ist sehr schwer zu sagen. Jedenfalls muss man die Thatsache der oberflächlichen Entstehung des Sklerenchyms im Auge behalten, wenn man auch die Ansicht von Thomas, dass dasselbe zum Grundge-

1) a. a. O. S. 34.

webe gehöre, annimmt. Es ist dies die Modification derselben, auf welche ich oben (S. 21) hindeutete.

Unter allen Umständen lässt auch dieser zweifelhafte Fall es sehr wünschenswerth erscheinen, einen Begriff aufzustellen, der mehrfache Epidermis und Hypoderma gleichzeitig umfasst und daher auch bei denjenigen Pflanzen anwendbar ist, welche alle Gewebe aus einer Scheitelzelle entwickeln, und bei denen immer schwer zu entscheiden sein wird, ob eine Epidermis schon gebildet sei oder nicht. Es empfiehlt sich dann ferner, diesen auf physiologischen Eigenschaften beruhenden Begriff nach dem gleichen Eintheilungsgrunde weiter zu zerlegen, wenn auch die so gebildeten Untergruppen nicht scharf von einander gesondert sind.

Ehe ich aber hiermit zu einer Aufzählung der bisher bekannt gewordenen Fälle vom Vorkommen mehrerer oberhautartiger Schichten übergehe, muss ich noch zwei ausscheiden, bei welchen dasselbe ohne Grund behauptet worden ist: die betreffenden Pflanzen sind *Rochea falcata* und *Agave americana*.

Bei der ersteren rührt die irrige Angabe von Brongniart¹⁾ her. Derselbe wurde getäuscht durch die allerdings sehr eigenthümlichen einzelligen Haare der Blätter der *Rochea*. Diese Trichome sind von kurz tonnenförmiger Gestalt, oben flach und nur mit einem schmalen Fusse zwischen den viel kleineren Oberhautzellen befestigt — ihre Wände sind stark verdickt und zeigen schöne Schichtung. Indem diese Haare sich eng aneinander drängen, flachen sie sich seitlich zu Prismen ab und können, da sie wie ein geschlossenes Pflaster, nur an den Spaltöffnungen bildenden Stellen der Epidermis unterbrochen, über der Blattfläche stehen, leicht für eine äussere zweite Schicht der Oberhaut gehalten werden. Schon 1830 gab Bischoff²⁾ eine kleine, aber richtige Zeichnung davon; ich komme darauf nur zurück, weil noch neuerdings die *Rochea falcata* wieder unter den Pflanzen mit doppelter Epidermis aufgeführt wurde. Aehnliche Bildungen beobachtete Meyen³⁾ bei *Aloe perfoliata*.

Den Blättern der *Agave americana* schrieb zuerst Treviranus,⁴⁾ dann Unger⁵⁾ eine zweifache Oberhaut zu; Meyen⁶⁾ er-

1) a. a. O. S. 435. Taf. X.

2) Handbuch d. bot. Terminol. u. Systemkunde Taf. XLVI.

3) Phytotomie Taf. III. Fig. 11. 12.

4) Verm. Schrift. IV. S. 217.

5) Grundz. d. Anat. und Phys.

6) Pflanzenphysiologie I. Taf. V. Fig. 3. S. 438.

kannte wahrscheinlich bereits den wirklichen Sachverhalt. Es sieht nämlich die Grenze zwischen dem stark verdickten und dem dünn bleibenden Theil der Seitenwände der Zellen der einfachen Epidermis auf dem Querschnitt der letzteren bei ungenauer Einstellung des Mikroskops einer tangentialen Scheidewand sehr ähnlich. Ich habe jedoch eine solche auch bei alten Blättern nie gefunden.

Im Anschluss an die oben beschriebenen Fälle einer späten Theilung der Oberhautzellen durch tangentiale Wände will ich noch darauf aufmerksam machen, dass bisweilen auch eine Fächerung in dazu senkrechter Richtung vorkommt, welche die Umriss der einzelnen vor dem Eintritt derselben vorhandenen Zellen nicht verwischt. Schon Malpighi¹⁾ bildet eine solche „gefächerte Epidermis“ vom Stamm der *Portulaca oleracea* ab, Sachs²⁾ fand Aehnliches beim sich streckenden hypocotylen Glied von *Helianthus annuus*. Besonders schön ist diese Erscheinung an den erwachsenen Blättern von *Dracaena reflexa* zu beobachten; eine Flächenansicht der Oberhaut derselben ist auf Taf. VI. Fig. 21 dargestellt. Die Zellen derselben enthalten zahlreiche, ihrer Aussenwand eingelagerte Krystalle, vermuthlich von oxalsaurem Kalk;³⁾ die Fächerung tritt erst ein, wenn die Stomata bereits ihre Spalte geöffnet haben. Ebenfalls spät erfolgt diese nachträgliche Theilung auch bei *Ilex Aquifolium*; erst Blätter, die im Juni beinahe ihre volle Grösse erreicht hatten, zeigten den Beginn der Fächerung. Bei *Camellia japonica* scheint auf den ersten Blick Aehnliches geschehen zu sein — in Wirklichkeit haben aber nur die Aussenflächen der Oberhautzellen nach innen vorspringende Leisten, die den Zellraum nicht ganz durchsetzen.

Eine Combination der „gefächerten“ mit der mehrfachen Epidermis kommt bei manchen Cacteen vor. Bei *Cereus peruvianus* theilen sich die Oberhautzellen, ohne ihren Umriss zu verlieren, erst radial und dann häufig noch tangential. Bereits Meyen⁴⁾ giebt eine hierauf bezügliche Abbildung; im besonders hohem Grade scheint Aehnliches bei *Rhipsalis funalis* stattzufinden;⁵⁾ ich habe letztere Pflanze leider nicht vergleichen können.

1) *Anatome plantarum* Tab. I.

2) *Lehrbuch d. Botanik* S. 106.

3) Ungemein kleine Krystalle finden sich auch in Masse eingestreut in den Aussenwänden der Epidermis der Ephedren.

4) *Physiologie* I. Taf. I Fig. 1.

5) Vergl. Wigand a. a. O. Taf. II Fig. 95.

In der Liste von Pflanzen mit epidermidalen Schichten, zu welcher ich nun übergehen will, werde ich die Arten und Citate nur bei denjenigen geben, welche bisher nicht erwähnt wurden, sonst aber auf die betreffende Seite dieses Aufsatzes zurückverweisen. Ein Stern deutet an, dass ich die Angabe bestätigt gefunden habe, E, dass eine wahre mehrfache Oberhaut, H, dass ein Hypoderma nachgewiesen worden ist. Hinsichtlich des Vorkommens einer Endodermis bei Wurzeln sind nur die Beobachtungen von Leitgeb und Nicolai vorhanden, welche a. a. O. zu vergleichen sind.

Oberhautartige Schichten.

(Strata epidermidalia.)

1) Normal sklerenchymatische.

*Laubmoose (Kapselstiel), Isoetaceae¹⁾ (Blätter der landbewohnenden Arten), *Equisetaceae²⁾ (Stamm aller bekannten Formen), *Polypodiaceae³⁾ (Stamm und Blatt vieler Arten), *Cycadaceae⁴⁾ (Stamm und Blatt), *Coniferae⁵⁾ (Blatt, E? H? vgl. S. 55f. und vermisst bei Torreya und Taxus), *Gnetaeae (Stamm H. vgl. S. 52), *Gramineae (Blattscheide von Phragmites⁶⁾, Blätter von Elymus, Festuca ovina, rubra u. A., Aera flexuosa, Nardus, Spartina cynosuroides), Cyperaceae (Blatt von Scirpus lacustris⁷⁾), *Bromeliaceae (Blatt H. vgl. S. 46 ff., Dasyllirion oblongifolium,⁸⁾ graminifolium⁹⁾), *Orchidaceae (Blatt von *Renanthera coccinea), *Pandanaceae (Blatt von Pandanus odoratissimus¹⁰⁾), *graminifolius), *Palmae¹¹⁾ (Blatt von

1) Al. Braun im Monatsber. d. Berlin. Academie 1863. S. 588.

2) Bischoff, Kryptogam. Gewächse I. Taf. V. Duval Jouve, Histoire nat. des Equisetum de France.

3) Vgl. Mettenius, die Hymenophyllaceen a. a. O. S. 436 ff.

4) Vgl. S. 4. 5. u. Kraus a. a. O.

5) Meyen, Phytotomie Taf. VI. Fig. 2, Thomas a. a. O.

6) Meyen in d. Haarlemer Preisschrift Taf. IV. A. 2. Treviranus, Physiologie I. S. 192.

7) Phytotomie Taf. VI. 1.

8) Unger, Anatomie u. Physiologie S. 192.

9) Schacht, Lehrbuch d. Anatomie u. Physiol. I. Taf. IV. 9.

10) Meyen, Phytotomie Taf. VIII. (?).

11) Treviranus Physiologie I. S. 192.

Oenocarpus utilis¹⁾, *Phoenix dactylifera), Potamiae (Blattstiel Potamogeton natans²⁾), Berberidaceae (Stamm³⁾), Aquifoliaceae (Blatt H vgl. S. 51), *Casuarinaceae⁴⁾ (Stamm wohl aller Arten), *Cupuliferae (Blatt von Quercus coccifera am Rand), Umbelliferae (Stamm von Chaerophyllum bulbosum⁵⁾), Proteaceae (Blatt von Dryandra floribunda⁶⁾), Papilionaceae (Stamm⁷⁾) z. B. Spartium monospermum).

In den meisten Fällen werden diese Gewebe von ungefächerten langen bastähnlichen Zellen gebildet; doch haben Jochmann bei Umbelliferen⁸⁾, Mettenius und Kraus⁹⁾ bei Cycadeen eine mehrfache Quertheilung dieser Zellen beobachtet, entsprechend der zweiten von Mettenius aufgestellten Form des Sklerenchyms. Es bietet uns dieselbe einen Uebergang zu den Geweben, welche wir unterscheiden können als

2) Parenchymatisch - sklerenchymatische.

*Equisetaceae (Rhizom), *Polypodiaceae (Rhizom), *Restionaceae (vgl. S. 52).

Schwer davon zu trennen sind, da in der Quellungsfähigkeit und Härte der Verdickungsschichten so viel Abstufungen vorkommen, die mehr oder weniger deutlich collenchymatischen Gewebe. Ich nenne hier auch diejenigen, welche auf der Grenze zu den vorigen stehen, halte dagegen nicht eine Aufzählung der Pflanzen für geboten, deren einjährige Stämme oder Blattstiele Collenchym unter der Epidermis besitzen, da diese Erscheinung so sehr verbreitet ist und schon Schleiden¹⁰⁾ so viele Fälle auführte. Die folgende Liste enthält nur diejenigen Gewächse, deren assimilierende Theile, blattlose Stämme oder Spreiten, derartige Gewebe zeigen.

- 1) Karsten, Vegetationsorgane d. Palmen.
- 2) Meyen in d. Haarlem. Preisschrift Taf. IV. B. 4.
- 3) Mettenius a. a. O. S. 439.
- 4) Sanio in Pringsh. Jahrb. II Taf. XIII, Loew de casuarin. caulis foliique evolutione et structura Diss. Berol. 1865. S. 32, Thomas a. a. O. S. 83.
- 5) Jochmann, de umbelliferar. structura Diss. Vratislav. 1854. S. 8.
- 6) Meyen in Haarlem. Preisschr. Taf. V. B. 3.
- 7) Mettenius a. a. O. S. 439.
- 8) a. a. O. Taf. I. Fig. 8.
- 9) a. a. O. S. 322.
- 10) Grundzüge d. wissenschaftl. Botanik 3. Aufl. II. S. 152.

3) Collenchymatische.

*Polypodiaceae (vgl. S. 55), *Gnetaceae (Stamm E vgl. S. 37), *Restionaceae (Stamm E. H. Hautg. II S. 576), *Pandana-
ceae (Blatt *P. graminifolius*), *Palmae (Blatt *Phoenix silvestris*,
**dactylifera*, *farinifera*, *Livistonia australis*, *Chamaerops excelsa* und
*humilis*¹⁾), Labiatae (Blatt *Rosmarinus officinalis*²⁾), *Apocyna-
ceae (Blatt H. vgl. S. 49f.), Dipsacaceae (*D. silvestris* Blatt³⁾),
*Rhodoraceae (Blatt E. vgl. S. 35), *Berberidaceae (Blatt
*Mahonia Fortunei*⁴⁾), *Rhamnaceae (Stamm **Colletia serrati-*
folia), *Aquifoliaceae (Blatt H. vgl. S. 51), *Pittosporaceae
(Blatt E. vgl. S. 37), Juglandaceae (*I. regia* Blatt⁵⁾), *Cacta-
ceae (Stamm H? *Cactus phyllanthoides*⁶⁾, *glaucescens*,⁷⁾ *peruvia-*
nus, E. H?⁸⁾, viele Arten bei Schleiden⁹⁾), *Urticaceae (Blatt
E. **Ficus* vgl. S. 24ff., *Morus nigra*, *Conocephalus naucleiflorus*¹⁰⁾),
Cupuliferae (Blatt *Quercus glabra*¹¹⁾), *Saxifragaceae (Blatt
E. vgl. S. 38), *Proteaceae (Blatt *Banksia* sp.,¹²⁾ **B. Cunning-*
hamii, *Stenocarpus sinuatus*?¹³⁾ *Myrtaceae (**Metrosideros*).
Auch manche Begonien und Peperomien zeigen collenchymatischen
Bau ihrer mehrfachen Oberhaut.

Indem dann die Verdickung der Zellwände mehr und mehr
schwindet, kommen wir zu oberhautartigen Schichten, die wir be-
zeichnen können als

4) Dünnwandige wasserführende.

Wir finden hier alle Uebergänge von solchen, welche einen
im Verhältniss zum Mesophyll nur unbedeutenden Durchmesser
haben, bis zu den umfangreichen der Peperomien u. s. w.

1) Kraus a. a. O. S. 321.

2) Thomas a. a. O. S. 33.

3) Schleiden a. a. O. I. S. 337, Schacht, Lehrbuch d. Anat. u. Physiol. I. S. 274.

4) Thomas a. a. O. S. 33.

5) Payen a. a. O. Taf. III. 1—3.

6) Brongniart a. a. O. Taf. 11.

7) Payen a. a. O. Taf. V. 7.

8) Unger, Grundzüge d. Anatomie d. Gewächse.

9) Beiträge zur Anatomie d. Cacteen a. a. O. vergl. auch dies. Aufs. S. 6.

10) Payen a. a. O. Taf. IV. 1.

11) Thomas a. a. O. S. 33.

12) Schleiden, Grundzüge I. S. 275.

13) Kraus a. a. O. S. 321.

*Commelinaceae (Blatt E. und H. vgl. S. 43 f.), *Bromeliaceae (Blatt H. vgl. S. 45 f.), *Cannaceae (Blatt **C. indica*,¹⁾ **Maranta zebrina*,²⁾ **discolor*), *Zingiberaceae (Blatt **Costus speciosus*), *Musaceae (Musa **paradisiaca*,³⁾ Ensete,⁴⁾ **Urania speciosa*,⁵⁾ **Strelitzia Reginae*), *Araceae (Blatt **Philodendron cannifolium*, **Anthurium membraniferum*), *Cyrtrandraceae (Blatt *Aeschynanthus* sp.,⁶⁾ **A. ramosissimus*), *Scrophulariaceae (Blatt **Veronica speciosa*⁶⁾, **Lindleyana*), *Piperaceae (Blatt und Stamm E. vgl. S. 26 f.), *Urticaceae (Blatt **Urtica crassifolia*), *Begoniaceae (Blatt und Stamm E. vgl. S. 31 f.).

Nur durch die eigenthümliche Form ihrer zarten Wandverdickung sind von den eben genannten verschieden die bei manchen Orchideen beobachteten epidermidalen Schichten, die

5) Netz- oder schraubenförmig verdickten, wasserführenden.

*Orchidaceae (Blatt und Stamm *Stelis* sp.⁷⁾, Blatt *Pleurothallis ruscifolia*⁸⁾, *Lepanthes cochlearifolia* und *Physosiphon Lodigesii*⁹⁾; ebenso bei einer unbestimmten Art des Bonner Gartens).

Ihnen in der Form ähnlich, aber durch die Natur ihres Inhalts im fertigen Zustand verschieden, ist dann die mehrfache Oberhaut der Luftwurzeln. *Crinum* (vgl. S. 39) vermittelt den Uebergang dazu, zu den

6) Wurzelhüllen.

*Orchidaceae, *Araceae, *Amaryllidaceae.

Die Grenze bildet dann auf dieser Seite der Kork, luftführend wie die Wurzelhüllen, aber oft anderer Entstehung und namentlich stets anderer Verrichtung dienend, während auf der anderen die sich im Grundgewebe vereinzelnden sklerenchyma-

1) Treviranus, Verm. Schriften S. 11.

2) Meyen, Phytotomie Taf. III. Fig. 3.

3) Treviranus a. a. O. S. 11.

4) Wittmack; Musa Ensete. Diss. Berol. 1867. (in Linnaea Bd. XXVI. Taf. XII. Fig. 21).

5) Meyen a. a. O. S. 92. Taf. VII. Fig. 2.

6) Kraus a. a. O. S. 321.

7) Meyen, Haarlem. Preisschrift S. 173.

8) Meyen, Wiegmanns Archiv 1837 S. 424 u. Schleiden ebenda 1838. S. 51.

9) Trécul in Ann. d. sc. natur. Botan. IV. Série II. S. 338.

tischen Zellen (Pachycysten Caspary), welche ja bei den Coniferen nach Thomas¹⁾ Uebergänge zu dem Hypoderma zeigen, uns über den Umfang des Begriffs der oberhautartigen Schichten und selbst der Hautgewebe hinausführen.

Versuchen wir zum Schluss noch uns der Beantwortung der Frage zu nähern, welche Rolle die mehrfachen epidermidalen Schichten im Haushalt der Pflanze spielen. Wir werden zu diesem Zweck hauptsächlich in's Auge fassen müssen, in welcher Weise das Vorkommen derselben an der einzelnen Pflanze und im Pflanzenreich vertheilt ist.

Wir finden nun solche Gewebe ganz besonders häufig an der Oberseite von Blättern: in den allermeisten Fällen sind sowohl mehrfache Oberhaut als Hypoderma auf diese Blattfläche beschränkt, selten kommen sie beiden, niemals, so weit bekannt, der unteren allein zu. Es verhält sich damit also etwa umgekehrt, wie mit den Spaltöffnungen, doch kann deren Anwesenheit an der Blattunterseite nicht als unmittelbar das Auftreten von epidermidalen Schichten ausschliessend betrachtet werden, da ja beide Gebilde sich bei Begonia a. A. gleichzeitig finden. Die früher den verdickten, starren Formen dieser Gewebe zugeschriebene Bedeutung, dass sie nämlich die Festigkeit der Blätter vermehren sollen, ist, wie Thomas²⁾ nachwies, zwar nicht so zu verstehen, dass alle festen Blätter solche Schichten besitzen, doch kann eine Wirksamkeit der letzteren in dieser Richtung wohl kaum bezweifelt werden. Ferner scheint es mir, als ob auch der spiegelnde Glanz vieler Blattoberseiten wenigstens häufig auf der Anwesenheit blattgrünfreier oberflächlicher Gewebe beruhe. Man kann zwar wieder nicht behaupten, dass alle glänzenden Blätter solche besitzen — wohl aber möchten alle von derartigen Schichten begrenzten Blattoberseiten das Licht stark reflectiren, sofern nicht Behaarung, Athemhöhlen dies beeinträchtigen. Es wäre dann die starke Entwicklung verdickter blattgrünfreier Schichten auf die Intensität des ins Chlorophyll enthaltende Gewebe eindringenden Lichts einen merklichen Einfluss üben. Ganz besonders möchte diese Bemerkung Anwendung finden auf die die Sonnenstrahlen so sehr stark zurückwerfenden Blätter vieler Begonien, Cyanotis u. A.

Doch kommen bei den letzteren Formen, da hier die Wasser-

1) a. a. O. S. 35.

2) a. a. O. S. 31. 32.

gewebe auch auf der Blattunterseite vorkommen, noch andere Gesichtspunkte in Betracht, welche ausschliesslich massgebend da sind, wo blattgrünfreie Schichten ganz im Innern des Gewebes sich finden. Es ist dies der Fall bei den Phyllodien mancher Acacien und den gleichfalls lederartigen und senkrecht gestellten Blättern von *Callistemon*, bei welchen Beiden die abweichende Richtung des Blattes zur Beleuchtung für die Lage des farblosen Gewebes bedingend sein mag. Ein sehr umfangreiches Wassergewebe in Mitten ihrer Blätter zeigen auch manche Fettpflanzen (*Mesembryanthemum*, *Aloe*). Wir werden bei diesen uns darauf beschränken müssen, anzunehmen, dass die Aufspeicherung von Flüssigkeit als solche für diese Gewächse von Vortheil sei. Es ist dies auch leicht begreiflich, da dieselben ganz vorzugsweise die dürrsten Gegenden bewohnen. Meist tritt dabei keine Sonderung von assimilirendem und nur Flüssigkeit führendem Gewebe ein (*Dischidia*, *Crassula*, *Sempervivum*, viele tropische Orchideen); bei anderen Pflanzen ist dieselbe sehr scharf, und zwar liegt, wie schon bemerkt, das Wassergewebe bald im Innern, bald dicht unter der Oberfläche. Einen schönen Uebergang zwischen diesen beiden Verhältnissen bieten die Blätter mancher *Mesembryanthema* und namentlich von *Aloe cuspidata*, *planifolia*, *tessellata*, *atrovirens*. Dieselben besitzen ein mittleres, sehr ausgedehntes Wassergewebe, welches, wie der Blattquerschnitt von *Aloe cuspidata*, Taf. VI. Fig. 20 lehrt, nur von einer ganz dünnen (grau gezeichneten) Schicht Chlorophyll enthaltender Zellen umgeben ist. Dieselbe ist aber noch vielfach durchbrochen und an diesen, von aussen dem blossen Auge grau erscheinenden Stellen reicht dann das farblose Gewebe von der Mitte des Blattes bis zur Oberhaut. Wenn wir nun auch nicht immer einsehen können, von welchen Ursachen die Vertheilung des Wassergewebes im Blatt bestimmt wird, so ist doch die Bedeutung desselben im Haushalt der Fettpflanzen eben durch deren Standort klar. Es liegt nahe zu untersuchen, in wie weit auch diejenigen Gewächse, welche starke wasserführende epidermidale Schichten besitzen, durch ihre Lebensweise auf die Bildung derselben angewiesen sind.

Wir finden nun solche Gewebe von im Verhältniss zum Mesophyll erheblichem Umfang bei *Commelinaceen*, *Scitamineen*, *Bromeliaceen*, *Orchidaceen*, *Cyrtandraceen*, *Piperaceen* und *Begoniaceen*. Alle diese Pflanzen gehören heissen Climates an: nur die wenigsten sind Steppenbewohner, aber auch bei den übrigen zeigt

sich eine Beziehung zwischen Standort und Bau. Es scheinen nun dieselben dabei sich gut unter zwei Gesichtspunkte zu ordnen.

Zu der ersten Gruppe rechne ich die Gattungen *Maranta*, *Canna*, *Costus* und andere *Scitamineen*. Es sind das Gewächse mit sehr grossen, dünnen Blättern von meist zartem Gefüge, meist Bewohner lichter Waldstellen und feuchter Wiesen¹⁾. Wir dürfen bei ihnen wohl annehmen, dass die wasserreichen epidermidalen Schichten, aufgebaut mit wenig organischer Substanz, aber oft an beiden Blattseiten dem sehr dünnen *Mesophyll* an Umfang gleich, die Blätter durch bedeutende Vermehrung ihrer Dicke widerstandsfähiger machen. Ausserdem aber steht namentlich zu vermuthen, dass bei der ungemein starken Verdunstung, welche diese grösstentheils frei der tropischen Sonne ausgesetzten Pflanzen vermöge ihrer grossen, zarten Blätter erleiden müssen, das oberflächliche Wassergewebe im Stande sein wird, für eine Weile den Bedarf der assimilirenden Schichten zu decken, wenn einmal die Transpiration über die Wurzelkraft das Uebergewicht bekommen sollte. Eine vermittelnde Stellung zwischen dieser Gruppe und den S. 63 besprochenen Pflanzen nehmen nach dem allgemeinen Bau und nach der Vertheilung des Wassergewebes die *Musaceen* ein, deren riesige, mehr lederartige Blätter nur auf ihrer Oberseite einigermaßen erhebliche farblose Schichten besitzen.

Die zweite Reihe, zu welcher gerade die durch die gewaltigsten, bisweilen dem *Mesophyll* siebenmal an Dicke überlegenen, oberflächlichen Wassergewebe ausgezeichneten Gewächse gehören, scheint auf den ersten Blick kaum etwas Gemeinsames zu bieten. Und doch verbindet auch sie eine bestimmte Lebensweise: es sind wie ich gleich zeigen werde, vorzugsweise Felsbewohner und *Epiphyten*.

Beginnen wir diesen Nachweis mit den noch verhältnissmässig die schwächsten Wassergewebe besitzenden Formen, den *Begonien* und *Tradescantien*. Es stehen diese gleichzeitig wegen ihrer grossen, leicht welkenden, also sehr stark verdunstenden Blätter und des Vorkommens der farblosen Schichten auf beiden Blattseiten noch der vorigen Gruppe sehr nahe — andererseits sind sie durch ihren Standort verschieden. Leider kommt gerade bei ihnen der geringe Umfang unserer Kenntnisse von der Lebensweise tropischer Pflanzen uns recht zum Bewusstsein. Von denjenigen diesen Gattungen

1) Vergl. Spix u. Martius, Reisen in Brasilien III. S. 20.

angehörigen Arten, welche ich selbst zu untersuchen Gelegenheit hatte, habe ich nur bei einer einzigen eine bestimmte Angabe gefunden. Wir bleiben also darauf angewiesen, die allgemeinen Wohnorte der Gattung ins Auge zu fassen.

Von *Tradescantia discolor* und *Cyanotis zebrina* sind solche nicht bekannt;¹⁾ doch spricht der schlaffe Habitus der letzteren, ihr Wachsthum in unseren Gewächshäusern und ihr Reichthum an Luftwurzeln für Epiphytismus. Andere *Cyanotis*-Arten bewohnen nachweislich Baumstämme.²⁾

Von der Lebensweise der Begonien giebt Martius³⁾ folgende Schilderung: „*Multae humiditatis sunt indignae, ob laxam compagem et succorum turgescientiam. Huic usui pleraeque satisfaciunt statione humida, opaca. Sunt tamen nonnullae, quae locis apricis super arida saxa crescunt, ita mexicana Begonia peltata . . . rupium graniticarum calida latera vestit. B. parvifolia montium sicca cacumina incolit, pleraeque vero per loca uda, densa et vaporosa umbra fota propter scaturigines et rivulos in pingui et fragosa humo radicanter, aliae rupibus applicitae, aliae vetustarum arborum radicibus aut super ligna putrida radicanter.*“ Er fügt hinzu, dass manche Arten bis 20 Fuss über dem Erdboden auf den Bäumen vorkämen. De Candolle⁴⁾ führt bei seiner Aufzählung von 349 sicheren Begoniaceen nur bei 72 mehr an als das Vaterland. Von diesen 72 Angaben sind:

	45	{	22 = in silvis, in nemoribus,
			15 = in silvis umbrosis, densis u. s. w.,
			8 = in humidis, ad fossas, in paludibus u. s. w.,
	27	{	8 = locis rupestribus, praeruptis u. s. w.,
			5 = in saxosis, petrosis siccis u. Aehnln.,
			8 = in saxis, ad rupes,
			6 = ad truncos arborum,

es entsprechen demnach 27 von 72 d. h. $\frac{3}{8}$ der oben gemachten Behauptung und dabei sind die 37 ersten Standortsangaben so unbestimmt, dass man sie kaum überhaupt rechnen kann. Da aber die Unvollständigkeit unserer Kenntnisse bei dieser Familie so weit

1) Vergl. Walpers Annales III. 661, Kunth Enumeratio IV. 85.

2) „ „ „ VI. 164.

3) Flora brasiliensis Fasc. XXVII. S. 394.

4) Prodromus system. natur. vegetab. XV. S. 266.

geht, dass von $\frac{1}{3}$ aller Arten gar nichts über die Art und Weise ihres Vorkommens bekannt ist, so ist hier kaum ein Schluss möglich. Die *B. peltata*, welche Martius oben als einen Bewohner der trocknen, heissen Granitfelsen nennt, habe ich untersucht; sie hat von allen Begonien, die ich sah, die stärkste mehrfache Oberhaut. —

Günstiger gestaltet sich die Sache bei den nun folgenden Formen, welche zum grössten Theil durch den Umfang ihrer Wassergewebe förmlich fleischige Blätter haben.

Bei den Bromeliaceen kann es nicht zweifelhaft sein, dass die meisten Epiphyten sind. Martius¹⁾ sagt von ihnen: sie „treten bald parasitisch an Bäumen auf, bald einzeln oder in zahlreichen Haufen über Felsen und den kahlen Erdboden verbreitet“ und an einer anderen Stelle²⁾ gerade von den Gattungen, zu denen die von mir untersuchten Arten gehören „*Pitcairniae*, *Billbergiae*, *Aechmeae*, *Tillandsiae*, *Hohenbergiae* aliaequae imprimis inveniuntur in cavis locis truncorum ramorumque qui in directum aut obliquum ascendunt.“ Unter den 18 Arten aus diesen Gattungen, welche R. Schomburgk³⁾ nennt, sind 14 Epiphyten; eine Art bewohnt Granitfelsen und Bäume, eine erstere ausschliesslich und 2 felsige Stellen. Kunth⁴⁾ bezeichnet die Tillandsien als „*herbae saepissime parasiticae*“, Olaf Swartz⁵⁾ nennt bei allen von ihm aufgeführten Arten als Standort Baumstämme, während nach denselben beiden Beobachtern die Pitcairnen auch an Felsen viel vorkommen. Obgleich nun aber nach alledem die Thatsache, dass die genannten Gattungen vorwiegend Epiphyten enthalten, nicht zweifelhaft sein kann, finden wir doch bei vielen einzelnen Arten keine Standortsangaben, vielleicht gerade deshalb, weil der Epiphytismus von Billbergien u. s. w. den Sammlern so selbstverständlich erschien, dass sie darüber keine weitere Bemerkung machten. In der Aufzählung der Bromeliaceen bei Schultes⁶⁾ habe ich hinsichtlich der von mir untersuchten Arten nur eine Angabe

1) Reise III. S. XVII.

2) — Tabulae physiognomicae explicatae S. LII.

3) Reisen in Britisch Guyana III. S. 903, 1067, 1121.

4) Synopsis plantarum aequinoctialium, quas in itinere colleg. Humboldt et Bonpland. Tomus I. S. 294.

5) Flora Indiae occidentalis I. S. 578 ff.

6) Linnaei Systema Vegetabilium. Tom. VII. 2. S. 1252.

gefunden, bei *Hohenbergia* (*Acanthostachys*) *strobilacea*: in campis alpestribus Prov. Minas Geraes. In seiner Schilderung der Camposflora des Hochlandes dieser Provinz — denn deren baumreiches Gebiet ist doch mit den obigen Worten sicher gemeint und nicht etwa Alpenwiesen — nennt Martius,¹⁾ der die Pflanze zuerst fand, dieselbe nicht. Doch dürfen wir wohl auch auf sie die gerade von ihrem Entdecker gegebene Charakteristik der Standorte der Hohenbergien (vgl. oben) beziehen.

Die Peperomien nennt der Prinz von Neuwied²⁾ als gewöhnliche Zierden der Baumstämme in Brasilien, Miquel,³⁾ ihr Monograph, bezeichnet sie im Allgemeinen als „aut terrestres aut supra arborum truncos vetustos rupesque madidas muscosasque luxuriantes“, auch R. Schomburgk⁴⁾ nennt mehrere als Epiphyten. Miquel zählt 190 Arten auf, von welchen 71, d. h. beinahe $\frac{2}{3}$ mit Standortsangaben versehen sind; 23 davon sind unbestimmt: in silvis u. s. w. Es finden sich: 11 species in locis scopulosis, in saxosis, 8 ad saxa, 10 ad truncos, 17 ad truncos et saxa, 2 in tes muscos. Es kommen also von den, nur irgend in ihrer Lebensweise bekannten 71 Arten die Hälfte (35) an Felsen und Baumstämmen, 11 an felsigen Orten vor, so dass im Ganzen etwa $\frac{2}{3}$ nachweislich der gemachten Hypothese genügen. Dieselbe wird aber, ausser durch dies günstige Verhältniss, noch dadurch unterstützt, dass gerade über die untersuchten Peperomien einige Angaben vorhanden sind. *P. blanda* nennt Kunth,⁵⁾ *P. pellucida* Martius⁶⁾ und Schomburgk⁷⁾, *P. magnoliifolia* Schomburgk⁷⁾ als baumbewohnend; letztere kommt nach Perottet⁸⁾ auch an Felsen vor. *P. incana* ist nach Martius⁹⁾ „heliophila“ und findet sich „in rupibus graniticis apricis.“¹⁰⁾

Die Gattung *Aeschynanthus* lebt durchaus epiphytisch. Wo bei den von De Candolle aufgeführten Arten eine Angabe über

1) Reise. Band II. S. 463.

2) Reise in Brasilien II. S. 253.

3) Monographia Piperacearum I. S. 64.

4) a. a. O. S. 1074.

5) a. a. O. I. S. 120.

6) Flora brasiliensis Fasc. XI. S. 10.

7) a. a. O. S. 1129.

8) Bei Miquel a. a. O. S. 98.

9) Flora brasiliensis Fasc. XXVII. S. 394.

10) Flora brasiliensis Fasc. XI. S. 24.

den Standort gemacht ist ($\frac{1}{3}$ der spec.) sind als solcher Baumstämme genannt; nur von einer Art wird gesagt, dass sie auch an der Erde vorkomme. *Ae. ramosissima* Wallich, welche ich untersuchte und welche ein bedeutendes Wassergewebe besitzt, wird bezeichnet als „super arbores rupesque radicans“.

Von den vier Orchideen, bei denen starke epidermidale Schichten nachgewiesen sind, ist *Pleurothallis ruscifolia* nach Schomburgk,¹⁾ *Lepanthes cochleariifolia* nach Olaf Swartz²⁾ ein Baumbewohner. Welche Art von *Stelis* Meyen untersuchte, ist nicht bekannt, ein genauer Nachweis des Standorts daher nicht möglich. Doch nennt Kunth³⁾ die Formen dieser Gattung im Allgemeinen „*Herbae parasiticae, rarius bulbiferae*“. Ueber *Physosiphon* habe ich keine Angabe finden können.

Ich glaube damit den Nachweis, dass die Gewächse mit umfangreichen oberflächlichen Wassergeweben vorzugsweise an Bäumen und Felsen vorkommen, so weit geführt zu haben, als dies bei der Mangelhaftigkeit unseres Wissens über die Lebensweise tropischer Pflanzen überhaupt zu erwarten stand. Dass aber gerade die Bewohner derartiger Standorte, auch wenn die sie umgebende Luft sehr feucht ist, besondere Veranlassung haben, sich für den Nothfall mit Wasser zu versorgen, indem sie solches bei günstigem Wetter in ihren Geweben ansammeln, scheint mir klar; auch hat bei den Orchideen schon Sachs⁵⁾ eine hierauf bezügliche Bemerkung gemacht. Die Pflanzen sind ja nach den Untersuchungen von Unger⁶⁾ nicht im Stande, gasförmiges Wasser sich anzueignen. Die epiphytischen und an Felsen lebenden Gewächse werden aber, da bei der Abschüssigkeit und der geringen oder mangelnden Erdbedeckung ihrer Wohnorte tropfbares Wasser schnell abfließt, nur zeitweilig in der Lage sein, mittelst ihrer Wurzeln solches aufzunehmen. Es ist aber ferner von Unger nachgewiesen worden, dass welche Pflanzen, wenn nur ihre Verdunstung beschränkt wird, ihre Straffheit und Frische dadurch wieder gewinnen, dass die Wände der Zellen dem Inhalt derselben Flüssig-

1) *Prodromus* IX. S. 260.

2) a. a. O. S. 904.

3) a. a. O. III. S. 1563.

4) a. a. I. S. 294.

5) *Experimentalphysiologie der Pflanzen* S. 197.

6) *Sitzungsber. d. Wiener Academie* IX. S. 885.

keit entziehen. Bei den mit umfangreichen Wassergeweben ausgestatteten Gewächsen wird dieser Vorgang sich, namentlich in der feuchten Atmosphäre des Urwaldes, sehr oft wiederholen können, da eine so bedeutende Menge Flüssigkeit ausserhalb der assimilirenden Schichten und in deren unmittelbarer Nähe vorhanden ist.

Was die Beschränkung der eine erhebliche Dicke erreichenden Wassergewebe auf die Blattoberseite betrifft, so glaube ich, dass diese, allen beobachteten Fällen gemeinsame Erscheinung darauf beruht, dass Spaltöffnungen bei den betreffenden Pflanzen nur an einer Blattseite entwickelt werden. Wir können aber Letzteres wieder dadurch erklären, dass ihnen eine sehr grosse Verdunstung ihres Standorts wegen leicht gefährlich werden könnte. Dies zugestanden, muss man es aber wohl als die passendste Anordnung bezeichnen, wenn die Stomata an der der Sonne abgewandten Blattfläche, das assimilirende Gewebe ihnen zunächst und die Wasser führenden Schichten an der Blattoberseite liegen. Die letzteren können gerade hier selbst noch von unmittelbarem Nutzen sein. Vermuthlich hindert nämlich ihre beträchtliche Dicke — bis 2 Millim. — zwar den Zutritt des Lichts zum grünen Parenchym nicht merklich, wohl aber den der strahlenden Wärme. Hinsichtlich der ersteren Behauptung genüge es darauf hinzuweisen, dass die starken epidermidalen Schichten der Blattoberseite in keinem bekannten Fall dunkel gefärbte Säfte enthalten, was an der Unterseite häufig vorkommt. Auch die S. 29 von *Peperomia galioides* und *rubella* angeführte Thatsache beweist, dass die Durchsichtigkeit der Wassergewebe, auch bei bedeutendem Durchmesser, eine sehr grosse ist und selbst die dünnen Sklerenchymlagen von *Acanthostachys* u. s. w. möchten dieselbe kaum wesentlich beeinträchtigen. Dagegen wissen wir, dass schon eine einen halben Millimeter dicke Schicht reinen Wassers je nach den Wärmequellen ¹⁾ nur 8,7 bis 25,1 pCt. der auf sie einwirkenden Wärmestrahlen durchlässt, und dass die Menge der nicht absorbirten Strahlen bei einer 2 Millimeter dicken Wasserschicht auf 3,2 bis 13,9 pCt. sinkt. Da nun gleichzeitig alle Flüssigkeiten sehr schlechte Wärmeleiter sind, so liesse sich wohl denken, dass durch das Vorhanden

1) Die Versuche sind mit irdischen Wärmequellen angestellt; die Zahlen würden wohl aber auch für Sonnenwärme nicht sehr anders werden. Vergl. Müller-Pouillet, Lehrbuch d. Physik 6. Aufl. II. S. 740.

sein eines epidermidalen Gewebes von der bezeichneten Dicke der Einfluss der strahlenden Wärme auf die assimilirenden Zellen und somit auch die Verdunstung ganz erheblich gemildert werde, namentlich wenn, wie bei vielen der betreffenden Pflanzen, gemäss ihren Standorten angenommen werden kann, die Insolation nur zeitweilig und nicht lange andauernd ist. Die Anwesenheit der Zellwände möchte dabei der zahlreichen Reflexionen wegen eher förderlich als schädlich sein. Ich will hier auf die Bedeutung dieser Verhältnisse nur hindeuten; nur umfassende Versuche können dabei volle Klarheit geben. Auffallend bliebe es immer, dass die anscheinend so vortheilhafte Sonderung des Wassergewebes nicht bei den fleischigen Blättern weiter verbreitet ist.

Dass übrigens bei den Orchideen diese letzteren und bei den dünnblättrigen Arten derselben Familie die Bulbi Wasserbehälter für den Nothfall seien, vermuthet bereits Martius.¹⁾ Auch die nach S. 39 in den Kreis der mehrfachen Oberhaut gehörigen Wurzelbullen haben in dieser Hinsicht Bedeutung. Man schreibt denselben meist nur die Fähigkeit zu, als poröse Körper Wasserdünste zu verdichten. Sollten sie aber nicht im Stande sein, sich bei dem mit so grosser Gewalt²⁾ fallenden Regen der Tropenländer mit Wasser zu erfüllen und dieses dann wie ein Schwamm längere Zeit in der Nähe der — wie Leitgeb³⁾ wohl mit Recht vermuthet — wasseraufnehmenden dünnwandigen Zellen der Endodermis zu erhalten? So würde dem allzuschnellen Abfliessen des Regenwassers doch einigermaßen Einhalt gethan.

Auch sind die bisher angeführten nicht die einzigen Waffen, welche den Epiphyten im Kampf um ihr Dasein mit den äusseren Verhältnissen und den Mitbewerbern zu Gebote stehen. Manche baumbewohnende⁴⁾ Aroideen (*Philodendron canniifolium*) haben ausser den Luftwurzeln noch dickfleischig angeschwollene, wassererfüllte Blattstiele. Viele Bromeliaceen sammeln nach Martius¹⁾ in ihren zu einer festen Röhre zusammengeschlossenen Blättern, oder in den tiefe und weite Höhlen bildenden einzelnen Blattachseln grosse Mengen von Thau und Regen auf und erhalten sich dies Wasser selbst in der trocknen Jahreszeit. Dabei ist

1) Reise Tabul. physiognom. explicatae S. XXXIV.

2) Vergl. Reise III. Band Cap. I.

3) a. a. O. S. 215.

4) Reise Tabul. physiognom. explicatae S. XLIX.

noch zu bemerken, dass, soweit meine Untersuchungen reichen, gerade die Billbergien und Aechmeen, die vermöge ihres Baues zu dieser Art der Wassererwerbung besonders geeignet sind, schwache epidermidale Schichten, die *Tillandsia acaulis*, *vittata* und die *Acanthostachys* dagegen, deren Blätter keine Röhren oder Höhlen bilden, umfangreiche Wassergewebe besitzen.

Der Gesamterfolg dieser vielen schützenden Vorrichtungen ist nicht gering anzuschlagen. Von den Bromeliaceen berichtet Martius,¹⁾ dass sie auch in den Monaten der Dürre, wenn die sie tragenden Bäume blattlos dastehen, den Glanz ihres Laubes nicht verlieren, und sogar reichlich blühen.²⁾ Von einer, mit zahlreichen langen Bulbis und grossen fleischigen Blättern versehenen Orchidee aber, der *Aërides odorata*, versichert Loureiro,³⁾ dass sie in freier Luft aufgehangen, durch viele Jahre hindurch wachse und blühe, ohne je von Aussen Wasser zu empfangen.

Wir haben nach alledem wohl anzunehmen, dass die physiologische Bedeutung der epidermidalen Wassergewebe hauptsächlich darin liegt, dass sie eines der vielen Mittel darstellen, durch welche Bewohner ungünstiger Standorte sich den letzteren anpassen. Eine denselben Zweck erreichende, aber auf anderen Grundsätzen beruhende Vorrichtung haben wir in dem im vorigen Heft dieser Jahrbücher enthaltenen Aufsatz über das Hautgewebe der Restionaceen kennen gelernt.

1) Reise Band III. S. XVII.

2) Reise Tab. physiogn. explic. S. XXXIV.

3) Flora Cochinchinensis II. S. 642.

Erklärung der Tafel VI.

Fig. 1—5. *Peperomia peireskiifolia*.

Fig. 1. Theil eines Blattquerschnitts bei schwacher Vergrößerung. E_o obere, E_u untere Epidermis, F das durch Wucherung aus der ersteren entstandene umfangreiche Wassergewebe. P Pallisaden-Parenchym, S schwammiges Parenchym.

Fig. 2. Theil eines Querschnitts eines jungen Blatts bei starker Vergrößerung. Bezeichnung wie in Fig. 1. Die obere Epidermis erst ein- bis zweimal getheilt.

Fig. 3. Aehnlicher Schnitt aus einem etwas älteren Blatt mit schon 5—6 Zellen starkem Wassergewebe F.

Fig. 4. Querschnitt eines in der Jugend am Rande verletzten Blatts bei schwacher Vergrößerung. Die Wundfläche (in der Figur links) ist durch eine oberhautähnliche Neubildung geschützt. Vgl. S. 40 des Textes.

Fig. 5. Die linke obere Ecke der vorigen Figur bei starker Vergrößerung. E Zellen der äussersten Oberhautschicht, N ähnliche Zellen der Neubildung.

Fig. 6—8. *Peperomia rubella*.

Fig. 6. Wenig vergrößerter Querschnitt durch ein erwachsenes Blatt. S schwammiges Parenchym, E_o die zu einem dicken Wassergewebe entwickelte mehrfache Oberhaut.

Fig. 7. Querschnitt eines jungen Blatts derselben Art mit noch nicht so dicker mehrfacher Epidermis.

Fig. 8. Erste tangentielle Theilung der letzteren, sichtbar am Querschnitt von der Oberseite eines ganz jungen Blatts. P die Mutterzellen des Parenchyms.

Fig. 9. *Begonia manicata*.

Fig. 9. Theil eines Blattquerschnitts. E_o obere, E_u untere Epidermis, beide durch Theilung mehrere Zelllagen stark. P pallisadenförmiges, S schwammiges Parenchym.

Fig. 10—11. *Arbutus Unedo*.

Fig. 10. Querschnitt von der Oberseite eines noch jungen Blatts mit noch einfacher Epidermis E_o.

Fig. 11. Gleicher Schnitt von einem erwachsenen Blatt: die Epidermis hat durch Theilung zwei Schichten E und F gebildet.

Fig. 12. *Pittosporum Tobira*.

Fig. 12. Querschnitt durch die, stellenweise durch Theilung verdoppelte Oberhaut der oberen Blattseite.

Fig. 13. *Tradescantia discolor*.

Fig. 13. Theil eines Blattquerschnitts. E die stets ungetheilt bleibende Oberhaut, W aus dem Grundgewebe entstandenes Wassergewebe, A Athemhöhle.

Fig. 14—17. *Acanthostachys strobilacea*.

Fig. 14. Wenig vergrößerter Blattquerschnitt. W das dem Grundgewebe entstammende umfangreiche Wassergewebe.

Fig. 15. Querschnitt durch zwei sich umfassende junge Blätter derselben Pflanze.

Fig. 16. Querschnitt durch die Oberhaut und die nächst benachbarten Zellschichten der Oberseite eines erwachsenen Blatts.

Fig. 17. Aehnlicher Schnitt von einem jungen Blatt. T vor Kurzem getheilte Zelle der von aussen zweiten Schicht.

Fig. 18—19. *Nerium Oleander*.

Fig. 18. Wenig vergrößerter Querschnitt eines jungen Blatts.

Fig. 19. Theil eines Querschnitts von der Unterseite eines solchen: Entstehung der Gruben, in deren Grunde später die Spaltöffnungen auftreten werden.

Fig. 20. *Aloe cuspidata*.

Fig. 20. Blattquerschnitt. W farbloses Gewebe.

Fig. 21. *Dracaena reflexa*.

Fig. 21. Oberhaut des Blatts von der Fläche gesehen, mit gefächerten Zellen.

