

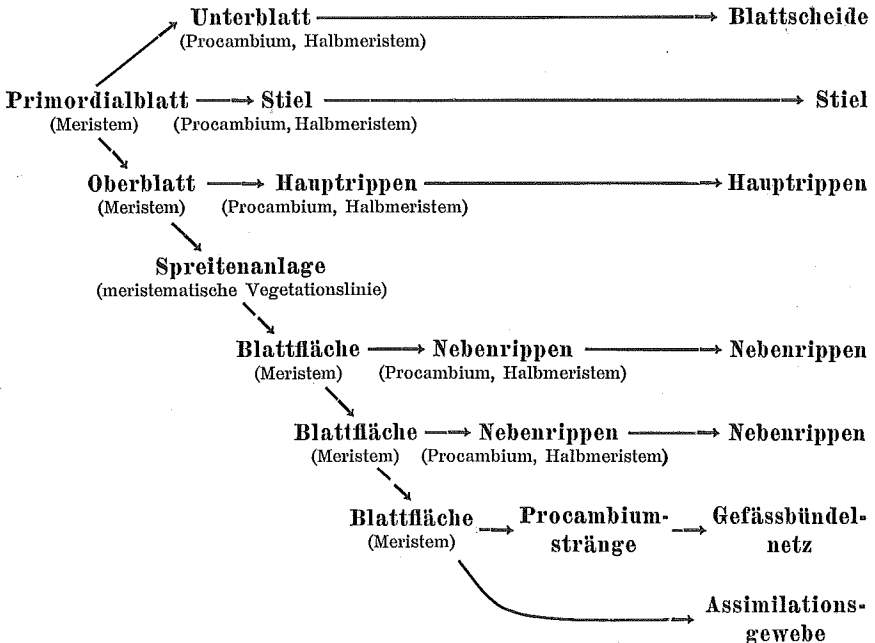
Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Acer Pseudoplatanus* L.

Von

OTTO SCHÜEPP, Basel.

(Als Manuskript eingegangen am 6. Oktober 1917.)

1. Abstammungsverhältnisse der einzelnen Blatteile.



2. Entstehung und Wachstum der Blattfläche.¹⁾

Fig. 1 A und B zeigen, wie am dreikantigen Mittelzipfel des jungen Laubblattes das Meristem auf zwei Längsleisten beschränkt wird. Der Querschnitt durch diese „Vegetationslinien“ ähnelt

¹⁾ Eichler. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Diss. Marburg 1861, p. 12. Fig. 6, 7, 35 bis 38.

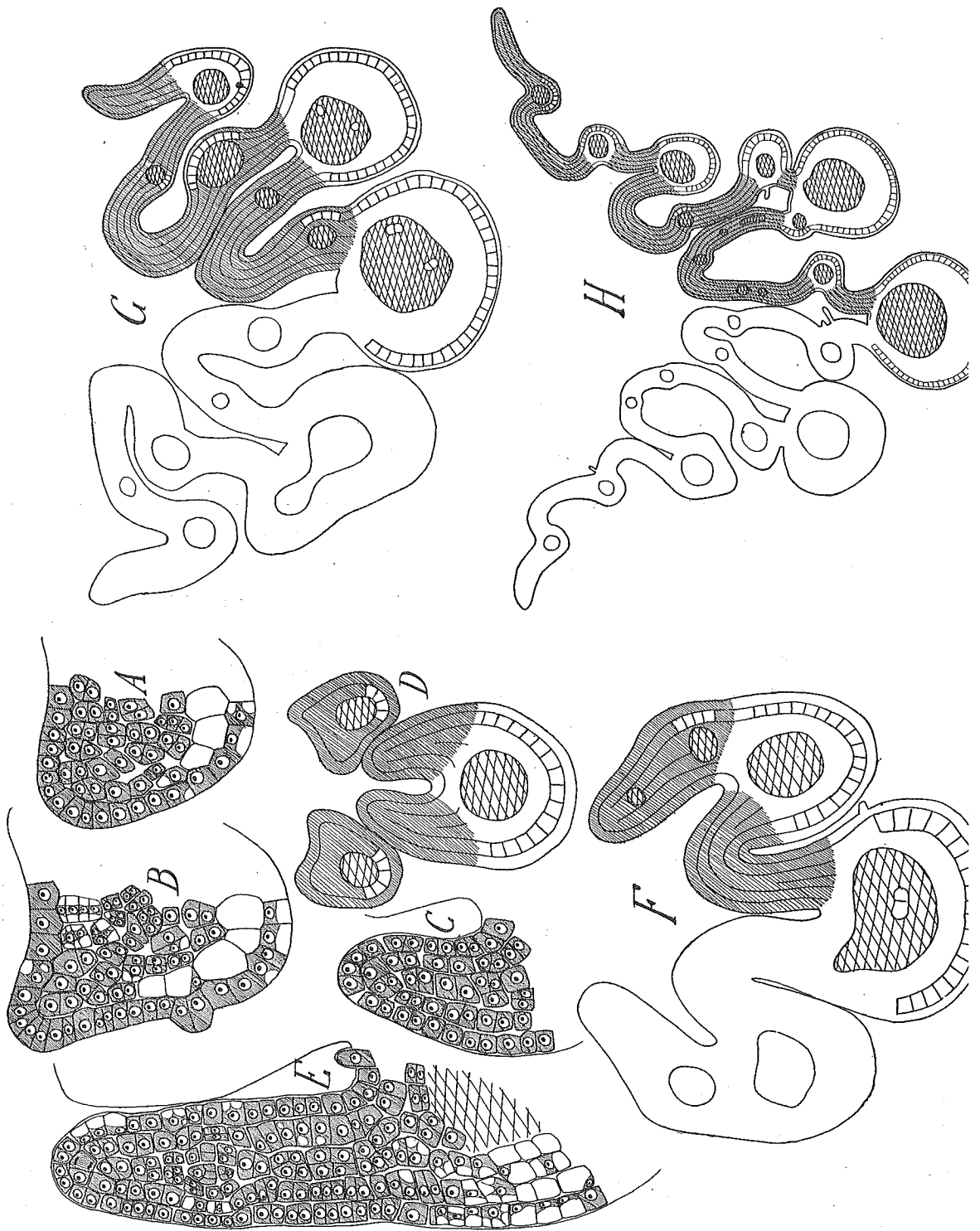


Fig. 1. Querschnitte durch junge Laubblätter von *Acer Pseudoplatanus* L.

A, B, C, E 200:1; D, F 100:1; G 50:1; H 25:1. Meristem schraffiert, Procambiumstränge kreuzweis schraffiert; in D, F, G, H die Schichtung des Meristems und die Hypodermis der Nerven schematisch angedeutet. Figur C Ausschnitt aus D. Figur E gleiches Entwicklungsstadium wie F, aber näher der Blattspitze.

dem Längsschnitt durch einen schwachen Vegetationspunkt; eine geschlossene Dermatogenschicht überwölbt einen ungeordneten Zellhaufen. Während die Vegetationslinie zur Fläche auswächst, ordnen sich die Zellen des Innern zu drei Schichten. Nahe am Blattrand werden von den äusseren Schichten Zellen an die Mittelschicht abgegeben (Fig. 1 C E, Fig. 3 B); in grösserer Entfernung vom Blattrand verdoppelt sich die Mittelschicht (Fig. 1 E, Fig. 3 C). Die Zellen der Blattfläche behalten ihren meristematischen Charakter bei bis gegen den Abschluss der ganzen Blattentwicklung; zugleich findet ohne weitere Vermehrung der Schichtenzahl ein sehr ausgiebiges Flächenwachstum statt (Fig. 1 D, F, G, H). Ein Flächenschnitt lässt keine bestimmte Zellanordnung erkennen; das Wachstum innerhalb der Fläche ist nach allen Richtungen ungefähr gleich gross. Ein Flächenschnitt vom Blattrand zeigt die ungeordneten Zellen des Blattinnern, umsäumt von einer Dermatogenschicht, die sich bei der Bildung der Blättzähne faltet. (Fig. 3 A.)

Mit dem meristematischen Zustande eines Zellkomplexes ist eine eigentümliche Wachstumsweise fest verknüpft; die Meristemzellen wachsen und vermehren sich vorwiegend oder fast ausschliesslich in einer Richtung parallel zur Oberfläche des ganzen Organs.¹⁾ Dass eine derartige Reaktion der Zellen auf ihre Lage das spätere Flächenwachstum des Blattes beherrscht, ist ohne weiteres klar (Fig. 1 D, F, G, H); aber auch die Umbildung der Vegetationslinie zur Fläche kann darauf zurückgeführt werden. Das Oberflächenwachstum „überwiegt“ über die Volumenzunahme; die gegenseitige Anpassung von Dermatogen und Kern erfolgt hier durch Ausziehen des Vegetationswalles zu einer Platte. (Fig. 2. Begründung und Beispiel für die Konstruktion siehe in den Berichten der deutsch. bot. Ges. XXXIV, p. 851—855.) Ähnliche Verhältnisse herrschen wohl am Blattrand; der Überschuss an Dermatogen führt hier zur Faltung in der Längsrichtung und damit zur Entstehung der Zähne.

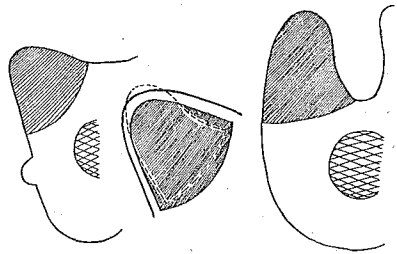


Fig. 2. Schema für die Entstehung der Blattfläche. Siehe Text und Fig. 1 B u. D.

¹⁾ Schüpp. Berichte d. deutsch. bot. Ges. XXXIV, p. 849.

3. Entstehung und Wachstum der Nervatur.

Wenn sich das Oberblatt in die Anlagen von Blattfläche und Hauptrippen differenziert, fällt den letzteren die Hauptmasse des Gewebes zu (Fig. 1 B). Die peripheren Partien der Rippe zeigen stark vakuolisierte Zellen; die zentralen Partien verwandeln sich durch die Bildung zahlreicher Längswände in einen Procambiumstrang. Doch verändert sich im Mittelnerven nicht nur das mikroskopische Bild, sondern ebensosehr die ganze Wachstumsweise. Das Längenwachstum herrscht vor; Breiten- und Dickenwachstum sind unter sich gleich; der Querschnitt des Nerven nähert sich immer mehr der Kreisform (Fig. 1 B, D, F, G, H).

In der Mittelschicht der Blattfläche entstehen durch bestimmt gerichtete Teilungen Procambiumstränge (Fig. 1 E, 3 A). Sobald sie stärker werden, folgt auf der Blattunterseite die Bildung vakuolierter Hypodermiszellen (Fig. 3 C). Die Seitennerven erhalten so eine ganz ähnliche Struktur wie der Hauptnerv bei Beginn seiner Differenzierung (Fig. 1 B, 3 C); sie machen auch weiterhin dieselbe Entwicklung durch.

Neue Rippen entstehen fortwährend, solange die Blattfläche meristematisch ist. Je später eine Rippe entsteht, desto kürzer ist ihr Entwicklungsgang und desto geringer die Entwicklungshöhe, welche sie erreicht. Aus den zuletzt entstehenden Procambiumsträngen bildet sich das feine Gefässbündelnetz, das ganz in der Blattfläche versenkt bleibt.

Die charakteristische Knospenlage des Blattes ist in erster Linie durch das entgegengesetzte Verhalten von Blattfläche und Blattrippen bedingt. Jeder Abschnitt der Blattfläche wölbt sich sanft nach oben vor; bei jeder Rippe wird die Fläche nach oben zusammengefaltet. Die Raumverhältnisse in der Knospe führen nur zu geringen Abweichungen von dieser Regel (Fig. 1 H).

4. Gewebestruktur und Formbildung.

Im Vorhergehenden wurden zwei Gewebearten betrachtet, die sich sowohl nach ihrer innern Struktur als auch nach ihren Leistungen bei der Formbildung scharf unterscheiden. Wir erkannten, dass Struktur und Wachstumsweise im engsten Zusammenhange stehen; dies zeigt sich besonders klar bei einer Betrachtung der Symmetrieverhältnisse.¹⁾

¹⁾ Sachs: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882, p. 584.

Die Blattfläche ist dorsiventral, lässt aber an isolierten nervenfreien Stücken keinen Unterschied von längs und quer erkennen. Das Wachstum ist fast 0 in der Richtung der Dicke, dafür sehr ausgiebig in der Richtung der Fläche.

Die Nerven dagegen verhalten sich genau wie dorsiventrale Sprossachsen; die Dorsiventralität zeigt sich in der Art, wie Nerv und Blattfläche zusammengefügt sind; Struktur und Wachstum lassen vor allem den Gegensatz von längs und quer hervortreten.

Wir dürfen aber auch den allgemeineren Satz aufstellen: Jede Veränderung in der äussern Form eines Pflanzenteils ist eine Funktion seiner sichtbaren und unsichtbaren innern Struktur. Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie haben die doppelte Aufgabe, einerseits für jeden einzelnen Formbildungsprozess den Zusammenhang zwischen Wachstumsweise und Struktur aufzuklären, andererseits die Umwandlungen der Gewebestruktur und ihre Bedingungen zu studieren.

Linsbauer¹⁾ hat neuerdings, von ganz ähnlichen Gesichtspunkten ausgehend, seine Einteilung der Meristeme mit den vier Wachstumsphasen von Sachs in Zusammenhang gebracht. Ich kann ihm nur in dem einen Punkte nicht beistimmen, dass im Archimeristem alle Potenzen manifest sein sollen, um bei der Umwandlung in Proto-meristem, Denteromeristem und Streckungsgewebe in zunehmendem Grade latent zu werden. Das Archimeristem ist durch seine Struktur und durch die innern Bedingungen, unter denen es steht, nur zu ganz bestimmten Formbildungsprozessen befähigt, alle andern Potenzen werden erst nachträglich manifest infolge einer Umwandlung der Gewebestruktur. Die besondere Bedeutung des Archimeristems beruht darauf, dass es der Ausgangspunkt zu jeder normalen Sprossbildung ist.

5. Laubblätter und Knospenschuppen.

Die ersten beiden Schuppenpaare sind leicht als Umwandlungsprodukte von ziemlich weit entwickelten Laubblattanlagen zu erkennen; im folgenden beschäftige ich mich mit dem dritten bis sechsten Schuppenpaar, die viel stärker und viel früher von den Laubblättern abweichen. Aber auch für diese bestätigt eine genaue Untersuchung die Identität der jüngsten Entwicklungsstadien mit den entsprechenden Stadien der Laubblätter (Medianschnitte Fig. 3 D, E; H, J)²⁾. Die zahlreichen kleinen Form- und Grössenunterschiede

¹⁾ Linsbauer: Biol. Zentralbl. XXXVI (1916), p. 117.

²⁾ Göbel: Allg. Organographie, II. Aufl. Jena 1913, p. 313.

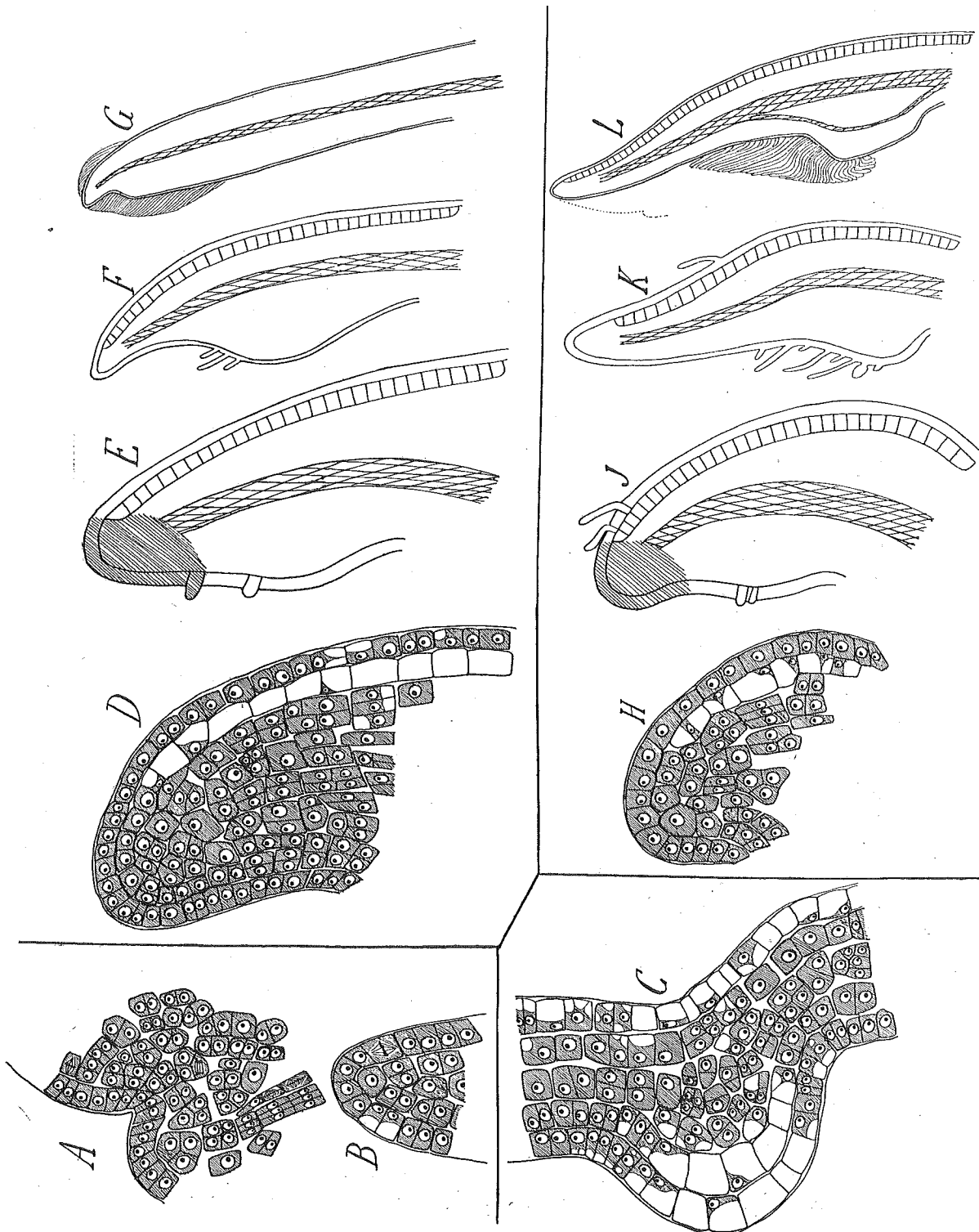


Fig. 3. *Acer Pseudoplatanus* L.

Blattrand. A = Flächenschnitt, B = Querschnitt 200:1. Sekundärer Nerv C 200:1.
 Medianschnitte von Knospenschuppen: D 200:1, E 100:1, F 50:1, G 25:1.
 Medianschnitte von Laubblättern: H 200:1, J 100:1, K 50:1, L 25:1.

hängen mit der verschieden kräftigen Ausbildung der Organe zusammen. Bei Schuppenanlage und Blattanlage hat der Komplex von Meristemzellen den gleichen Umfang.

Auch bei der Schuppe wird genau wie beim Laubblatt eine Spreite angelegt; doch geht schon auf dem Stadium von Fig. 1 D der meristematische Charakter der Zellen verloren, ebenso bleibt die starke Verdickung des Stieles aus (Fig. 3 F, G; K, L) und damit auch die Abgrenzung von Stiel und Blattgrund.

Die Knospenbildung ist die Folge einer Umwandlung und Verschlechterung der Ernährungsbedingungen. Unter dieser leidet am wenigsten der Sprossvegetationspunkt, stärker schon das Unterblatt (Schuppe) und die Internodien, noch mehr das Oberblatt, am meisten die Achselknospen, bei denen auch die erste Anlage unterdrückt wird.
