© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über die Scheitelöffnung bei Wasserpflanzen

von

Paul Weinrowsky.

Schon seit mehreren Jahrzehnten haben sich Botaniker mit den sogenannten Wasserporen oder Scheitelöffnungen an der Spitze der Blätter von Land- und Wasserpflanzen beschäftigt, ohne jedoch über den eigentümlichen Bau dieser Organe umfangreiche und einigermassen erschöpfende Untersuchungen angestellt zu haben. So bringen J. Borodin und Rosanoff in der Botanischen Zeitung vom Jahre 1869 und 1870 einige kurze Mitteilungen über Wasserporen, die sie bei den Gattungen Callitriche, Hippuris, Myriophyllum, Ceratophyllum und wenigen andern gefunden haben, ohne genauer auf diese Erscheinungen einzugehen und sie in genügender Weise zu erklären. Im 29. Jahrgang der Botanischen Zeitung führt P. Magnus ähnliche Verhältnisse bei Landpflanzen an. De Bary beschränkt sich in seiner „Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane" ebenfalls auf wenige ganz allgemeine Bemerkungen über Wasserporen und führt dabei wieder die von Borodin aufgeführten Pflanzen an. Mit derselben Kürze behandelt Haberlandt in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" dies Thema.

AUG 25 1902

Etwas ausführlicher geht L. Sauvageau in seinem Werk „Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques" auf die Öffnungen ein, die sich auf den Blattspitzen der meisten untergetauchten Pflanzen aus der Klasse der Monokotylen finden. Aber auch diese Untersuchungen beschränken sich eben nur auf die Monokotylen, ohne dass die Wasserpflanzen aus der Klasse der Dikotylen irgend welche Berücksichtigung finden. Ausserdem behandelt er diese Frage nur nach der anatomischen Seite. Er bespricht allerdings in einem Kapitel auch Versuche, die er angestellt hat, um die et-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

waige Funktion klarzulegen, die diese Organe haben, und um die Bedeutung derselben für das Leben der betreffenden Pflanzen zu erläutern; jedoch sind diese Versuche durchaus nicht beweisend, wie wir später sehen werden.

Es verlohnt sich daher wohl der Mühe, einmal zusammenhängend und ausführlich diese Frage zu untersuchen, um das Auftreten und die physiologische Funktion der sogenannten Wasserporen zu prüfen.

Ich habe im Folgenden die einschlägigen Vorkommnisse bei den Landpflanzen ganz ausser Acht gelassen und mich nur auf die Wasserpflanzen der Heimat beschränkt, die ganz oder zum grössten Teil untergetaucht wachsen. —

I.

Anatomie der Scheitelöffnungen.

Nachdem ich die Blätter verschiedener Pflanzen untersucht hatte, fand ich, dass die Scheitelöffnungen ihrer Entstehung nach in zwei scharf geschiedene Gruppen zerfallen; die einen werden gebildet durch das Ausfallen von oberflächlichen Zellen auf und unmittelbar unterhalb der betreffenden Blattspitze, die andere durch den Zerfall der beiden wurstförmigen Zellen von Wasserporen, welch letztere sich ebenfalls auf odergleich unter der Blattspitze befinden.

Ich werde meinen Ausführungen diese Einteilung zu Grunde legen und mit der ersten Gruppe beginnen:

Erste Gruppe.

Potamogeton lucens.

Auf der Unterseite eines ausgewachsenen Blattes von Potamogeton lucens befindet sich an der Spitze eine rundliche Öffnung, die nach oben hin von dem abgerundeten Blattscheitel in der Richtung nach der Blattbasis von den Epidermiszellen der Blattunterseite begrenzt wird. Blickt man in diese Vertiefung hinein, so sieht man parenchymatische Zellen von unregelmässig polyedrischer Gestalt; es sind die Epidermiszellen der Blattoberseite, mit denen sie in ihrem oberen Teile

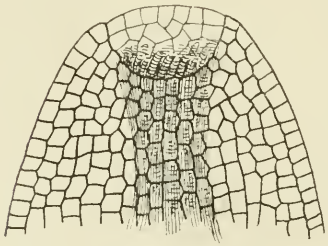

Fig. 1. Blattspitze von Potamogeton lucens. 120 : 1.

austapeziert ist. In diese muldenförmige Höhlung treten die Gefässbündelenden des Blattes hinein und in knäuelförmiger, unregelmässiger Lagerung direkt ins Wasser. Die Gefässbündel des Blattes ziehen von der Blattbasis aus in mehreren getrennten Strängen durch die Spreite, indem sie nach ihrem Eintritt in das Blatt bis zu der Stelle, an der letzteres seine grösste Breite besitzt, allmählich divergieren und sich dann wieder einander nähern; kurz vor der Blattspitze treten die Stränge in der Blattmitte zu einem gemeinsamen Strang von bedeutender Stärke zusammen, der an Umfang noch um ein weniges zunimmt, je mehr er sich der Scheitelöffnung nähert. Die Elemente der Gefässbündel bestehen in dem gemeinsamen Strang aus Tracheïden und spiral- oder netzförmig verdickten Gefässen, die an dieser Stelle an Grösse die gleichnamigen Elemente in den Teilen der Gefässbündel, die weiter von der Blattspitze entfernt sind, übertreffen.

Die Lage der Scheitelöffnung kann bald mehr oder weniger auf der Spitze des Blattes sein, und die Öffnung ist mehr oder weniger kreisförmig. Ihre Grösse ist ziemlich gleich bei den verschiedenen Blättern; mit einer Lupe, sehr selten mit blossem Auge, sieht man sie als stecknadelkopfgrosse seichte Vertiefung. Man findet diese Öffnung schon bei sehr jungen Blättchen, die eben aus der Knospenlage hervortreten. In den ganz winzig kleinen Blättchen in der Knospenlage findet man jedoch nichts von einer Öffnung; hier sind an der Blattspitze dieselben polyedrischen chlorophyllhaltigen Zellen, die wir in den andern Teilen der Epidermis finden. Die Gefässbündel gehen bis unmittelbar unter den obersten Blattrand und endigen etwa unter der äussersten Zellenlage. Hat das jugendliche Blatt eine gewisse Grösse erreicht, so sieht man plötzlich die Öffnung, die durch den Ausfall einer beschränkten Anzahl von Zellen entsteht. Die betreffenden Zellen lösen sich aus dem Zusammenhange und werden abgeworfen. Dies geschieht nicht nacheinander, es fallen zugleich mehrere Zellen aus; dabei ist nicht ausgeschlossen, dass noch in der weiteren Entwicklung des Blattes, nachdem schon die Öffnung vorhanden ist, einige Zellen ausfallen und auf diese Weise die Öffnung vergrössern. Ist das Blatt schon längere Zeit völlig ausgewachsen, so tritt eine weitere Auflösung von Zellen an seiner Spitze ein; es ist der Beginn des Absterbens des Blattes.

Ausser dieser Scheitelöffnung bemerkt man auf der Blattunterseite in der Nähe der Spitze eine Anzahl von Wasserspalten. Letztere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lassen sich entwicklungsgeschichtlich von den typischen Spaltöffnungen der Landpflanzen ableiten: Sie bestehen aus zwei halbmondförmigen Schliesszellen, die chlorophylllos sind und sich durch ihre Grösse auszeichnen. Dieser Apparat ist jedoch funktionslos; man sieht nie den Spalt geschlossen, sondern immer weit, bisweilen fast kreisförmig geöffnet. Der Atemraum ist mit Wasser gefüllt. Als fertige Gebilde treten sie uns in demselben Entwicklungsstadium des Blattes entgegen, in welchem zuerst die Scheitelöffnung auftritt.

Potamogeton natans.

Auf der Spitze der schmalen untergetauchten Blätter von Potamogeton natans befindet sich ebenfalls eine Scheitelöffnung, und zwar liegt sie bei dieser Art in den allermeisten Fällen direkt auf der Blattspitze. Sieht man die Spitze eines nicht allzu jugendlichen Blattes unter dem Mikroskop an, so erscheint der oberste Rand wie ausgebissen. Während das Blatt im jugendlichen Stadium oben kuppenförmig ist, ist es im vorgerückteren Stadium ausgehöhlt. In andern Fällen liegt die Öffnung wie bei Potamogeton lucens, bisweilen jedoch von der Blattmitte etwas nach einer Seite hin verschoben. Das erste Auftreten der Scheitelöffnung bemerkt man erst auf einer späteren Entwicklungsstufe wie bei Potamogeton lucens, jedoch findet man sie auch bei Potamogeton natans schon an sehr jugendlichen Blättern. Untersucht man die kleinsten sich erst entwickelnden Blättchen, so findet man noch keine Öffnung. Die Gefässbündel eines solchen Blättchens vereinigen sich vor der Spitze zu einem gemeinsamen Strang, der auf der Mittellinie des Blattes bis unmittelbar an die äussersten Zellen der Scheitelregion zieht. Das Ende dieses Stranges ist abgerundet und besteht aus Tracheïden und spiralförmig verdickten Gefässen. Die 2—3 unmittelbar über diesen liegenden Zellen, die wie die übrigen Randzellen länger als breit sind, zeichnen sich durch ihre Grösse und ihren Inhalt, sowie durch hellere Farbe vor den übrigen aus. Demnach scheint die Stelle, an der später die Öffnung durch Zerfall einer Anzahl von Zellen entsteht, bei Potamogeton natans schon vorgezeichnet zu sein. Die Gefässbündelenden, die bei ausgewachsenen oder doch älteren Blättern aus weiten, starken Tracheïden und Spiralgefässen bestehen, münden direkt in die Öffnung.

Während die Scheitelöffnung etwas später als bei Potamogeton lucens entsteht, scheinen die Wasserspalten, die wir auch bei Potamogeton natans vorfinden, früher angelegt zu werden. Bei Blättern, die noch keine Öffnung hatten, sah ich in der Nähe des Blattscheitels mehrere solcher Spalten, die regellos auf der Fläche zerstreut waren, jedoch über den Gefässbündeln lagen.

Potamogeton compressus.

Das ausgewachsene Blatt verjüngt sich allmählich nach dem Scheitel zu; man könnte die Blattspitze daher linealisch oder bandförmig nennen. Auf dem ursprünglich kuppenförmigen Scheitel liegt die Öffnung. Sie ist wie bei den oben besprochenen Vertretern der Gattung Potamogeton durch das Ausfallen der Zellen entstanden, die den rundlichen Blattscheitel bildeten. Bei dieser Art ist die Öffnung beständig auf der Spitze, sie befindet sich niemals auf der Unterseite, wie dies immer bei Potamogeton lucens der Fall war.

Die Gefässbündel vereinigen sich etwa an der Stelle, wo die Blattspreite sich bedeutend verschmälert, um in die lange Spitze auszulaufen, zu einem Strang, der jedoch infolge der geringen Breite der Spitze bedeutend schmäler ist, als der entsprechende Strang bei Potamogeton lucens und natans. Infolge des eigentümlichen Baues des oberen Blattteils ist er aber um das doppelte länger als der bei eben genannten Arten. Die Enden der Gefässbündel, die aus denselben Elementen bestehen wie bei Potamogeton lucens und natans, münden auch hier direkt ins Freie. Es kommt vor, dass die einzelnen Spiralgefässe um ein Weniges aus der Öffnung hervorragen. Die Öffnung entsteht auch hier nicht allzu früh. Bei den jüngeren Blättchen, die schon in ihrer Gestalt den ausgewachsenen ähnlich sind, d. h. deren oberer Rand schon in eine deutliche Spitze ausgezogen ist, sieht man noch nichts von einer Scheitelöffnung. Die Gefässbündel gehen hier direkt bis an den obersten Rand der Spitze. In etwas älteren Stadien tritt dann die Öffnung auch wieder ganz plötzlich auf.

Wasserporen oder Spaltöffnungen sind weder bei jungen noch bei alten ausgewachsenen Blättern vorhanden, sie fehlen bei dieser Art völlig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Potamogeton crispus.

Die Blattspitze ist wie der ganze Blattrand gesägt, d. h. es liegen zu beiden Seiten der mittelsten Spitze halbmondförmige Einbuchtungen, die von den folgenden von der Spitze entfernteren durch hervorragende Zähnchen getrennt werden. Die eigentliche Blattspitze sowie die Zähnchen endigen in einer grossen, hellen, dreieckigen Zelle. Die Scheitelöffnung tritt an dem mittelsten der drei oberen Zähnchen auf, und kommt dadurch zu stande, dass die grosse Zelle in einem jungen Stadium des Blattes abfällt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch noch mit dieser typischen Zelle zugleich einige andere gewöhnliche Epidermiszellen abgestossen werden. Ein einziges dickes Gefässbündel zieht in gerader Richtung in der Blattmitte nach der Öffnung hin und endigt in dieser.

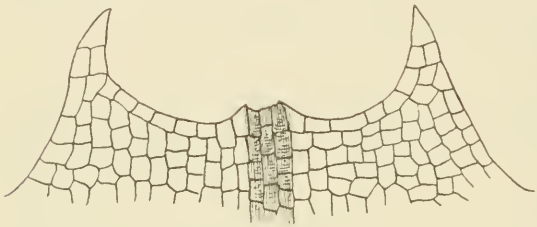

Fig. 2. Blattspitze von Potamogeton crispus. 150 : 1.

Ausserdem bemerkte ich, dass auch die grossen äussersten Zellen der beiden neben der Hauptspitze befindlichen Zähnchen abgestossen waren; jedoch trat dies immer erst auf einer bedeutend späteren Entwicklungsstufe des Blattes ein. Ob auch hier durch diesen Vorgang ähnliche Öffnungen wie an der eigentlichen Spitze entstehen, lasse ich dahingestellt. Sicher ist nur, dass in diese Zähnchen nur Bastbündel, aber nie Gefässbündel treten.

Wasserporen oder Spaltöffnungen konnte ich nie entdecken.

Potamogeton perfoliatus.

Die Öffnung liegt auf der Blattunterseite. Bei den jungen Blättchen, die noch keinen Porus haben, ist der oberste Rand seicht ausgerandet. Diese Ausbuchtung wird nach der Blattbasis zu von einem annähernd parallelen Streifen chlorophyllloser Zellen umsäumt, der einem dünnen Häutchen zu vergleichen ist. An diesen Streifen grenzt in der Blattmitte unmittelbar die Endigung der Gefässbündel. Ein Strang derselben liegt in der Blattmitte; kurz bevor dieser an das „Häutchen“ herantritt, treten von den beiden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seiten fast senkrecht auf demselben je einer hinzu, worauf sich die drei, die Form eines Kreuzes bildend, vereinigen, und nun zieht dieser vereinigte und stärkere Strang noch ein winzig kleines Stück fort bis an die Grenze des Häutchens, indem er ein wenig nach der Unterseite umbiegt und unter der obersten Epidermisschicht endigt.

In einem noch frühzeitigen Entwicklungsstadium fallen dann die Zellen der Epidermis aus und es entsteht eine annähernd kreisrunde Öffnung, in deren Grunde die Gefässbündelenden liegen. Bei dieser Art beobachtete ich eine allmähliche Grössenzunahme des Porus. Da wo die Öffnung zuerst auftrat, war sie klein, es waren nur sehr wenige Zellen abgestossen. Mit zunehmender Grösse der Blätter wurde sie umfangreicher, bis sie schliesslich die bei ausgewachsenen Blättern beobachtete Ausdehnung annahm.

Ausser dem Ausfall der Epidermiszellen, der die Bildung der Scheitelöffnung herbeiführt, ist bei Potamogeton perfoliatus noch das Verschwinden des Häutchens erwähnenswert. Bald nach dem Auftreten des Scheitelporus wird die Einbuchtung des obersten Randes des Blattscheitels grösser, die Zellen des Häutchens fallen nach und nach aus, und wenn das Blatt völlig ausgewachsen ist, ist dieser helle Saum völlig verschwunden. Infolge dessen bildet nun die Öffnung, da sie direkt an das Häutchen grenzte, in ihrem oberen Teil ein Stück des Scheitelrandes und sie liegt nun einerseits auf der Unterseite des Blattes — dies ist ihre anfängliche Lage — andrerseits aber auch auf dem Blattscheitel und zwar in dessen Mitte. Sie hat demnach eine Vergrösserung erfahren und zeigt nun etwa die Gestalt einer Ellipse, die teils auf dem Scheitel und teils auf der Unterseite des Blattes liegt.

Es ist unbekannt, welchen Zweck die Pflanze mit dem Absterben des Saumes verbindet, es erscheint aber doch nicht ausgeschlossen, dass dieser Vorgang mit der Vergrösserung des Porus in Verbindung zu bringen ist.

Potamogeton praelongus.

Die Blattspitze ist kappenförmig zusammengezogen und zwar so, dass die Konvexität auf der Unterseite liegt. An der Spitze befindet sich ein kleiner Ausschnitt, der häufig noch durch weiteres Einreissen zu einem tiefen Spalt vergrössert wird. Man sieht Blätter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit solchem Spalt an jeder Pflanze. Dies kommt daher, dass die mützenförmige Ausbildung des obersten Blattteils ein derartiges Einreissen begünstigt. An ganz jungen Blättern, die diese Auswölbung noch nicht besitzen, bemerkt man keinen Einschnitt.

Die Blattnerven haben im Blattscheitel einen eigentümlichen Verlauf: der Mittelnerv zieht in gerader Richtung bis an den Rand des Ausschnittes, hier spaltet er sich in zwei Stränge, von denen jeder eine kleine Strecke unmittelbar an dem Rande entlang weiter zieht und dann umbiegt, um nach der Blattbasis zu zu verlaufen. An der Spaltungs- und Umbiegungsstelle befindet sich der Porus, d. h. die Gefässbündel sind in dem unteren Teil des Ausschnittes, der durch Resorption von Epidermiszellen wie bei den andern Potamogetonarten entstanden ist, unbedeckt und stehen mit dem umgebenden Wasser in unmittelbarem Kontakt.

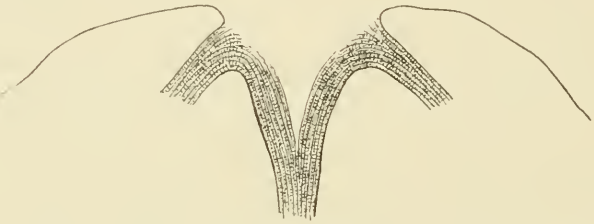

Fig. 3. Blattspitze von Potamogeton praelongus. 200 : 1.

Will man die Blattspitze unter dem Mikroskop betrachten, so findet jedesmal durch das Präparieren des Objektes das oben erwähnte Einreissen statt. Meistenteils wird hierdurch der Mittelnerv in zwei Teile gespalten und folglich werden auch aus einer Scheitelöffnung zwei, d. h. auf jedem Seitenlappen der Blattspitze liegt je eine Hälfte des Porus. So müssen die Verhältnisse auch bei den Blattspitzen sein, die in der Natur durch irgend welche Kräfte auseinandergerissen werden. Hierdurch wird zugleich die Fläche, auf der die Gefässbündel mit dem umgebenden Medium in direktem Kontakt stehen, vergrössert.

Bei mehreren Blättern war die Rückbildung der Spitze noch weiter gegangen, sie war mitsamt des Verbindungsbogens der beiden Seiten und des Mittelnerven aufgelöst, so dass die drei Nerven an drei verschiedenen Stellen an der Oberfläche ausliefen. Ich halte es jedoch für unwahrscheinlich, dass man es in diesem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Falle mit einem normalen Blatte zu thun hat, ich glaube vielmehr, dass ein solcher verhältnismässig umfangreicher Zellenausfall der Beginn des Blattabsterbens ist. Dabei will ich noch hinzufügen, dass die eben besprochene Abstumpfung der Spitze immer nur bei völlig ausgewachsenen, also bei älteren Blättern stattfindet.

In Bezug auf die Entwicklung des Scheitelporus treten uns die Verhältnisse, die wir an den oben angeführten Arten fanden, auch hier entgegen. Schon bei jüngeren Blättern zeigt sich der typische Einschnitt.

Potamogeton trichoides.

Die Blätter sind sehr schmal und endigen mit einer feinen Spitze. Ein Gefässbündelstrang durchzieht den oberen Teil des Blattes und erstreckt sich unmittelbar bis zu den Epidermiszellen, die den äussersten Rand des Blattscheitels bilden. Diese Verhältnisse kann man deutlich an den jungen Blättern beobachten. Bei den älteren Blättern ist der ganze Blattscheitel mitsamt der Endigung der Gefässbündel verschwunden. Die Blattspitze erscheint abgerissen. Aus der Bruchfläche ragen einzelne Elemente des Gefässbündels, Spiralgefässe, ein wenig hervor und werden von dem umgebenden Wasser umspült. Eine Anschwellung des Bündels ist bei dieser Art nicht zu bemerken, auch zeichnen sich die Elemente der Gefässbündelendigung, Spiralgefässe, selten Tracheïden, nicht durch besondere Grösse aus, wie dies bei mehreren anderen Potamogetonarten der Fall ist.

Spaltöffnungen oder Wasserporen sind in dem oberen Teile, den ich allein darauf untersuchte, nicht zu finden.

Die vorstehenden Untersuchungen beziehen sich nur auf die untergetauchten Blätter von Potamogetonarten. Die schwimmenden Blätter, die wie bekannt bei einigen Arten auftreten, wurden bisher nicht auf Scheitelöffnungen geprüft. Aber auch bei diesen findet man bei näherer Prüfung einen Porus. Ich beschränkte mich bei meinen Untersuchungen auf die Schwimmblätter von Potamogeton natans. Hier sah ich auf der Unterseite in nächster Nähe des Blattscheitels schon bei schwacher Vergrösserung eine flache, runde, muldenförmige Vertiefung. Bei genauerer Betrachtung überzeugt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

man sich, dass es ebenfalls eine durch Ausfall von Zellen entstandene Öffnung ist, wie sie bei den submersen Blättern auftritt. In dieselbe treten die Gefässbündel ein. Die Verhältnisse erinnern sehr an jene, welche wir an den Blättern von Potamogeton lucens vorfanden.

Sagittaria sagittifolia.

Die untergetauchten lanzettlichen Blätter zeigen ein von den Potamogetonarten in mancher Beziehung verschiedenes Verhalten. Die Spitzen der jungen fast ausgewachsenen Blätter sind völlig intakt, man sieht an ihnen weder Lücken noch Öffnungen. Der Blattscheitel besteht aus dünnwandigen parenchymatischen Zellen, die Intercellularräume aufweisen. Die Gefässbündel vereinigen sich vor der Blattspitze zu einem gemeinsamen Strang, der hauptsächlich aus Netz- und Ringgefässen besteht. Dieser Strang endigt vor der äussersten Zelllage des Scheitels in einer runden Kuppe. Diesen Bau beobachtete ich, wie gesagt, noch bei Blättern, die schon eine bedeutende Grösse besassen. Erst bei älteren, völlig ausgewachsenen Blättern tritt eine Änderung im Bau ein. Bei diesen fallen die epidermalen Zellen aus und es bildet sich eine Einbuchtung auf dem Scheitel des Blattes. Ein direktes Einmünden der Gefässbündel in die entstandene Lücke konnte ich indessen nicht beobachten. Dies lag aber jedenfalls an der Undeutlichkeit des Objektes, da die Struktur des Blattes von Sagittaria sagittifolia bei weitem nicht so klar zu erkennen war als bei den untersuchten Potamogetonarten.

Elisma sparnagiifolium.

Die langen dünnen, schmalen bandförmigen Blätter haben unterhalb des Blattscheitels Spitzenöffnungen, die interessante anatomische Verhältnisse zeigen.

Das ausgebildete Blatt hat einen abgerundeten Scheitel, so dass die vom Blatte abgetrennte äusserste Spitze etwa die Form einer Parabel hat. Die Epidermiszellen haben polyedrische Gestalt, sind zartwandig und chlorophyllreich, mit Ausnahme der Zellen der Blattmitte; letztere sind etwas gestreckt, meist mit geraden, seltener mit schrägen Querwänden versehen. Direkt unter dem Scheitel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bemerkt man eine Vertiefung, deren Umrisse man auch wohl mit einer Parabel vergleichen könnte, deren Scheitel jedoch der Blattbasis zugekehrt ist. Es hat sich bei dieser Pflanze derselbe Prozess vollzogen, den wir bei Potamogeton lucens beobachteten: die Epidermiszellen der Blattoberseite sind hier ausgefallen und zwar in solcher Anzahl und in der Weise, dass, wie schon oben gesagt, die Grenzlinie der Epidermisschicht gegen die tiefer gelegenen Zelllagen einen parabolischen Bogen beschreibt. Da der Scheitelrand nur von zwei Zellschichten, der Epidermis der Ober- und der der Unterseite, gebildet wird, so bildet nach stattgefundener Resorption der oberen

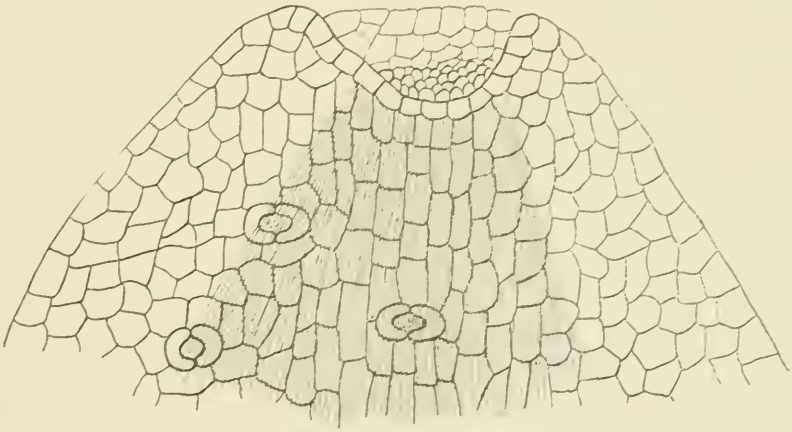

Fig. 1. Blattspitze von Elisma sparnagiifolium. 200 : 1.

Epidermis die untere allein die Scheitelspitze des Blattes. Demnach ist der obere, dem äussersten Rande am nächsten gelegene Teil der Vertiefung von den Zellen der unteren Epidermis begrenzt. Die dem Blattgrunde zugekehrte untere Hälfte der Scheitelöffnung zeigt jedoch eine wesentlich andere Struktur. Sie ist von kleinen ganz zartwandigen Zellen ausgekleidet, die zum grössten Teil papillenförmig vorspringen; nur wenige an die obere Epidermis grenzende Zellen haben parenchymatische Gestalt. Diese papillenförmigen Zellen fallen dem Beobachter sofort durch ihre geringe Grösse auf, indem etwa fünf auf eine Epidermiszelle kommen. Die Grenze zwischen den beiden Teilen besteht aus Zellen, die ihrer Grösse nach die Mitte einhalten zwischen dem papillösen Parenchym und den Epidermiszellen. Jedoch sind ihre Konturen weniger deutlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und es bedarf scharfer Beobachtung, um diese Gebilde als Zellen zu erkennen.

Die Gefässbündel, die in ca. drei bis fünf Strängen nebeneinander laufen, konvergieren nach der Blattspitze zu und laufen kurz vor der Scheitelgrube in einen Strang zusammen. Dies vereinigte stärkere Gefässbündel zieht bis fast an den Rand der Öffnung und biegt dann nach unten um. Ein Einmünden des Stranges in den Porus und damit eine offene Kommunikation der Elemente mit dem umgebenden Wasser findet hier nicht statt. Der Gefässbündelstrang tritt von unten an die papillenförmigen Zellen und endigt dort. Die Verbindung zwischen dem umgebenden Medium und den Organen der Wasserleitung wird also durch diese kleinen rundlichen Zellen hergestellt.

Die Scheitelöffnung tritt sehr zeitig auf. An Blättchen von etwa zwei Millimeter Länge konnte ich sie schon bemerken. An noch jüngeren war die Scheitelregion der Blattoberseite jedoch völlig intakt und es hatte bisher keine Abstossung von Zellen stattgefunden. Die später ausfallenden Zellen waren in keiner Weise ausgezeichnet, sondern hatten dieselbe Gestalt und Grösse wie die übrigen. An den ganz jungen nur wenige Millimeter langen Blättchen war die Grube verhältnismässig klein und die Struktur ihrer Innenwand undeutlich, die kleinen Zellen konnte ich nicht bemerken. Ob sich diese erst später ausbilden, lasse ich dahingestellt. Deutlich sah ich sie an Blättchen von der Länge eines Zentimeter.

Ausser der Scheitelöffnung bemerkte ich auf dem Blatte noch Wasserspalten. Ihre verhältnismässig grossen Schliesszellen sind sehr stark gekrümmt, so dass das ganze Gebilde die Form einer dem Kreise genäherten Ellipse erhält: der grössere Durchmesser dieser Ellipse steht auf den Schliesszellen senkrecht, während er bei den typischen Spaltöffnungen der Landpflanzen mit dem Spalt dieselbe Richtung hat. Die Zentralspalte ist sehr gross und von der Gestalt des Spaltöffnungsapparates, der Atemraum enthält Wasser: Luft konnte ich darin nie bemerken. Diese grossen Wasserporen liegen auf der Blattoberseite zerstreut in der Nähe des Blattscheitels, meist unterhalb der Scheitelöffnung. Ich bemerkte fast nie mehr als fünf bis sieben. Der Spalt zeigt immer dieselbe Öffnungsweite und ist nie geschlossen. An jungen Exemplaren beobachtete ich auch hin und wieder solche Wasserporen auf dem Blattscheitel selbst neben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der grossen Öffnung. Die meisten dieser Spalten liegen über den Gefässbündelsträngen. Man erblickt im Grunde des Atemraumes Tracheïden, Netz- und Spiralgefässe. Nur die eben erwähnten neben dem Scheitelporus liegenden stehen mit dem Blattnerv in keiner Verbindung, weil dieser ja an der unteren Grenze der Öffnung endigt. Auf der Blattunterseite fand ich ganz in der Nähe des Blattscheitels Wasserporen, die sehr vereinzelt auftreten.

Die Wasserporen scheinen zu gleicher Zeit mit der Scheitelöffnung zu entstehen. An einem sehr jungen Blatte, welches eine kleine Scheitelöffnung hatte, die auch im Verhältnis zur Grösse des Blättchens noch nicht den normalen Umfang einer ausgebildeten hatte und die in ihrer Ausdehnung noch nicht bis zum obersten Rand des Blattscheitels reichte, die also eben erst entstanden sein musste, beobachtete ich auf dem obersten Rande zwei Wasserporen. Je weiter die Bildung des Porus fortschreitet, desto mehr Wasserporen treten auf. Blättchen, die noch keine Scheitelöffnung besitzen, haben auch, soweit ich die Sache nach Untersuchungen zu beurteilen im stande bin, keinen Wasserporus.

Weiter nach der Blattbasis zu nehmen die Spaltöffnungen mehr und mehr die Form der typischen Stomata an. Auf die grossen Wasserporen folgen solche mit etwas kleineren Schliesszellen, der elliptische Spalt erfährt eine seitliche Zusammendrückung und wird kreisförmig. An den wenigen Übergangsformen kann man die Annäherung an gewöhnliche Spaltöffnungen beobachten. Viele dieser Formen führen auch Wasser in ihren Atemräumen. Auf diese folgen dann auf dem mittleren Teile des Blattes Stomata, die ganz das Aussehen derjenigen der Wasserpflanzen besitzen. Sie sind bedeutend kleiner als die Wasserporen, ihr Spalt ist schmal elliptisch im Sinne der Längsrichtung des Blattes, ihr Atemraum führt Luft und sie selbst liegen über den luftführenden Intercellularräumen des Blattes. Auf der Blattunterseite bemerkte ich keine Spaltöffnungen.

Sparganium ramosum.

Von dieser Art untersuchte ich nur diejenigen Exemplare, die völlig untergetaucht wuchsen. Man sieht bei diesen schon bei schwacher Vergrösserung unterhalb der Blattspitze auf der Oberseite eine Vertiefung, die derjenigen, welche wir bei den Potamogetonarten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gesehen haben, sehr ähnlich ist: ein längliches Loch in der Epidermis, das durch Ausfallen von Epidermiszellen entsteht. In diese Vertiefung treten die Gefässbündelenden ein, die hauptsächlich aus Spiralgefässen und Tracheïden bestehen. Zwischen diesen Gefässbündelelementen sieht man am Grunde der Öffnung Zellen, deren Struktur nicht immer deutlich hervortritt, weil die Tracheïden und Spiralgefässe darüber lagern. Diese Zellen haben ungefähr die Grösse der Epidermiszellen; jedoch schienen sie mir bei einigen Präparaten kollenchymatisch verdickt zu sein. Solche Verdickungen habe ich jedoch später nie deutlich gesehen.

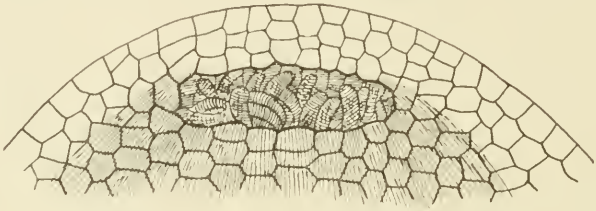

Fig. 5. Blattspitze von Sparganium ramosum. 200 : 1.

Die Gefässbündel, die in mehreren Strängen das Blatt durchziehen, treten vor der Scheitelöffnung zusammen. Auffällig ist bei dieser Gattung die verhältnismässig grosse Anhäufung von Gefässbündelelementen nach dieser Vereinigung. Der Fibrovasalstrang bildet um den Porus einen breiten halbmondförmigen Streifen, der an Grösse die Vertiefung um ein Mehrfaches übertrifft. Dieser Streifen biegt an der unteren Grenze der Scheitelöffnung nach unten um und tritt darauf ins Freie. Die einzelnen Elemente, die in dieser Region grösser und weiter sind als in den Strängen, zeigen eine unregelmässige, knäuelförmige Lagerung und hin und wieder ragen einzelne Tracheïden ein wenig aus dem Porus heraus.

Auch bei dieser Gattung tritt die Scheitelöffnung sehr zeitig auf. Nur die ganz jungen Blättchen zeigen sie noch nicht. Die Zellen, die bei diesen den später sich bildenden Porus ausfüllen, unterscheiden sich nicht von den übrigen Epidermiszellen, sie haben dieselbe Gestalt und Grösse wie diese. Das Zusammentreten der Gefässbündel kann man schon in diesem Entwicklungsstadium beobachten.

Bei alten ausgewachsenen Blättern findet fast regelmässig eine Vergrösserung der Scheitelöffnung statt. Der Zellenausfall schreitet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weiter vor und es entsteht eine umfangreiche, sichelförmige, flache Vertiefung, die ganz von Gefässbündelelementen ausgefüllt wird. Diese Vertiefung wird einerseits von den Zellen des äussersten Randes des Blattscheitels begrenzt und nach der Blattbasis zu von der Epidermis der Oberseite. Da diese auffallende Vergrösserung der Scheitelöffnung an sehr vielen, wenn auch älteren Blättern auftritt, so kann sie meiner Meinung nach kein zufälliges Kunstprodukt sein: sondern die Pflanze muss mit dieser Bildung einen bestimmten Zweck verfolgen. Trotzdem die Blätter, die diese erweiterte Scheitelöffnung zeigten, sich immer in vorgerückterem Entwicklungsstadium befanden, so waren sie alle noch völlig funktionsfähig, und keines derselben wies Zeichen des Absterbens auf. Es ist darum sehr wahrscheinlich, dass diese Vergrösserung einer beim voll entfalteten Blatte vermehrten physiologischen Funktion der Scheitelöffnung entspricht.

Auf der Blattoberseite fand ich typische Wasserporen. Sie liegen direkt unter dem Scheitel in nächster Nähe der Öffnung. Hier haben wir dieselben Verhältnisse in Bezug auf Wasserporen und Spaltöffnungen wie bei Elisma sparganiifol. Auch bei Sparganium folgen nach der Blattbasis zu Übergänge zu den typischen Stomaten. Auf der Unterseite des Blattes befinden sich ganz in der Nähe der Spitze sehr vereinzelt Wasserporen, die sehr bald durch Stomata, deren Spalte verschlossen sind, ersetzt werden, je mehr man sich vom Scheitel entfernt. Im unteren Teile des Blattes ist das Auftreten von Spaltöffnungen sehr bald spärlich und schliesslich finden sich überhaupt keine mehr, weder auf der Ober- noch auf der Unterseite.

Die Wasserporen und Spaltöffnungen treten vor der Scheitelöffnung auf. Bei mehreren ganz jungen Blättchen beobachtete ich auf der Oberseite einige Wasserporen und auf der Unterseite normale Stomata, während der Scheitelporus noch nicht angelegt war.

Stratiodes aloides.

Wie bekannt, wächst diese Pflanze entweder am Grunde von Teichen und kleineren Seeen, sie ist dann natürlich submers, oder sie ragt mit ihren Blättern zum Teile über dem Wasserspiegel hervor. Die nicht untergetauchten Blätter oder Teile derselben zeigen auf beiden Seiten Spaltöffnungen, während die submersen Blattteile

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diese Apparate nicht besitzen. Die Blätter, mögen sie submers sein oder nicht, endigen mit einer stachelartigen Spitze. Letztere besteht aus einer grösseren, jedenfalls luftführenden Zelle, die nach oben zu in eine feine Spitze ausläuft. Sie übertrifft die übrigen Zellen der Epidermis, die von unregelmässiger polyedrischer Gestalt sind, um das Doppelte und Dreifache an Grösse. Die Wandstärke dieser Endzellen ist jedoch derjenigen der Epidermiszellen gleich.

Diese stachelartige Zelle beobachtete ich an allen jüngeren Blättern, erst als ich die Spitzen von älteren untergetauchten Blättern untersuchte, vermisste ich sie. Bei diesen war sie verschwunden und der Blattscheitel infolgedessen abgestumpft. Diese Verhältnisse traten mir ausnahmslos bei allen älteren Blättern entgegen. Bei allen war die äusserste Zelle abgestossen; bisweilen waren auch noch wenige andere benachbarte Zellen abgeworfen.

Das Gefässbündel, ein zentraler dünner Strang, zieht in der Blattmitte bis in die Nähe der äussersten Spitze und endigt häufig wenige Zellschichten vor der Endzelle. Bei mehreren Exemplaren endigte der Strang erst unmittelbar vor der Stachelspitze. Es ist wahrscheinlich, dass infolge des regelmässigen Absterbens der Blattspitze eine offene Kommunikation der Gefässbündel mit dem Wasser hergestellt wird. Dies ist sicher der Fall bei den Blättern, in denen der Gefässbündelstrang direkt vor der Stachelspitze endigt. Denn sobald letztere abfällt, müssen die Gefässbündelelemente, Ring- und Spiralgefässe, vom umgebenden Wasser direkt bespült werden.

Bei den Blättern, deren Gefässbündel nicht direkt vor der Endzelle endigen, kann die Verbindung mit dem Wasser dadurch hergestellt werden, dass mehrere Zellen ausfallen, was ja bei verschiedenen Blättern beobachtet wurde. Ausserdem kann man sich in Bezug auf die Gefässbündelendigung sehr leicht täuschen. Da der Strang sehr dünn ist, kann man ihn übersehen und nicht immer bis zu seinem Ende verfolgen. Es ist daher wohl möglich, dass derselbe bei den Blättern, bei denen er nach meinen Untersuchungen wenige Zellschichten vor der Spitze endigte, in Wirklichkeit noch weiter zieht, ohne dass ich ihn bemerkte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Alisma natans.

Die langen schmalen, untergetauchten Blätter besitzen auf ihrer Oberseite unmittelbar unter dem Scheitel eine längliche quergestellte Scheitelöffnung. Den äusseren Rand dieser Vertiefung bilden die polyedrischen Zellen der Epidermis. Am Grunde des Porus befinden sich rundliche Zellen, die kaum die halbe Grösse der Epidermiszellen erreichen. Einmal bemerkte ich, dass diese in der Vertiefung gelegenen Zellen papillenförmige Gestalt hatten, wie die Zellen am Grunde der Spaltenhöhle bei Callitriche. Häufig fand ich zwischen den rundlichen Zellen, die am regelmässigsten auftreten, in derselben Scheitelöffnung auch papillenartige. Am Grunde des Porus sieht man ausserdem bisweilen mehrere Spiral- und Netzgefässe liegen.

Die Gefässbündel, die getrennt das Blatt durchlaufen, vereinigen sich unmittelbar vor der Vertiefung, biegen etwas nach innen um und endigen unter dem Porus oder treten in denselben ein und liegen dann auf dessen Grundfläche.

Die Scheitelöffnung wird, wie dies bei den meisten hier aufgeführten Pflanzen geschieht, sehr früh angelegt. Ich untersuchte drei bis vier Millimeter lange Blättchen, die also noch sehr jung waren, und fand schon hier auf der Oberseite unter dem Blattscheitel eine Anlage zur Scheitelöffnung: ich bemerkte hier eine schmale senkrecht zur Längsrichtung des Blattes gestellte spaltenförmige Einsenkung der Epidermis. Allmählich vergrössert sich diese, die Vertiefung nimmt mehr und mehr die charakteristische Gestalt der Scheitelöffnung an, so wie wir sie bei den verschiedenen Potamogetonarten finden. Die Entwicklung dieses Porus vollzieht sich schneller als die des Blattes; schon lange bevor das Blatt ausgewachsen ist, ist die Scheitelöffnung fertig ausgebildet. Nur bei ganz jungen Blättchen bemerkt man noch keinerlei Anlagen zur Scheitelöffnung. Ich untersuchte mehrere ganz junge Blättchen, konnte aber noch keine Vertiefung bemerken. Die Zellen besitzen an der Stelle, wo später die Öffnung auftritt, dieselbe polyedrische Gestalt wie die übrigen Epidermiszellen und sind in keiner Weise von letzteren zu unterscheiden.

Ausser diesem Porus befinden sich in dem obersten Blattteile etwas unterhalb des Scheitels auf der Ober- und Unterseite Wasser-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

spalten. Etwas weiter von der Spitze entfernt zeigen sich Übergänge zu anscheinend typischen Spaltöffnungen. Die Gestalt der Schliesszellen wird länglicher und die Öffnung schmäler. Man bemerkt nie an einer solchen Spaltöffnung irgend eine Veränderung des Spaltes; dieser behält immer dieselbe Gestalt bei. Es lässt sich daraus schliessen, dass diese Organe funktionsunfähig und deshalb auch wohl von keinerlei Bedeutung für die Pflanze sind. Den typischen Wasserspalten wird man jedoch eine gewisse Bedeutung nicht absprechen können. Ihr Spalt ist fast kreisförmig, weit geöffnet und die darunter liegende Höhle ist mit Wasser erfüllt. Ausserdem liegen sie häufig über den Leitbündeln des Blattes, so dass ein gewisser Zusammenhang mit letzteren nicht ausgeschlossen erscheint.

Auf einer etwa 2 mm langen Blattspitze zählte ich auf jeder Seite ungefähr 40 bis 60 Spaltöffnungen. Die dem Scheitel zunächst gelegenen waren Wasserspalten.

Auf der Unterseite der Schwimmblätter findet man ebenfalls eine Scheitelöffnung. Sie liegt direkt unterhalb des Blattscheitels und ist bei schwacher Vergrösserung als muldenförmige Vertiefung sichtbar. Sie erinnert sehr an den Porus, den die Schwimmblätter von Potamogeton natans besitzen, und wird auf einer frühen Entwicklungsstufe des Blattes durch Absterben einer begrenzten Anzahl von Epidermiszellen gebildet. Die Entwicklung dieses Loches schreitet bedeutend schneller vor als die des Blattes, so dass an noch jugendlichen Blättern die Öffnung schon fertig ausgebildet ist. In derselben endigen die Gefässe der Leitbündel.

Ceratophyllum demersum.[1]

Die Spitze eines jungen Blattes zeigt einen charakteristischen Bau. Sie besitzt nämlich einen Anhang von bedeutender Länge, welcher zwischen zwei grossen, stachelartigen Zellen liegt. Diese Zellensäule besteht aus 3—4 nebeneinanderliegenden Zellreihen, deren Zellen sich durch Zartheit im Bau der Wandungen und durch einen hellen ölartigen Inhalt auszeichnen. Sie sind völlig chlorophylllos und von polyedrischer, unregelmässiger Gestalt. Am

[1] Vergl. Borodin, Botanische Zeitung 1869, 1870.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Scheitel des Anhanges werden sie länglich und sind hier auch grösser als an der Basis. Die Zellreihen hören in verschiedener Höhe auf, so dass der Scheitel oft nur von einer einzigen Zelle gebildet wird. Nach unten zu werden, wie gesagt, die Zellen allmählich kleiner und auch ihre Gestalt nähert sich mehr derjenigen der Epidermiszellen, d. h. sie erhalten die typisch parenchymatische Form, die Rundung der Ecken schwindet und die Durchmesser der verschiedenen Richtungen werden sich ungefähr gleich. Die Ansatzstellen der beiden Stacheln, die, nebenbei gesagt, $^3/_4$ der Länge des Blattanhanges erreichen, liegen mit der der Zellsäule auf gleicher Höhe. Trotzdem die Zellen der untersten Schichten des Anhanges sich in Grösse und Gestalt keineswegs von den angrenzenden Zellen der eigentlichen Blattspitze unterscheiden, so lässt sich zwischen beiden doch eine scharfe Grenze ziehen und zwar aus dem Grunde, weil die Zellen des Anhanges gänzlich chlorophylllos sind und durch ihren hellen Inhalt den Eindruck zarter Gebilde machen, während die Epidermiszellen Chlorophyll führen.

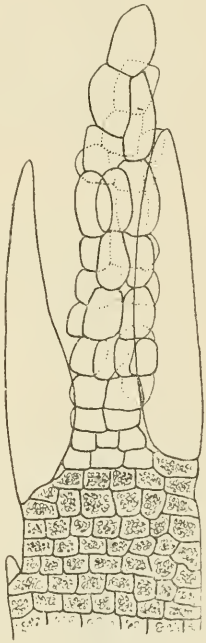

Fig. 6. Blattspitze von Ceratophyllum demersum. 200 : 1.

Dieser Anhang bildet sich aus, sobald das Blatt eine gewisse Grösse erreicht hat. An ganz jungen, noch kleinen Blattanlagen wird er von wenigen Zellen gebildet. Je grösser die Blattanlage wird, desto mehr wächst auch der Anhang, und wenn das junge Blättchen völlig ausgebildet ist, ist auch die Zellsäule zu ihrer normalen Grösse herangewachsen. Wächst nun das Blatt weiter, so bemerkt man bald ein Schrumpfen des Anhanges. Dieser Vorgang beginnt mit dem Vertrocknen der obersten Zellen und setzt sich allmählich in basipetaler Richtung fort. Nach einiger Zeit ist der Anhang gänzlich eingeschrumpft, worauf er sich vom Blatte ablöst und verschwindet. Hierdurch entsteht eine Vertiefung auf dem Blattscheitel.

Die wasserleitenden Organe des Gefässbündelstranges fehlen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sowohl im Stengel als auch in den Blättern. Nach Sanio geht diese Reduktion so weit, dass Gefässe nicht einmal mehr angelegt werden.

Bei Ceratophyllum submersum finden wir dieselben Verhältnisse in Bezug auf den Anhang und die Bildung einer Vertiefung.

Myriophyllum verticillatum.

Hier herrschen in Bezug auf die Blattspitze ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Ceratophyllum. Der Blattscheitel ist hier ebenfalls mit einem längeren Zipfel versehen, letzterer ist jedoch bei Myriophyllum im Verhältnis zur Blattlänge um einige Zellen kürzer. Die Zellen haben im Vergleich zu den Epidermiszellen eine beträchtliche Grösse, die auch wieder vom Scheitel nach der Basis zu abnimmt. Sie sind dünnwandig, durchsichtig, und in ihrem Innern sieht man mehrere ölartige Tröpfchen. Eine scharfe Grenze zwischen den untersten Zellen des Anhanges und den angrenzenden Epidermiszellen des Blattes ist nicht vorhanden.

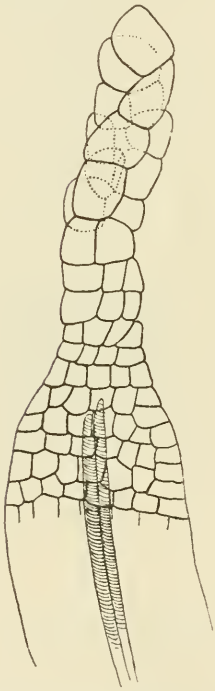

Fig. 7. Blattspitze von Myriophyllum verticillatum. 250 : 1.

Auch an den Blättern von Myriophyllum verticillatum treten diese Blattzipfel zeitig auf. In einem frühen Entwicklungsstadium des Blattes bilden wenige Zellen an der Blattspitze die Anlage zu diesem Anhang. Ebenso wie bei Ceratophyllum vergrössert sich dies Organ zugleich mit dem Blatte. Ist dann das Blatt annähernd ausgewachsen, so ist der Anhang ebenfalls in seiner normalen Grösse ausgebildet. Bald nachher beginnt in derselben Weise wie bei Ceratophyllum der Auflösungsprozess. Am Scheitel beginnend schrumpfen und schwinden die Zellen des Anhangs in basipetaler Richtung, und in verhältnismässig kurzer Zeit ist der Blattzipfel bis auf wenige Zellen an seiner Basis aufgelöst. Diese eben erwähnten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen lösen sich später vom Blatt ab, jedoch erst dann, wenn das Blatt völlig ausgewachsen und älter geworden ist.

Das Wasserleitungssystem ist bei Myriophyllum nur sehr spärlich ausgebildet. Durch das Blatt zieht in medianer Lage ein Ring- oder Spiralgefäss, zu dem sich im oberen Teile nahe der Blattspitze ein ebensolches Gefäss gesellt. Beide Gefässe endigen kurz vor dem Scheitel, ohne eine Vergrösserung oder Erweiterung ihres Lumens aufzuweisen.

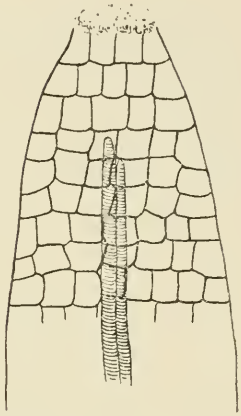

Fig. 8. Blattspitze von Myriophyllum verticillatum. 250 : 1.

Einen Übergang zur zweiten Gruppe bildet die Scheitelöffnung des Blattes von

Hippuris vulgaris.

Betrachten wir zunächst die jungen Blättchen, an denen sich noch keine Scheitelöffnung gebildet hat: Die Blättchen verjüngen sich nach dem Scheitel zu, die Blattspitze hat die Gestalt einer halbkugeligen Kuppe. Die Zellen dieser Kuppe haben polyedrische Gestalt und sind dünnwandig wie die übrigen Epidermiszellen. Ihr Inhalt ist wasserhell, sie besitzen keine Chlorophyllkörner. Zwischen diesen Zellen treten verhältnismässig grosse typische Wasserspalten auf. Ihr Spalt ist weit geöffnet und meistens von kreisförmiger Gestalt. Nur einmal fand ich bei einer noch sehr jungen Blattanlage eine geschlossene Wasserpore. Diese Ausnahme ist erklärlich und natürlich, da es sich in dem angeführten Falle um eine Wasserpore handelte, die sich noch nicht völlig ausgebildet und infolge des unfertigen Zustandes des Blattes noch keine Funktion zu verrichten hatte. In sämtlichen jungen Blättchen, die fertige Wasserporen besitzen, fand ich hier die Spalte weit geöffnet. Diese Wasserspalten befinden sich häufig direkt auf dem Blattscheitel und dann meistens in der Einzahl, häufig aber auch unterhalb desselben auf der Unter- und Oberseite. In der Regel beschränkt sich die Anzahl dieser Organe auf der Kuppe eines Blattes auf 4 bis 6, die, wie oben angedeutet ist, gleichmässig auf der Spitze verteilt sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Vorkommen der Wasserspalten beschränkt sich ausschliesslich auf die kuppenförmige Blattspitze. An andern Stellen des Blattes befinden sich weder Wasserspalten noch typische Stomata. Sie werden sehr frühzeitig angelegt, so dass man schon an den Blattanlagen, die dem Stammscheitel sehr nahe liegen, ihre Entstehung deutlich verfolgen kann.

An die polyedrischen Zellen der Kuppe schliessen sich in basipetaler Richtung Zellen an, die langgestreckte Gestalt haben. Die unmittelbar an die unterste polyedrische Zelllage grenzenden Zellen zeigen die Längsstreckung noch weniger auffallend als die nächstfolgenden. Diese sind schmal aber sehr lang, oft von prosenchymatischer Gestalt und mit schiefen Querwänden versehen. Sie führen Chorophyll und heben sich daher auch schon durch ihren farbigen Inhalt von den Zellen des Scheitels ab.

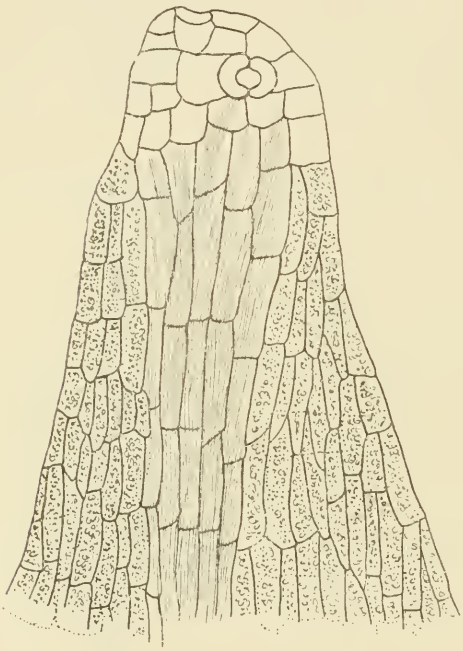

Fig. 9. Blattspitze von Hippuris vulgaris. 200 : 1.

Die Gefässbündel vereinigen sich zu einem axilen Strang, der das Blatt in der Längsrichtung durchzieht. Etwa an der unteren Grenze der Kuppe treten die einzelnen Gefässe büschelförmig auseinander. Einzelne Gefässe ziehen bis unmittelbar unter die Wasserspalten und zwar so, dass an die Höhle, die sich unter jedem Spalt befindet, ein bis zwei Spiralgefässe herantreten oder vielleicht in ihr endigen. Eine bemerkbare Anschwellung der Gefässbündelenden, wie sie anderwärts bisweilen vorkommt, findet hier nicht statt. Die Gefässstränge endigen an der untern Grenze der Kuppe oder im untersten Teil derselben. Nur die, welche dem Intercellular-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

raume einer Wasserspalte nahe kommen, durchziehen die Blattspitze. Ich fand an zahlreich untersuchten Blättern in der Kuppe keine Gefässbündelendigung, die nicht mit einer Wasserspalte in Verbindung stand. Wiederholt beobachtete ich, dass ein Spiralgefäss sich direkt bis unter die oberste Zellschicht des Blattscheitels fortsetzte, um eine Verbindung mit einer dort liegenden Spalte herzustellen.

Bei älteren, ausgewachsenen Blättern ist nun die Blattspitze mehr oder weniger verschwunden, die polyedrischen Zellen lösen sich vom Blatt ab. Infolgedessen kommunizieren die Endigungen der Gefässbündel direkt mit dem umgebenden Wasser.

Die Auflösung der Blattspitze vollzieht sich sehr zeitig. Die jungen, noch nicht völlig ausgewachsenen Blätter, die sich in nächster Nähe der Stengelspitze befinden, zeigen schon den beginnenden Zerfall der Kuppe. Die Umgrenzungen der einzelnen Zellen werden zunächst undeutlich und verwischen sich, darauf werden die Zellen als unförmliche Klumpen vom Blatte abgestossen. Die Auflösung und Abstossung schreitet nach und nach fort, bis bei den völlig ausgewachsenen Blättern die ganze Spitze verschwunden ist.

Die Ablösung der Zellen scheint nach meinen Untersuchungen nicht mit den Schliesszellen der Wasserspalten zu beginnen. Ich sah z. B. bei mehreren Blattspitzen, deren äusserste Zellschicht schon abgelöst war, noch völlig intakte Wasserporen direkt unterhalb der abgestorbenen Zelllage. Es ist ja möglich, dass bisweilen die Schliesszellen derjenigen Poren, die gerade auf dem Scheitel liegen, zuerst ausfallen. Jedoch beobachtete ich dies nicht. Durch die Ablösung der obersten Zellen entsteht eine seichte Vertiefung auf der Blattspitze, aus welcher länglich schmale, oben rundliche Zellen hervorragen. Später fallen auch diese noch zum grössten Teile aus, so dass auch bei Hippuris eine typische Scheitelöffnung gebildet wird. In diese treten wie bei vielen Pflanzen die Gefässbündel, Spiral- und Netzgefässe, ein.

Aus obigen Ausführungen ergiebt sich, dass die Scheitelöffnung von Hippurus nicht nur durch Ausfallen zweier oder mehrerer Schliesszellen von Spaltöffnungen gebildet wird, wie J. Borodin in einer Abhandlung (veröffentlicht in der Botanischen Zeitung von 1870) behauptet. Er führt darin aus, dass die Anlage und Ausbildung der Scheitelöffnung von Hippuris und den Callitriche-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

arten dieselben seien. Er sagt an genannter Stelle nach Erläuterung der anatomischen Verhältnisse der Blattspitze von Callitriche verna und autumnalis, auf die ich noch später kommen werde, Folgendes über die Scheitelöffnung von Hippuris vulgaris: „. . . . . Auch hier findet man am Ende des jungen Blattes als Fortsetzung des einzigen Mediannervs dasselbe dreischichtige dünnwandige Parenchym ohne Chorophyll und lufterfüllte Intercellularräume und über demselben 1—4 Stomata, die bald verschwinden. Da die letzteren oft genau den Blattrand einnehmen, so ist es sehr leicht, sich von der wirklichen Resorption der Stomata zu überzeugen: der obere Rand eines älteren Blattes erscheint wie ausgebissen." Damit behauptet Borodin, dass bei Hippuris die Scheitelöffnung durch die „Resorption" der Schliesszellen der Wasserspalten entstanden sei. Dies ist nun, wie wir gesehen haben, keineswegs der Fall. Nicht allein diese sondern alle Zellen der Kuppe fallen bei der Bildung der Scheitelöffnung aus. Ausserdem liegen die Wasserporen durchaus nicht immer direkt auf dem Blattrande, sondern sehr häufig auch unterhalb desselben, auf dem Mantel der Kuppe.

Ferner hat Borodin völlig übersehen, dass einzelne Gefässbündelelemente auch einen Teil der Kuppe durchziehen, um sich mit einer Wasserspalte in Verbindung zu setzen. Es befindet sich allerdings ein dünnwandiges Parenchym im Innern der Kuppe, welches dem von Callitriche ähnlich sieht. Es ist jedoch nicht immer als eine Fortsetzung des Mediannervs aufzufassen aus dem einfachen Grunde, weil durchaus nicht alle Elemente vor demselben endigen.

Nach Borodin, um die obigen Erläuterungen kurz zusammenzufassen, ist die Scheitelöffnung durch das Ausfallen von Schliesszellen entstanden, sie besteht demnach aus dem dadurch gebildeten Loch und der sogenannten Atemhöhle der abgelösten Wasserspalten. Die Verbindung zwischen diesem Porus und den Endigungen des Gefässbündels wird nach ihm durch ein lebendes, zartes Parenchym hergestellt.

Nach meinen Untersuchungen dagegen bildet sich die Scheitelöffnung von Hippuris in ähnlicher Weise wie etwa bei den verschiedenen Potamogetonarten. Die Schliesszellen der Wasserspalten wirken allerdings dabei mit, aber nicht allein und nicht hauptsächlich. Auch fallen sie, wie ich oben an Beispielen ausgeführt habe, nicht immer zuerst aus. Da ferner nach meinen Beobachtungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Scheitelöffnung manchmal etwas mehr, manchmal etwas weniger vertieft ist, so kommt es vor, dass einige, bisweilen fast alle Gefässbündelelemente nicht direkt in dem Porus endigen, dass vielmehr zwischen letzteren und ersteren eine Schicht kleiner rundlicher Parenchymzellen liegt. Andrerseits bemerkt man an ausgebildeten Blättern, dass diese Zellen, die aus den Öffnungen jüngerer Blätter unregelmässig hervorragen, später zum Teil verschwinden, wodurch die Vertiefung grösser und ein Eintreten der Gefässe in letztere herbeigeführt wird.

Zweite Gruppe.

Dieser wesentlich kleinere Abschnitt umfasst, wie schon in der Einleitung gesagt ist, die Pflanzen, deren Scheitelporus durch Ausfall der beiden Schliesszellen von Wasserspalten gebildet wird.

Callitriche verna.[1]

Die kleinen grünen Blätter besitzen an ihrer Spitze zwei grössere seitliche und einen kleineren mittleren Zipfel. Dieser annähernd halbkugelig hervortretende mediane Teil der Spitze zeichnet sich durch seine helle Farbe sowie durch die besondere Gestalt der Epidermiszellen aus. Nach der Blattbasis zu wird dieser mittlere Streifen sehr bald schmäler, und in geringer Entfernung von dem Scheitel nehmen die Zellen durch Chlorophyll grüne Färbung an und die Unterschiede zwischen diesem Streifen und den beiden seitlichen Blattteilen verwischen sich.

Auf dem hervorgewölbten Teil dieses Streifens befindet sich auf der Unterseite jugendlicher Blätter direkt unter dem Scheitel eine verhältnismässig grosse Wasserspalte. Zwei grosse wurstförmige Schliesszellen begrenzen die weite, stets kreisförmige Öffnung, die in einen Raum führt, welcher der Atemhöhle der normalen Stomata bei Landpflanzen entspricht. Diese Öffnung ist nie geschlossen, sondern zeigt immer dieselbe Weite, so dass man daraus auf die Funktionsunfähigkeit der Schliesszellen schliessen kann.

Auf der Unterseite findet man immer nur eine einzige Wasserspalte, während auf der Oberseite des Blattes keine vorhanden ist.

---

[1] Vergl. Borodin, Über den Bau der Blattspitzen einiger Wasserpflanzen. Bot. Zeitung 1870.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sie wird früh angelegt, man findet sie deshalb schon bei sehr jungen Blättern. Meistens bildet die Längsachse der Schliesszellen einen spitzen Winkel mit der Längsrichtung des Blattes, so dass sie zu dieser Richtung eine schräge Lage einnimmt. Sie wird von 5—6 parenchymatischen Epidermiszellen begrenzt.

Wenn das Blatt seine normale Grösse erreicht hat, werden die Schliesszellen der Spaltöffnung abgeworfen. Dies geschieht entweder gleichzeitig oder nacheinander, indem sich diese Zellen aus dem Zusammenhang loslösen und dann verschwinden. Bisweilen sieht man, dass der Spaltöffnungsapparat nur noch eine Schliesszelle besitzt, da die zweite sich schon aus dem Verbande gelöst hat.

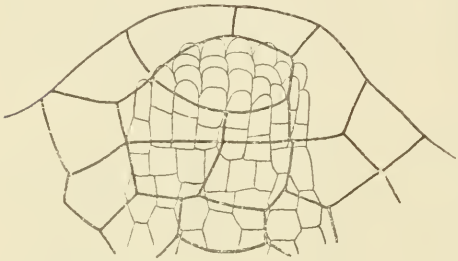

Fig. 10. Blattspitze von Callitriche verna. 350 : 1.

Durch das Ausfallen der Zellen entsteht somit ein rundliches Loch, welches in den darunter gelegenen Raum führt. Eine weitere Ablösung von Zellen findet an einem normalen, funktionsfähigen Blatt nicht statt. An keinem der vielen untersuchten Exemplare konnte ich einen Ausfall von benachbarten Epidermiszellen beobachten.

Durch den medianen Teil des Blattes zieht ein Leitbündel. Es endigt in einiger Entfernung vom Blattscheitel in der unteren Hälfte des hellen Streifens. Die Gefässbündelelemente, etwa 4 Ring- oder Spiralgefässe, treten kurz vor ihrer Endigung fächerförmig auseinander, indem sie sich nach ihrer Spitze zu verjüngen. Der Raum zwischen dem Ende des Gefässbündels und der Scheitelöffnung wird im Innern des Blattes von einem besonderen Gewebe ausgefüllt, das manche interessante Eigentümlichkeit aufweist.

Borodin fügt in seiner oben angegebenen Abhandlung bei der Beschreibung dieses Gewebes hinzu, dass es sich nur vorfindet „falls das Blatt noch jung ist.“ Diese Beobachtung ist jedoch unzutreffend. Dies Gewebe wird, so lange das Blatt noch lebenskräftig und nicht im Absterben begriffen ist, weder resorbiert noch abgestossen. Eine Auflösung dieses Gewebes in einem noch jungen Blatte wäre ja auch unerklärlich, wenn man demselben eine physio-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

logische Bedeutung beimessen will. Es ist wohl nicht denkbar, dass die Natur, die ein Gewebe zu einem bestimmten Zweck hergestellt hat, dieses wieder zerstört, bevor es seine ihm zugewiesene Arbeit verrichtet hat. Und die eigentliche Thätigkeit des Blattes und somit der einzelnen Gewebe beginnt doch erst mit der vollen Entfaltung desselben.

Dieses Gewebe besteht aus mehreren aufeinanderliegenden Schichten kleiner, parenchymatischer Zellen, die chlorophyllfrei sind und einen wasserhellen Inhalt besitzen. Durch die geringe Grösse der Zellen und durch das Fehlen jeglicher Lücken und Intercellularräume unterscheidet sich dies Gewebe scharf von dem übrigen Blattparenchym. Während die übrigen Epidermiszellen gewellte Wände besitzen und chlorophyllhaltig sind, haben die über diesem Gewebe liegenden Zellen gerade Wände, und ihr Inhalt weist kein Chlorophyll auf. Die oberste Zellschicht dieses Verbindungsgewebes besitzt ein charakteristisches Aussehen; die Zellen sind nämlich papillenförmig vorgewölbt, so dass diese Schicht einem Strassenpflaster ähnlich sieht, zu dem man rundliche Steine verwandt hat. Diese Zelllage bildet den Boden des Raumes, der unter der Spaltöffnung liegt. Nach unten zu geht das kleinzellige Parenchym in die dem Leitbündel unmittelbar benachbarten Zellen über. Somit stellt es eine Verbindung her zwischen den Endigungen der Gefässe und dem umgebenden Medium.

Ganz ähnliche Verhältnisse findet man bei Callitriche autumnalis. Der Hauptunterschied zwischen beiden Arten in Bezug auf die Anatomie der Blattspitze besteht darin, dass bei Callitriche autumnalis auf der Blattunterseite nicht eine grosse sondern drei bis sechs — selten mehr — kleinere Wasserspalten angelegt werden, die zu einer Gruppe vereinigt sind und dicht neben einander liegen. Im übrigen haben wir hier dieselben Verhältnisse wie bei Callitriche verna: ein kleinzelliges Parenchym als Verbindungsgewebe zwischen den fächerartig auseinandertretenden Gefässbündelenden und dem flachen Raum unter der Gruppe der Spaltöffnungen. Hier werden jedoch diese Wasserspalten später als bei der beschriebenen Art angelegt. Sie fallen aus, wenn sich das Blatt noch im jugendlichen Zustande befindet, und existieren daher nur verhältnismässig kurze Zeit.

An keiner andern Stelle des Blattes finden sich Spaltöffnungen oder typische Stomata bei den beiden erwähnten Callitrichearten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ranunculus aquatilis L. (Batrachium aquatile).

Der Scheitel der schmalen untergetauchten, cylinderförmigen Blattlappen ist halbkugelförmig abgerundet. Auf dieser Kuppe erheben sich rings um den Blattscheitel eine beschränkte Zahl, etwa fünf bis acht einzelliger Haare. Die Epidermis besteht aus isodiametrischen Parenchymzellen, die chlorophyllhaltig sind. Oben auf dem Scheitel, inmitten des Kranzes von Haaren, befindet sich eine Spaltöffnung, deren Spalt stets weit geöffnet ist. Infolge dieser versteckten Lage entzieht sie sich leicht dem Blicke des Beobachters. Unter dem Mikroskop sieht man bei mittlerer Einstellung der Blattspitze sehr schön und deutlich die Querschnittsform dieses Spaltöffnungsapparates. Oben auf dem Scheitel befinden sich zwischen den fast quadratischen Epidermiszellen die beiden Schliesszellen, die im Querschnitt rundlich, fast kreisförmig sind und zwischen sich einen Spalt einschliessen, der oben und unten breiter ist als in der Mitte.

Ein Gefässbündel, aus zwei engen Ringgefässen bestehend, zieht in der Richtung der Achse durch das Blatt. Es endigt mehrere Zellschichten unterhalb der Scheitelkuppe. Kurz vor seiner Endigung vermehrt sich die Anzahl der Elemente noch um ein Ringgefäss, so dass das Leitbündel mit drei nebeneinander liegenden Gefässen endigt. Ein fächerförmiges Auseinandertreten findet nicht statt.

Auch hier besteht eine Art Verbindungsgewebe zwischen dem Spaltöffnungsapparat und den Enden der Ringgefässe. Der Raum zwischen beiden wird im Innern des Blattes von einem besonderen Parenchym ausgefüllt, das aus mehreren Schichten besteht und sehr an das Gewebe erinnert, welches man bei den Callitrichearten vorfindet. Die Zellen desselben sind kleiner als die Epidermiszellen, isodiametrisch und schliessen lückenlos aneinander; die der obersten Schicht sind papillenförmig hervorgewölbt. Jedoch sind die Grössenunterschiede zwischen diesen und den darüberliegenden Epidermiszellen bei weitem nicht so bedeutend wie bei Callitriche. Während bei letzteren eine Epidermiszelle die sechsfache Grösse einer Parenchymzelle hat, verhalten sich hier die entsprechenden Zellen etwa wie zwei zu eins. Die unteren Schichten, die an die Gefässbündelendigungen grenzen, sind den übrigen Zellen des Blattes schon so ähnlich, dass man schwerlich eine Grenze zwischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beiden ziehen kann. Die papillenförmigen Zellen begrenzen den unteren Teil eines flachen Raumes, der sich wie bei Callitriche unter der Spaltöffnung befindet.

Das Ausfallen der Schliesszellen findet auch hier statt, obgleich es weniger gut zu beobachten ist. Jedoch geschieht dies erst an ältern, völlig ausgewachsenen Blättern. Mit den Schliesszellen zugleich fallen auch denselben benachbarte Epidermiszellen aus. An alten Blättern ist ein Teil der Kuppe samt den Haaren völlig verschwunden, und so ist ein Loch auf der Blattspitze entstanden.

Dieselben Verhältnisse herrschen auch bei der verwandten Art Batrachium divaricatum. Weder bei dieser noch bei Ranunculus aquatilis sind sonst Stomata auf dem Blatte vorhanden.

Veronica anagillis.

Von dieser Art untersuchte ich Exemplare, die zu jeder Jahreszeit submers waren. Ich fand solche in breiten und verhältnismässig tiefen Abflussgräben eines Binnenseees. Die Spitze eines jungen Blattes erinnert an die eines Blattes von Callitriche. Der mittlere Teil derselben ist etwas hervorgewölbt und sein Scheitel wieder etwas ausgerandet. Das Gewebe dieses medianen Teiles zeichnet sich durch helle Farbe aus und es erstreckt sich noch in der Richtung nach der Blattbasis zu, indem es ähnlich wie der helle Streifen der Blattspitze von Callitriche schmäler wird und bald in das Gewebe des Blattes übergeht. Während letzteres grosse parenchymatische Zellen besitzt, zwischen denen ausgedehnte, lufterfüllte Intercellularräume auftreten, sind die Zellen des oben erwähnten medianen Teils klein, chlorophylllos und weisen keine Zwischenräume auf.

Auf der Blattunterseite unmittelbar unter dem schwach ausgerandeten Scheitel befindet sich eine grosse Wasserpore. Sie liegt über der obersten Schicht des kleinzelligen Gewebes und ist von mehreren quadratischen Epidermiszellen umgeben. Das Gefässbündel, das nur von geringer Stärke ist, tritt bis an die unterste Schicht des oben erwähnten Gewebes und breitet sich an seinem Ende im Blattparenchym fächerartig aus.

An noch jugendlichen Blättern findet ein Ausfall der Schliesszellen statt, und es entsteht wieder ein Porus, der in einen flachen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kleinen Raum führt, dessen Boden von den charakteristischen, papillenförmigen Zellen gebildet wird. Jedoch ist mit dem Ausfall der beiden Schliesszellen die Bildung des Scheitelporus nicht beendet. Einige Zeit nach dem Auftreten des Loches vergrössert sich dieses, indem die um dasselbe liegenden Epidermiszellen ebenfalls abgestossen werden. Auf diese Weise entsteht auch hier eine umfangreiche Scheitelöffnung, die direkt auf dem Blattscheitel liegt.

Da diese Art nicht immer submers wächst, besitzen die Blätter auf beiden Seiten kleine Stomata in grosser Anzahl. Der Spalt ist geschlossen, die Atemhöhle führt Luft. Der Teil der Epidermis, welcher über dem Verbindungsgewebe liegt, führt allein keine Stomata.

Im Anschluss an die obigen Ausführungen will ich an dieser Stelle die anatomischen Verhältnisse der Blattspitze von Typha angustifolia erwähnen. Diese Pflanze ist häufig submers, man findet sie in Teichen und Gräben. Die Blätter sind lang und schmal. Auf dem Scheitel sowie auf der Ober- und Unterseite des Blattes befinden sich Spaltöffnungen. Sie treten schon an ganz jungen Blättern auf, die eben erst die Knospenlage verlassen haben. An einem solchen Blatte bemerkte ich direkt auf dem Scheitel eine Wasserspalte. Die beiden verhältnismässig grossen und breiten Schliesszellen begrenzten einen kleinen Zentralspalt, der die Form einer in die Breite gezogenen Ellipse besass. Der darunter liegende Hohlraum war mit Wasser gefüllt. Ähnliche Wasserspalten sah ich unterhalb des Scheitels auf den beiden Blattseiten, sowie auf dem Rande. Auf der von mir untersuchten Blattspitze, die etwa die Länge eines Millimeter hatte, zählte ich 7—9 solcher Spalten. Sie lagen hier unregelmässig verteilt. Diese Spaltöffnungen waren nicht alle in demselben Entwicklungsstadium. Während besonders die in unmittelbarer Nähe des Scheitels sich befindlichen noch wenig ausgebildet waren — die Zentralspalte war noch sehr klein und die Schliesszellen hatten noch nicht die charakteristische sichelförmige Gestalt — bemerkte ich auf der Oberseite ungefähr auf der Blattmitte eine schon völlig entwickelte Wasserspalte. Durch den weit geöffneten Spalt konnte man deutlich die am Grunde des Intercellularraumes liegenden Gefässbündelelemente — Spiral- und Netzgefässe — erblicken.

Weiter vom Blattscheitel entfernt bemerkte ich Übergangs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

formen von den Wasserspalten zu normalen Spaltöffnungen, die dann bald in typische Stomata übergingen. Diese letztgenannten Apparate lagen fast ausschliesslich über den Luftwegen des Blattes, der lange schmale Spalt war immer geschlossen.

Diese oben geschilderten Verhältnisse treten an allen jugendlichen Blättern auf. Selten findet man von den grossen Wasserspalten, die ausschliesslich in der nächsten Umgebung des Scheitels vorkommen, mehr als zehn. Die Entwicklung der Wasserspalten schreitet mit der des Blattes fort und ist ausnahmslos an den jungen Blättern vollendet, sobald sie annähernd ihre normale Grösse erreicht haben.

Mehrere Gefässbündelstränge durchziehen in nahezu paralleler Richtung die Blattspreite und vereinigen sich in einiger Entfernung von dem Scheitel zu einem Strang, der ungefähr den Umfang der einzelnen Stränge zusammengenommen besitzt und etwa $^1/_3$ der Spreite einnimmt. Dieser zieht bis unmittelbar unter den Scheitel. Die Wasserspalten, die um den Scheitel zerstreut sind, liegen meist direkt über den Elementen des Wasserleitungssystems. Wie schon an einem Beispiel erwähnt ist, kann man häufig durch den grossen Zentralspalt am Grunde des Hohlraumes Spiralgefässe erblicken. Hierdurch wird nun aufs Klarste bewiesen, dass diese Wasserspalten in direkter Verbindung mit dem Gefässbündel stehen.

Eine besondere Scheitelöffnung tritt bei Typha nicht auf; selbst bei den völlig ausgewachsenen Blättern findet nie ein Ausfallen der Schliesszellen der anderer Epidermiszellen statt. Durch dieses Verhalten weicht Typha von den übrigen bis dahin beschriebenen Pflanzen wesentlich ab. Man muss annehmen, dass infolge der direkten Verbindung zwischen den Wasserspalten und dem Gefässbündelsystem die ersteren bei dieser Pflanze die Stelle der fehlenden Scheitelöffnung vertreten.

Mit wenigen Worten möchte ich nun noch Pflanzen erwähnen, deren Blätter keine Scheitelöffnung besitzen.

Unmittelbar unter dem Scheitel des untergetauchten Blattes von

Nuphar luteum

findet man an Stelle eines Porus einen stecknadelkopfgrossen dunkleren Fleck, der aus oberflächlich gelegenen Zellen besteht, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kleiner und dickwandiger als die Epidermiszellen sind. Eine derartig ausgezeichnete Stelle bemerkt man an jungen und alten Blättern: die Zellen bestehen während der ganzen Lebensperiode des Blattes, ohne auszufallen.

Salvinia natans.

In der Mitte des Scheitels der Schwimmblätter befindet sich eine rundliche Einbuchtung. Sie unterscheidet sich schon in ihrem Aussehen von einem Scheitelporus, und durch eine genaue Untersuchung ergiebt sich, dass sie nicht durch Ablösen von Zellen entstanden ist. An dieselbe schliesst sich immer eine Reihe von zwei oder mehreren länglichen Zellen an, deren Längswände meist schwach nach aussen gewölbt sind, so dass die Zellen etwa die Gestalt einer Tonne erhalten.

Der Mittelnerv, welcher das Blatt durchzieht, biegt in der Nähe des Scheitels nach rechts und links in die Blatthälften aus, indem er sich in zwei bis mehrere Stränge geteilt hat. Die Gefässbündel gehen nie bis an den Blattrand und stehen somit in keiner Verbindung mit der Einbuchtung.

Elodea canadensis.

Diese Pflanze zeigt weder an jüngeren noch an älteren Blättern einen Porus. Ebensowenig finden sich Spaltöffnungen oder Wasserspalten auf den beiden Blattseiten. Die Epidermis besteht hier aus gleichförmigen, lückenlos aneinanderschliessenden Zellen, die chlorophyllhaltig sind.

Derselbe negative Erfolg ergab sich bei der Untersuchung der Blätter von Hydrocharis morsus ranae. Hier fand ich nur Spaltöffnungen auf der meist unbenetzten Oberseite des Schwimmblattes. Die untergetauchten, hautartigen Nebenblätter besitzen eine sehr gleichförmig gebaute Epidermis.

Utricularia vulgaris.

Der Scheitel der Blattfiederchen besteht aus einer länglichen, nach oben spitz zulaufenden Zelle, die sich bei jungen und alten Blättern vorfindet. Spaltöffnungen sind nie vorhanden; die Epidermis besteht aus kleinen, gleichmässig isodiametrisch gebauten Zellen. Gefässbündel befinden sich nicht im Blatte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aldrovandia vesiculosa.

Die plattenförmige Blattspreite besitzt eine deutliche Mittelrippe. Diese trägt auf ihrer Spitze, die dem Blattscheitel entspricht, zwei bis drei Zähnchen, die aus je einer Zelle bestehen. Niemals bemerkt man an dieser Spitze irgend eine Strukturveränderung; es tritt nie eine Scheitelöffnung auf. Weder auf der Blattspreite noch am Stiel sind Spaltöffnungen vorhanden. Jedoch zieht durch die Mittelrippe in ihrer Längsrichtung ein Ringgefäss, welches kurz vor der Spitze derselben endigt. Es ist nur schwach ausgebildet, besitzt eine geringe Weite, und die Ringe folgen in verhältnismässig grossen Zwischenräumen aufeinander.

Normale Blattspitzen fand ich schliesslich noch an den Schwimmblättern von Lemna trisulca und polyrrhiza, sowie an einigen wenigen Umbelliferenarten, die in einem der Seeen des Grunewaldes (Berlin) untergetaucht wuchsen.

II.

Zur Physiologie der Scheitelöffnungen.

Die vorstehenden Untersuchungen haben gezeigt, das Scheitelöffnungen an den Blattspitzen der submersen Wasserpflanzen mit wenigen Ausnahmen allgemein verbreitet sind. Es fragt sich nun, welche Bedeutung diese Organe im Leben der Pflanze haben, und ob sie mit einer bestimmten Funktion betraut sind. Wir haben gesehen, dass mit einer einzigen Ausnahme (Ceratophyllum) die wasserleitenden Gefässbündelelemente in enger Beziehung zu dem Porus stehen. Meistenteils endigen dieselben direkt in der Öffnung, und nur selten befindet sich zwischen den Gefässen und der Öffnung ein kleinzelliges Gewebe. Diese Thatsache macht es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Öffnung bei der Wasserbewegung in der Pflanze eine gewisse Rolle spielt.

Da ferner die Scheitelöffnungen bei allen untersuchten Pflanzen frühzeitig auftreten, in der Regel dann schon, wenn das Blatt in noch sehr jugendlichem Entwicklungsstadium ist und andrerseits während der ganzen Lebensdauer der Blätter existiert, so müssen dieselben für die Pflanze von hervorragender Wichtigkeit sein.

Bei der Beurteilung dieser Frage ist ferner die Thatsache

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht ausser Acht zu lassen, dass häufig die Zahl der Gefässe vor dem Scheitelporus bedeutend vermehrt wird, dass an dieser Stelle eine auffallende Anhäufung der Gefässbündelelemente stattfindet. Ausserdem ist hin und wieder eine nicht unbedeutende Erweiterung und Vergrösserung der einzelnen Gefässe bemerkbar.

Es ist von vornherein sehr wahrscheinlich, dass auch in den submersen Wasserpflanzen ein Wasserstrom zirkuliert, der dem Transpirationsstrom der Landpflanzen vergleichbar ist. Man nimmt allgemein an, dass dieser letztere dazu dient, die Nährstoffe in gelöster Form in die Pflanze zu bringen und dort weiter zu transportieren. Wenn dies der Fall sein sollte — und es ist bisher nie das Gegenteil bewiesen — so kommt diesem Transpirationsstrom eine fundamentale Bedeutung im Leben der Pflanze zu. Da nun der grösste Teil der submersen Pflanzen im Boden wurzelt, so ist man berechtigt anzunehmen, dass sie ihre Nährstoffe in derselben Weise aufnehmen, dass also auch ein Wasserstrom in ihnen zirkuliert.

Wir wissen nun, dass bei den von der Luft umspülten Pflanzen durch die Spaltöffnungen und bisweilen auch noch durch die ganze Blattepidermis ein bedeutendes Wasserquantum in Dampfform ausgeschieden wird. Bei den submersen Pflanzen muss aber die Wasserausscheidung, wenn sich ein Wasserstrom im Innern bewegt, notwendigerweise eine andere sein. Da hier das umgebende Medium Wasser ist, kann nicht dampfförmiges, sondern nur flüssiges Wasser ausgeschieden werden. Da ausserdem viele submerse Gewächse der Stomata entbehren, die übrigen meist nur solche besitzen, die nicht in der typischen Weise funktionieren, so muss das für den Pflanzenkörper überflüssige Wasser auch andre Ausgangswege benutzen, als bei den Landpflanzen.

Diese anatomischen und physiologischen Gesichtspunkte führten mich zu der Ansicht, dass die Scheitelöffnungen die Organe seien, die den Austritt des Wassers aus der Pflanze bewerkstelligten und dass sie in dieser Hinsicht die Stelle der typischen Stomata der Landpflanzen verträten. Um mich von der Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese zu überzeugen, habe ich eine Anzahl diesbezüglicher Versuche angestellt. Bevor ich jedoch diese erörtere, muss ich noch auf einige Ausführungen in der schon eingangs erwähnten Abhandlung von C. Sauvageau „Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques“ eingehen. Wie ich schon in der Einleitung zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meinen Ausführungen erwähnte, sind bisher, soviel ich weiss, keine Versuche veröffentlicht worden, die sich mit der Funktion und der Bedeutung der Scheitelöffnungen für das pflanzliche Leben befassten. Man ist mit Ausnahme von C. Sauvageau nicht über Andeutungen und Vermutungen hinausgekommen. Dies geschah hauptsächlich wohl deswegen, weil man nie gründliche und umfangreiche Untersuchungen über diese Organe anstellte und sich darum ihrer Bedeutung nie bewusst wurde. Sauvageau war der erste, welcher bei einer Anzahl monokotyler Wasserpflanzen Öffnungen an den Blattspitzen nachwies. In einem Abschnitt „les échanges liquides" versucht der Verfasser nachzuweisen, dass in den Wasserpflanzen ein Wasserstrom zirkuliert, der dem Transpirationsstrom der Landpflanzen zu vergleichen ist, ferner dass das Wasser durch die Scheitelöffnung und durch die Epidermis der Blätter wieder austreten kann. Er spricht dann, nachdem er einige Pflanzen angeführt hat, die Wurzeln besitzen, von denen, die Schwimmblätter haben. Diese müssen, da sie alle auf der nur selten vom Wasser benetzten Blattoberseite Stomata haben, eine grosse Menge Wasserdampf ausscheiden. Die Wasserbewegung, so führt er weiter aus, muss in der Pflanze aber auch schon dann stattfinden, wenn diese nur erst untergetauchte Blätter besitzen, — Die Schwimmblätter entwickeln sich erst spät. — Er glaubt nun, dass die Scheitelöffnungen, die Borodin bei den Callitrichearten, Askenasy bei Ranunculus aquatilis und die er selbst als ouvertures apicales an vielen Monokotylenarten nachgewiesen hat, Organe seien, durch die ein Flüssigkeitsaustausch (échange liquide) zwischen dem leitenden System der Pflanze und der umgebenden Flüssigkeit stattfinden muss. Andrerseits hält der Verfasser auch für möglich, dass das äussere Wasser, das nach seiner Ansicht sicher von den Blättern absorbiert werden kann, auch durch die an der Spitze befindlichen Öffnung aufgenommen werden könnte.

Nach diesen Betrachtungen beschreibt Sauvageau die Versuche, die er angestellt hat, um seine Behauptungen experimentell zu beweisen. Bei dem ersten Versuch hat er in einer weiten Glasröhre, die mit einer engen zweimal rechtwinklig gebogenen Glasröhre verbunden ist, einen Zweig einer Potamogetonart befestigt; die Röhre wird nun mit lufthaltigem Wasser gefüllt (der offene Teil der weiten Röhre wird fest und luftdicht verschlossen) und das offene Ende der engen Röhre mit einem Pfropfen geschlossen, um eine Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dunstung des Wassers zu vermeiden. Diese Vorrichtung befindet sich in einem Gefäss, das ebenfalls mit Wasser gefüllt ist. Wenn nun in der engen Röhre das Wasserniveau sinkt, so kann dies, da eine Verdunstung ausgeschlossen ist, nur von einer Wasserabsorption des Stengelquerschnittes herrühren. Sauvageau hat nun bei neun Potamogetonarten eine solche Wasserabsorption beobachtet. Durch diesen Versuch hält der Verfasser für bewiesen, dass bei den untergetauchten Wasserpflanzen ein Wasserstrom auftritt, der dem Transpirationsstrom der Landpflanzen ähnlich ist. „Das Austreten des Wassers kann sich durch Diffusion, durch die Epidermis oder durch die Scheitelöffnung vollziehen, die die Rolle einer Wasserspalte spielt."

Ich habe absichtlich die Erörterungen Sauvageaus so ausführlich wiedergegeben, um dadurch deutlich zu zeigen, wie wenig der oben angeführte Versuch seine Behauptungen beweist. Sein Experiment zeigt nur, dass der Stengelquerschnitt Wasser aufgenommen hat; aber weiter auch nichts. Ob der Versuchszweig mehr Wasser aufgenommen, als er nötig hat, und ob dies überflüssige Wasser wieder ausgeschieden wird, ist durchaus nicht ersichtlich. Der Versuch lässt uns völlig im Unklaren darüber, ob die Epidermis eventuell allein, oder ob die Scheitelöffnung, oder endlich ob beide gemeinsam und dann in welchem Verhältnisse sie das überflüssige Wasser ausscheiden. Ausserdem sind die Lebensbedingungen der im Freien befindlichen Pflanzen wesentlich verschieden von denen, unter denen sie sich während des Versuches befinden. Da die mit Wasser angefüllte enge Röhre noch um ein Stück aus dem Gefäss herausragt, so übt das Wasser in derselben einen Druck auf den Stengelquerschnitt aus, der dem Gewicht der Wassersäule entspricht, die sich in dem aus dem Gefäss ragenden Teil der engen Röhre befindet. Es ist daher möglich, dass das Wasser in der Röhre sich nicht durch Absorption sondern dadurch, dass es in den Stengel hineingepresst ist, vermindert hat. Diese Möglichkeit stellt den ganzen Versuch in Frage. Es ist infolgedessen nicht ohne weiteres feststehend, dass ein Versuch, der mehr Rücksicht auf die natürlichen Lebensbedingungen der Pflanze nimmt, dieselben Resultate liefert, wie der oben angeführte. Kurz, wir haben durch dieses Experiment nichts Positives über Wasserzirkulation und vor allem über die eventuelle Ausscheidung flüssigen Wassers durch die Scheitelöffnung erfahren. Sauvageau ist darum durchaus nicht berechtigt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu behaupten, dass Wasser durch die Epidermis oder durch die Scheitelöffnung ausgeschieden wird.

Ich komme nun zu meinen Versuchen. Es lag mir daran, festzustellen, ob flüssiges Wasser durch den Scheitelporus austritt. Zu dem Zweck wählte ich einen Apparat von folgender Zusammensetzung: Eine Glaswanne von der Form eines Cylinders, dessen Weite im Durchmesser etwa 50 cm, dessen Mantelhöhe 10—12 cm betrug, wurde etwas über die Hälfte mit Wasser gefüllt, in welches die Versuchspflanzen kamen. Diese waren mit Ausnahme der Blätter, welche zum Experimentieren benutzt werden sollten, mit Wasser bedeckt, so dass sie nicht mit der Luft in Berührung kamen. Um die Verdunstung zu vermeiden — würde das Gefäss offen stehen, so würde ein sich auf der Blattspitze bildender Tropfen bald verdunsten und dem Blick des Beobachters entgehen — bedeckte ich die Pflanzen mit einer hohen, geräumigen Glasglocke, welche mit ihrem Rande auf dem Boden des Cylinders stand. Ein winziges Loch auf dem Scheitel gestattete der durch das Aufsetzen der Glocke verdrängten Luft den Austritt. An die Wandung der Glasglocke brachte ich ein bis zwei Stücke mit Wasser getränktes Fliesspapier, um einen annähernd mit Wasserdampf gesättigten Raum herzustellen.

Um die Mitte des Juli legte ich kurze Sprosse von Potamogeton perfoliatus und crispus sowie von Myriophyllum verticillatum in die Wanne. Je ein Blatt dieser Pflanzen befestigte ich an einem Korkstück derart, dass die Spitze 1—2 cm aus dem Wasser hervorragte. Die Befestigung an dem Korkstück wurde natürlich ohne jegliche Verletzung oder Quetschung der Organe ausgeführt. — Der Apparat befand sich in einem hellen Zimmer, war aber so aufgestellt, dass die Pflanzen nicht direkt von der Sonne beschienen wurden. Nach Verlauf von 24 Stunden sah ich an der Blattspitze von Potamogeton crispus auf der Oberseite einen ausgebreiteten Tropfen. Unterhalb desselben war der in der Luft befindliche Blattteil trocken, ein Beweis dafür, dass das Wasser nicht durch Attraktion heraufgezogen sein konnte. Es musste also eine Wasserausscheidung stattgefunden haben. An dem Blatt von Potamogeton perfoliatus bemerkte ich zwar auch eine Tröpfchenbildung, jedoch war sie an diesem Exemplar weniger deutlich. Bei Myriophyllum war der Versuch erfolglos.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In der zweiten Hälfte des August setzte ich die Versuche fort. Ich hatte den Apparat in einem offnen Raum so aufgestellt — einer Veranda, in der dieselbe Temperatur wie im Freien herrschte — dass er auch bisweilen von der Sonne beschienen wurde. Die Pflanzen, die ich zu den Versuchen verwendete, wuchsen sämtlich in der Nähe in flachen Teichen und Gräben, wo sie also derselben Temperatur ausgesetzt waren, wie in der Glaswanne. Sie waren auch annähernd derselben Beleuchtung ausgesetzt. Auf diese Weise unterlagen die Versuchspflanzen ungefähr denselben Bedingungen wie Exemplare derselben Art an ihrem natürlichen Standort. Ich glaubte dadurch, dass ich bedacht war, die Lebensweise der Pflanzen so wenig wie möglich zu ändern, Resultate zu erzielen, die ich dann auf die im Freien wachsenden Pflanzen übertragen konnte. Mit folgenden Pflanzen experimentierte ich:

1. Hippuris vulgaris. Ich brachte ein gut ausgebildetes Exemplar an einem Nachmittage unter die Glocke und befestigte diesmal mehrere Blätter zugleich an dem Kork — natürlich wieder so, dass keines derselben die geringste Verletzung erlitt. — Schon am nächsten Morgen waren die Blattspitzen feucht durch winzig kleine Wassertröpfchen, während die unteren Teile der von der Luft umspülten Blätter ein trockenes Aussehen hatten. Am darauffolgenden Tage waren die Tröpfchen noch vorhanden. Bei einigen Blättern schienen die Wassertröpfchen an Grösse zugenommen zu haben. Ich wechselte nun die Blätter mehreremale, aber jedesmal bemerkte ich die Wasserbildung auf dem Scheitel. Die Pflanze legte während der mehrtägigen Versuchszeit Würzelchen an und entwickelte sogar neue Sprosse und Blätter.

2. Alisma natans. Ich benutzte eine bewurzelte Pflanze, von der die Schwimmblätter entfernt waren und die mehrere intakte, submerse Blätter besass. Zwei von diesen ragten mit ihren Spitzen ca. 5 cm in die Luft.

Nach Verlauf eines halben Tages beobachtete ich die Blätter und sah an jeder Spitze einen deutlichen Tropfen, die nach einiger Zeit (in 1—2 Tagen) an Grösse — allerdings ungleichmässig — zunahmen, bis sie etwa am dritten Tage infolge ihrer Schwere am Blatte herunterrollten. Die Spitzen blieben feucht, während die Wasserreste, die durch das Herabfliessen des Tropfens infolge der Adhäsion an der Blattfläche hängen geblieben waren, bald ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwanden. Nach einiger Zeit (am vierten Tage) erschienen wieder zwei Tropfen auf der Spitze, die sich vergrösserten und nach einigen Tagen wieder abflossen. Die Dauer des Versuches erstreckte sich auf zehn bis zwölf Tage. Nach dieser Zeit bemerkte ich keine Tropfen mehr, und allmählich stellten sich an den Blättern Erscheinungen ein, die auf ein Absterben hindeuteten.

3. Typha angustifolia. Mehrere Blätter eines kräftigen Exemplars zeigten ebenfalls die Wasserausscheidung. Jedoch trat ein Tropfen erst nach einigen Tagen an der Spitze auf. Er breitete sich auf der Blattfläche aus und bedeckte in einer Grösse von etwa $1^1/_2$ cm die Spitze. Ein Herabfliessen der Flüssigkeit bemerkte ich nicht, auch war eine allmähliche Grössenzunahme nicht zu konstatieren. Bei einigen Blättern unterblieb die Wasserausscheidung. Dies erklärt sich besonders daraus, dass die Blattspitzen sehr vergänglich sind und bald absterben. Ferner kommt es vor, dass die Wasserspalten durch Fremdstoffe allerlei Art verstopft werden, die dann eine regelrechte Funktion verhindern. Da ich es unterlassen hatte, die betreffenden Blattspitzen mikroskopisch daraufhin zu untersuchen, so war es wahrscheinlich, dass das Ausbleiben des Tropfens auf Rechnung dieser abnormen Verhältnisse kommen würde. Ich fand dies insofern bestätigt, als ich bei der nachfolgenden Untersuchung einer solchen Spitze ein Absterben der Zellen konstatierte.

4. Callitriche autumnalis. Von einer bewurzelten Pflanze ragten in der Glaswanne eine verhältnismässig grosse Anzahl von Blättern bis zu verschiedenen Höhen aus dem Wasser. Einige befanden sich mit einem Teil ihres Sprosses 2—3 cm über dem Wasserspiegel, andere ca. 1 cm und noch andere endlich nur mit ihrer Scheitelregion. Bei dem zarten Bau der kleinen Blätter war es nicht zu vermeiden, dass sich einzelne derselben übereinanderlegten und so die Beobachtung störten. Nach zwölf Stunden sah ich an den Blättern, die frei in die Luft ragten, an der Stelle, wo die Scheitelöffnung liegt, Wassertröpfchen von der Grösse eines Stecknadelkopfes. Die übrigen Teile waren frei davon. Wassertröpfchen zeigten sich auch an den Spitzen der Blätter, die gleichsam miteinander verklebt waren, jedoch konnte ich nicht entscheiden, ob die Spreiten trocken waren. Es konnte daher sein, dass die Wasseransammlungen bei diesen auf andere Weise zustande gekommen, etwa durch Attraktion oder andere Kräfte, was bei den erstgenannten ausgeschlossen war.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

5. Potamogeton praelongus. An der Spitze eines gut ausgebildeten Blattes bemerkte ich nach etwa 12 Stunden eine flüssige Ausscheidung; der Tropfen hatte allerdings im Verhältnis zur Grösse des Blattes einen mässigen Umfang. Die Versuche, die ich mit verschiedenen Potamogetonblättern anstellte, führten häufig zu einem unbefriedigenden Ergebnis. Dies lag daran, dass die Blätter der meisten Arten, z. B. von Potamogeton lucens, perfoliatus, crispus, praelongus etc., sehr schnell welken, sobald sie sich an der Luft befinden. Der zarte Bau der Blattfläche leidet infolge der grossen Wasserentziehung durch Transpiration. Wenn nun die Blattspitzen beim Versuch etwas weit aus dem Wasser ragten, so schrumpften sie trotz der feuchten Luft, die sie unter der Glocke umgab, zusammen, und das Experiment misglückte. Befand sich der Blattscheitel nur wenige Millimeter über dem Wasserspiegel, so konnte ein Welken allerdings nicht stattfinden, aber es lag die Gefahr nahe, dass bei der geringsten Bewegung des Wasserspiegels durch Erschütterung oder durch Abheben der Glocke die Spitze von Wasser benetzt würde. Zwischen diesen beiden Extremen die richtige Mitte zu finden, war nicht immer leicht, und so kam es, dass mir zu Anfang so mancher Versuch misglückte.

6. Elisma sparganiifolium. Ich untersuchte zwei Blätter, deren Scheitel sich 3—4 cm über dem Wasserniveau befanden. An der Spitze des einen Blattes trat schon nach 5—6 Stunden ein grosser Tropfen auf und nach weiteren 4 Stunden bemerkte ich auch einen ebensolchen Tropfen an der Scheitelöffnung des andern Blattes.

7. Batrachium divaricatum. Nach Verlauf eines halben Tages waren die Spitzen der Versuchspflanzen feucht. Mit Hilfe der Lupe bemerkte ich hier winzig kleine Wassertröpfchen.

Einen ähnlichen Erfolg erzielte ich mit Ranunculus aquatilis.

Durch die vorstehenden Untersuchungen hat sich also ergeben, dass der grösste Teil der submersen Wasserpflanzen Scheitelöffnungen an den Blattspitzen besitzt, die dem in dem Pflanzenkörper zirkulierenden Wasser einen Austritt in flüssiger Form gestatten. Das häufige Auftreten dieser Organe macht es wahrscheinlich, dass die ihnen zugeteilte Funktion für die Pflanze eine wichtige ist. Wenn wir uns der herrschenden Meinung anschliessen — und es liegt kein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grund vor, es nicht zu thun — so hat der Transpirationsstrom hauptsächlich die Aufgabe, die unorganischen Nährstoffe der Pflanze in gelöster Form zuzuführen, dann wären die Scheitelöffnungen die Abflussstellen des überflüssigen Wassers und somit analog den Spaltöffnungen der Landpflanzen. Diesen theoretischen Erwägungen kommt die praktische Untersuchung zu Hilfe.

Es fragt sich nun, sind diese Öffnungen für die Wasserpflanze unentbehrlich? Oder wie kommt es, dass nicht alle submersen Gewächse diese Einrichtungen besitzen, wenn ihnen eine so fundamentale Bedeutung zugesprochen werden soll, wie oben erwähnt wurde? Wir haben gesehen, dass sowohl im Boden wurzelnde Pflanzen, wie Elodea canadensis, als auch wurzellose, wie Aldrovandia und Utricularia, keine Scheitelöffnung besitzen. Wir werden dieser Ausnahmen wegen, den Scheitelöffnungen, wo sie vorhanden sind, ihren fundamentalen Einfluss auf das pflanzliche Leben nicht absprechen. Es ist ja bekannt, dass die pflanzlichen Organe neben ihrer Hauptfunktion stets noch eine oder mehrere Nebenfunktionen zu verrichten haben. Hierauf führt uns schon die ökonomische Einrichtung der Natur. Die Wasserausscheidung würden demnach ausser den Scheitelöffnungen auch noch andere Teile der Pflanze besorgen. Wir wissen, dass die Epidermis der Landpflanzen, wo eine allzustarke Cuticula sie daran nicht hindert, als Transpirationsfläche neben den Spaltöffnungen dient. Da nun bei den Wasserpflanzen die Epidermiszellen zartwandig sind, werden sie um so besser eine Wasserausscheidung besorgen können. Wir können uns also vorstellen, dass sie vermöge der Zartwandigkeit ihrer Zellen die Scheitelöffnung in ihrer Funktion je nach Bedürfnis unterstützen. Wenn wir das zugeben, so liegt eine Erklärung für das Fehlen der Scheitelöffnung bei oben genannten Pflanzen sehr nahe: die Epidermis besorgt hier allein die Wasserausscheidung und so sind die Scheitelöffnungen entbehrlich geworden. Weshalb diese Pflanzen kein besonderes Organ für die Wasserausscheidung anlegen wie die übrigen Wasserpflanzen, steht freilich dahin. Ob bei diesen vielleicht die Art der Ernährung eine andere ist, oder welche Umstände das Fehlen des Porus bewirkt haben, bedarf noch der genaueren Erklärung.

Schliesslich möchte ich noch einmal auf C. Sauvageaus Ausführungen zurückkommen. Er behauptet, dass die wurzellosen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pflanzen das zum Leben nötige Wasser durch die Blätter aufnehmen. Um dies zu beweisen, hat er Blätter von Potamogetonarten, nachdem er die Schnittfläche des Stengels verklebt hatte, unter Wasser gebracht. Sie vegetierten weiter und legten nach einigen Tagen Wurzeln an. Das zum Wachstum nötige Wasser muss demnach durch die Oberfläche und die Scheitelöffnungen eingetreten sein. Er stellt deshalb die Behauptung auf, dass die Blätter der submersen Pflanzen Wasser aus dem umgebenden Medium absorbieren und dass die Absorption hinreichend ist, um den ihrer Wurzeln beraubten Pflanzen zu gestatten zu leben und sich zu entwickeln.

Wenn die Scheitelöffnung und eventuell die Epidermis Wasserausscheidungsorgane der Pflanze sind, so können sie bei normalen Verhältnissen nicht auch zugleich Wasser absorbieren. Es kann wohl sein, dass die Pflanze nach Verlust ihrer Wurzeln durch die Blätter Wasser aufnimmt, um sich zu erhalten, aber auch in diesem Falle werden die Blätter erst in zweiter Linie diese Funktion übernehmen, in erster Linie wird dies der Stengel besorgen. Die Verhältnisse, die Sauvageau bei seinen Versuchen geschaffen hat werden sich in der Natur kaum vorfinden. Erstens wird der Stengelquerschnitt eines Sprosses nie so sorgsam verklebt sein, zweitens wird er sich nicht immer ausserhalb des Wassers befinden. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, dass das Wasser durch Saugung des Stengelquerschnittes aufgenommen wird. Diese Möglichkeit hatte Sauvageau abgeschnitten, und es blieb dem Wasser kein anderer Weg als durch die Scheitelöffnung und vielleicht durch die Epidermis.

Zum Schluss möchte ich noch kurz auf die Wasserspalten hinweisen, die sich bei mehreren Arten vorfinden. Wir sahen, dass diese Organe stets über dem Gefässsystem des Blattes liegen, dass ihr Spalt stets weit geöffnet, fast kreisrund und dass der Intercellularraum unter den Schliesszellen mit Wasser gefüllt ist. Dies führt uns dazu, anzunehmen, dass diese veränderten Spaltöffnungen zu Hilfsorganen der Scheitelöffnung geworden sind, dass sie dieselben in ihrer Funktion unterstützen. Dieser Umstand scheint auch für die hohe physiologische Bedeutung der Wasserausscheidung für die Wasserpflanzen zu sprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenfassung.

1. Der grösste Teil der submers wachsenden Pflanzen besitzt an den Blättern Scheitelöffnungen, die entstehen

a) durch Ausfallen von einer beschränkten Anzahl von Epidermiszellen: Potamogeton, Sagittaria, Alisma, Sparganium, Stratiotes, Hippuris, Ceratophyllum, Myriophyllum;

b) durch Ausfallen der beiden Schliesszellen von Wasserspalten (veränderte Stomata): Callitriche, Batrachium, Ranunculus, Veronica anagallis.

2. Diese Scheitelöffnungen sind die Abflussstellen des in dem Pflanzenkörper zirkulierenden Wasserstroms. Mehrere Versuche haben gezeigt, dass Wasser in Tropfenform aus diesen Organen heraustritt.

3. Die Wasserspalten sowie die Epidermis können die Scheitelöffnung in ihrer Funktion unterstützen. Beide können den Porus, wo er fehlt, ersetzen. So die Wasserspalten bei Typha und die Epidermis bei Elodea, Aldrovandia, Utricularia.

4. Unter abnormen Verhältnissen können Scheitelöffnung und Epidermis das zum Leben der Pflanze notwendige Wasser aus dem umgebenden Medium absorbieren.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden im Laufe des Sommers 1897 im botanischen Institut der Berliner Universität auf Anregung des Herrn Geheimen Regierungsrates Professor Dr. Schwendener ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die wertvolle Unterstützung an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen zu dürfen. Zu lebhaftem Dank bin ich ferner dem damaligen Assistenten Herrn Dr. phil. A. Weisse verpflichtet, der mir in liebenswürdigster Weise bei meinen Arbeiten mit seinem Rat beistand.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Weinrowsky Paul

Artikel/Article: Untersuchungen über die Scheitelöffnung bei Wasserpflanzen 205-247