

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren wurden mit ZEISS' Apochromat 2 mm von freier Hand gezeichnet und beziehen sich auf *Caulerpa prolifera*.

- Fig. 1. Verschieden grosse Sphaerokrystalle in homogener Grundsubstanz liegend, x die sphaeritfreie Zone.
- „ 2. Membranquerschnitt (vom Stämmchen), theilweise in Sphaerokrystalle verwandelt.
- „ 3—6. Mehr oder weniger zusammengesetzte Sphaerokrystalle.
- „ 7, 8. Abschnitte von Membranstücken, die sich im Wesentlichen in je einen zusammengesetzten Sphaerokrystall verwandelt haben.
- „ 9, 10. Sphaerokrystalle aus Membransubstanz, die noch wenig veränderte (nur gequollene) Balkenenden einschliessen.
- „ 11, 12. Balkenstücke, in Sphaerite zerfallend oder zerfallen, x der centrale Strang.
- „ 13. Vereinigungsstelle mehrerer Balken. Im Innern sind Sphaerokrystalle entstanden.
- „ 14. Sphaerokrystalle mit Radialstreifung.
- „ 15. Sphaerokrystalle mit durch Druck entstandenen Rissen.
- „ 16, 17. Auftreten einzelner Sphaerokrystalle in der verquollenen Membransubstanz.
- „ 18. Streifung von einem mit Kaliumchlorat und Salpetersäure behandelten Membranstück; x, x die Ansatzstellen zweier Balken.
- „ 19. Streifung einer Membranlamelle; x Ansatzstelle eines Balkens.

49. G. Haberlandt: Ueber Bau und Function der Hydathoden.

Mit Tafel XXIV.

Eingegangen am 23. December 1894.

Während meines Aufenthaltes zu Buitenzorg auf Java beschäftigte ich mich am eingehendsten mit den wasserausscheidenden Organen des tropischen Laubblattes.

Es stellte sich sehr bald heraus, dass die Mannigfaltigkeit des histologischen Baues dieser Organe eine weit grössere ist, als bisher bekannt war. Abgesehen von den Gefässbündelenden mit Epithemen und „Wasserspalten“ darüber, über deren Bau wir namentlich durch die Untersuchungen DE BARY's und VOLKENS' unterrichtet sind, abgesehen ferner von den spaltöffnungslosen „Wassergrübchen“ der Laubblätter verschiedener Farne, mit denen sich neuerdings POTONIÉ eingehender beschäftigt hat, kommen besonders bei solchen Pflanzen, welche dem

feuchten Tropenklima angepasst sind, noch verschiedene andere Typen von wasserausscheidenden Apparaten vor. Um für alle diese Organe eine bequeme Gesamtbezeichnung zu besitzen, habe ich für dieselben den Ausdruck „Hydathoden“ in Vorschlag gebracht, welcher analog dem von JOST zur Gesamtbezeichnung sämtlicher Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems eingeführten Ausdruck „Pneumathoden“ gebildet ist. Meine ausführliche Arbeit über die Hydathoden des tropischen Laubblattes, welche der Vollständigkeit halber auch die schon bekannten Typen behandelt, erscheint an anderer Stelle¹⁾. Doch halte ich es für erwünscht, auch in diesen Berichten eine kurze Uebersicht über meine Untersuchungsergebnisse mitzutheilen.

An den Laubblättern verschiedener Pflanzen kommen oft sehr complicirt gebaute epidermale Hydathoden ohne directen Anschluss an das Wasserleitungssystem zur Ausbildung. Am merkwürdigsten sind wohl die einzelligen Hydathoden gebaut, die man als umgewandelte Epidermiszellen zu deuten hat. Bei der Icacinacee *Gonocaryum pyriforme* Scheff. sind die Ober- und Unterseiten namentlich der jüngeren Blätter am Morgen gleichmässig mit kleinen Wassertröpfchen bedeckt, die von eigenthümlich differenzirten Epidermiszellen ausgeschieden werden. Jede solche Zelle gliedert sich in drei Theile. (Fig. 1). Ueber die dicke Aussenwand ragt ein kleines Zäpfchen schräg empor, welches von einem in das Zelllumen mündenden, sehr engen Canale durchzogen wird (Fig. 1—4). Der mittlere grösste Theil besitzt die Gestalt eines vier- bis sechseitigen Trichters (Fig. 1, 2), dessen Seitenwände bei älteren Blättern stark verdickt sind, und dessen untere Oeffnung schon frühzeitig von einem dicken, nach innen zu vorspringenden Celluloserings umsäumt wird. Die Aussenwand sowohl wie die Seitenwände mit dem eben erwähnten Celluloserings sind stark cutinisirt. Der dritte, unterste Theil der Zelle endlich stellt eine zartwandige Blase vor, welche sich von dem trichterförmigen Theile scharf abgrenzt.

Der Plasmakörper mit grossem Zellkern ist relativ mächtig entwickelt, wie in typischen Drüsenzellen. — Ein besonderes Interesse beansprucht der feinere Bau des von einem engen Canale durchzogenen Zäpfchens. Sein Ende ist schwach lichtbrechend, undeutlich contourirt und sieht wie aufgequollen oder verschleimt aus. Nach Zusatz von Schwefelsäure sieht man noch deutlicher, als im ungequollenen Zustande, dass die Cuticula, welche die Aussenwand der Zelle bedeckt, nur den basalen Theil des Zäpfchens umscheidet und sich gegen die

1) Der I. Theil dieser Abhandlung ist bereits unter dem Titel „Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt, II. Ueber wassersecernirende und absorbirende Organe“ in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie der Wissenschaften (Math.-naturw. Classe, Bd. CIII, Abth. I, 1894) erschienen. Der II. Theil soll demnächst an selber Stelle veröffentlicht werden.

verschleimte Zäpfchenspitze zu auskeilt (Fig. 4). In diese winzige Schleimpapille hinein mündet der das Zäpfchen durchziehende enge Canal. Nach heftigen Regengüssen erscheint der Membranschleim weggewaschen, und nun mündet der enge Canal direct nach aussen. Es liegt dann eine einzellige „Wasserdrüse“ mit offenem Ausführungsgange vor. — Da der trichterförmige Theil der Zelle mit seinen dicken, stark cuticularisirten Wandungen relativ starr ist, so dürfte die dünnwandige Blase bei den ausgiebigen Druckschwankungen, welche in der Hydathode zweifelsohne vorkommen, als Druck- und Volumregulator dienen.

Die Anzahl der Hydathoden beträgt auf der Oberseite des Blattes durchschnittlich 55, auf der Unterseite 58 pro Quadratmillimeter.

Nicht minder merkwürdig sind die einzelligen Hydathoden der Menispermacee *Anamirta Cocculus* gebaut. Dieselben liegen auf beiden Blattseiten am Grunde seichter Grübchen und besitzen eine verkehrt-trichterförmige Gestalt (Fig. 5). Die Innen- und Seitenwände sind unverdickt, doch stark verholzt. In der Mitte der verdickten Aussenwand ist ein eigenthümlicher Filtrirapparat eingesetzt, welcher nach aussen als kurze Membranpapille vorspringt und sich nach innen zu in einen cystolithenartigen Membranzapfen fortsetzt, welcher an seinem Ende gewöhnlich knorrig oder korallenartig verzweigt ist. Dieser Membranzapfen wird von einem engen Canale durchzogen, welcher sich bis in die Papille hineinerstreckt und sich hier mehr oder minder stark erweitert. Da am Scheitel der Papille die Cuticula fehlt oder wenigstens siebartig durchlöchert ist, da ferner die Celluloseschichten der Papille verschleimt sind, so stellt dieselbe einen offenen, mit Schleim erfüllten Trichter vor, dessen Lumen nach unten zu in den engen Canal ausläuft, welcher den Zapfen durchzieht (Fig. 6, 7). Nach Behandlung mit JAVELLE'scher Lauge erweitert sich der Canal bedeutend, indem die ihm angrenzenden Membranschichten von der Lauge angegriffen bezw. gelöst werden (Fig. 8). Die äussere, widerstandsfähige Membranpartie des Zapfens ist stark verholzt und zeigt in ihrer unteren Hälfte häufig eine zarte Querstreifung, welche an sehr günstigen Präparaten auf das Vorhandensein von schmalen, querspaltenförmigen Tüpfeln zurückführbar ist. — Auch bei dieser Pflanze besteht der Inhalt der Hydathoden hauptsächlich aus einem mächtig entwickelten Plasmakörper mit ziemlich grossem Zellkern.

Sehr häufig erscheinen die epidermalen Hydathoden in Gestalt von mehrzelligen Trichomen, zumeist als Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare, seltener als typische Haargebilde.

Bei *Machaerium oblongifolium* Vog., einem in Brasilien einheimischen kletternden Papilionaceen-Strauche, sind die dreizählig gefiederten Laubblätter beiderseits mit ziemlich langen steifen Haaren bedeckt, welche als Hydathoden fungiren (Fig. 9). Das Haar besteht

aus einem fünf- bis sechszelligen Fussstück und dem zweizelligen Haarkörper. Die lange, zugespitzte Endzelle dieses letzteren ist im ausgewachsenen Zustande abgestorben, ihre Wände sind ziemlich stark verdickt und verholzt. Gegen die untere kurze Zelle des Haarkörpers grenzt sich die obere lange Zelle mit einer stark verdickten und verholzten Wand ab, welche zahlreiche spaltenförmige Tüpfel aufweist (Fig. 10). Die kurze untere Zelle des Haarkörpers besitzt gleichfalls stark verdickte, doch in hohem Grade cuticularisirte Seitenwände und einen mächtig entwickelten Plasmakörper. Das Fussstück besteht aus einer etwas höheren Basalzelle und aus 4—5 etagenförmig übereinander liegenden, ganz flachen Scheibenzellen, welche alle sehr plasmareich sind. Die Querwände sind bis auf die immer dicker werdenden Randpartien sehr zart, die Seitenwände dagegen stark verdickt und cutinisirt. Bloss die Basalzelle besitzt dünne Seitenwände, sowie auch ihre untere Wand ganz zart ist. — Als die eigentlichen wasserausscheidenden Zellen des ganzen Apparates fungiren offenbar die plasmareiche kurze untere Zelle des Haarkörpers, sowie die gleichfalls plasmareichen Scheibenzellen des Fussstückes. Der Austritt des Wassers findet zweifelsohne, im Hinblick auf die starke Cutinisirung der Seitenwände der eben genannten Zellen, durch die verholzte, schief gestellte Querwand statt, welche die lange von der kurzen Haarzelle trennt; dieselbe ist dementsprechend mit zahlreichen spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Aus der abgestorbenen Endzelle filtrirt dann das Wasser nach aussen.

Bei *Phaseolus multiflorus* treten namentlich auf der Blattunterseite gekrümmte, plasmareiche Keulenhaare als Hydathoden auf, welche aus einer grossen, meist etwas blasig aufgetriebenen Fusszelle und einem gewöhnlich aus vier Zelletagen aufgebauten, keuligen Haarkörper bestehen, dessen oberste Zellen meist durch eine Längswand getheilt sind (Fig. 11). Die Aussenwände sind ringsum zart. Es kommt in ihnen ebensowenig wie im Zellinhalt zur Bildung eines öligen, harzigen oder gummiartigen Secretes. Bei verschiedenen Piperaceen (Fig. 13) Bignoniaceen (Fig. 12) und *Artocarpus*-Arten (Fig. 14) sind es kurzgestielte Köpfchen- oder Schuppenhaare, welche als Hydathoden fungiren. Auf die Verschiedenartigkeit ihres histologischen Baues kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die ausführliche Darstellung im I. Theil meiner oben citirten Abhandlung. Nur eine kurze allgemeine Charakteristik möge hier Platz finden. Die in Rede stehenden Hydathoden gliedern sich stets in drei Theile, das Köpfchen (oder die Schuppe), den Stiel und das Fussstück. Das ein- oder mehrzellige plasmareiche Köpfchen fungirt als eigentliches Wasserausscheidungs-Organ. Seine Aussenwände sind zart, von einer dünnen Cuticula überzogen, die in einzelnen Fällen durch ein schleimiges Wandsecret emporgehoben und gesprengt

wird. Die Stielzelle repräsentirt gewissermassen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten oder wenigstens mit einem dicken Celluloseringe versehenen und fast immer ausgiebig cutinisirten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Austrittsöffnung für das Wasser (d. h. die Stelle, wo das Wasser aus dem Inneren des Blattes in das Secretionsorgan eintritt) stets gleich weit erhält. Das oft verbreiterte, ein- oder mehrzellige Fussstück endlich vermittelt den Anschluss an die benachbarte Epidermis und das darunterliegende Gewebe. Es ist deshalb sehr dünnwandig, und häufig lässt sich beobachten, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen (namentlich Palissaden) den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organs zu gewinnen sucht.

Die Wasserausscheidung seitens der Hydathoden beginnt, sobald der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem, bezw. der Wurzel- und überhaupt der Blutungsdruck, bei gleichzeitig gehemmter oder verminderter Transpiration eine gewisse Höhe erreicht, sobald überhaupt ein Zustand höchster Turgescenz zu Stande kommt und die Gefahr der Injection des Durchlüftungssystems mit Wasser nahe gerückt wird. Der natürliche Blutungsdruck lässt sich, wie dies bereits DE BARY und später namentlich MOLL gezeigt haben, durch einen künstlichen Druck ersetzen, indem man den abgeschnittenen Zweig an dem kurzen Schenkel eines U-förmig gekrümmten Glasrohres befestigt und das Wasser vermittelst des Drucks einer Quecksilbersäule (von 10 bis 40 *cm* Höhe) in den Zweig einpresst. Natürlich muss dafür Sorge getragen werden, dass die den Zweig umgebende Luft hinreichend feucht ist. Solche Druckversuche habe ich in Ergänzung meiner Beobachtungen im Freien bereits in Buitenzorg ausgeführt und später im Grazer botanischen Institute behufs Entscheidung verschiedener Fragen fortgesetzt.

Dass thatsächlich die oben geschilderten epidermalen Zellen und Haargebilde als Wasserausscheidungsorgane fungiren, ergiebt sich aus verschiedenen Thatsachen. Bei einigen Pflanzen (*Anamirta Cocculus*, *Machaerium oblongifolium*, *Peperomia exigua*) lässt sich mit freiem Auge oder mit der Lupe direct beobachten, dass die ausgeschiedenen Wassertropfchen an oder über den Hydathoden sitzen. Bei anderen Pflanzen stimmt die ungleiche Vertheilung der Wassertropfen am Blatte ganz mit der ungleichen Anordnung der Hydathoden überein. So entspricht bei *Phaseolus multiflorus* dem zahlreicheren Auftreten der Keulenhaare längs der Blattnerven das Ineinanderfliessen der Wassertropfen, welches hier stattfindet; die oft ganz grosse Tropfen ausscheidenden Stipellen sind an ihren Rändern mit besonders zahlreichen Keulenhaaren versehen. An Zweigen von *Piper plantagineum* treten bei Druckversuchen sehr grosse Wassertropfen in den Blattwinkeln der jüngeren Blätter auf. Die Untersuchung ergab, dass die Blattstiele knapp über der Inser-

tionsstelle oberseits eine grosse Anzahl dichtgedrängter Hydathoden tragen. An Blättern von *Bignonia brasiliensis* erscheinen bei Druckversuchen ziemlich grosse Tropfen am frühesten auf der Blattoberseite in den Winkeln zwischen den Blattzähnen, wo sich regelmässig 2—4 Hydathoden befinden. An älteren Blättern trifft man hier nicht selten auch epiphyll Algen und Pilzhyphe an. Bei *Spathodea campanulata* kommen die köpfchenförmigen Hydathoden nicht bloss auf beiden Seiten der Laubblätter, sondern besonders zahlreich auch auf der Innenseite der zu einem lederartigen Sacke verklebten Kelchblätter vor, wo sie, wie TREUB gezeigt hat, die im Innern des Kelches sich ansammelnde Flüssigkeit secerniren; sie stellen derart ein förmliches Wasserbad her, in welchem die Entwicklung der Blumen- und Geschlechtsblätter vor sich geht.

In schlagender Weise geht die Function der besprochenen Organe als Hydathoden aus einer Reihe von Vergiftungsversuchen hervor, welche ich mit den Druckversuchen combinirt habe. Wenn man die Blätter von *Anamirta Cocculus*, *Phaseolus multiflorus*, *Piper plantaginenum* u. A. mit einer 0,1 procentigen alkoholischen Sublimatlösung bepinselt und so die Hydathoden — und zwar nur diese — vergiftet, so scheiden bei Druckversuchen jene Blätter oder Blattpartien, deren Hydathoden getödtet wurden, kein Wasser aus. Wenn bloss ein Theil der Blattfläche mit sublimathaltigem Alkohol bepinselt wird, so secerniren die intacten Hydathoden um so reicher Wasser. Wenn aber sämmtliche Hydathoden vergiftet werden, dann tritt bei gänzlich ausbleibender Secretion eine allmähliche, mehr oder minder gleichmässige Injection der Intercellularräume des Mesophylls mit Wasser ein.

Das Ergebniss dieser Vergiftungsversuche lehrt aber nicht bloss, dass die in Rede stehenden Organe thatsächlich als Hydathoden fungiren. Es geht daraus auch hervor, dass die Wasserausscheidung in diesen Fällen kein blosser Filtrationsprocess ist, bei welchem der im Wasserleitungssystem herrschende Blutungsdruck die Betriebskraft abgiebt. Die Hydathoden stellen nicht etwa bloss die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes vor. Es findet vielmehr eine active Wasserauspressung statt, die Secretion ist an die Lebensthätigkeit drüsig gebauter Organe gekettet. Man kann demnach solche Hydathoden nicht unpassend auch als „Wasserdrüsen“ bezeichnen. Da dieselben, wie es ihrer biologischen Bedeutung entspricht, nur dann functioniren, wenn der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem eine bestimmte Höhe erreicht hat, so muss angenommen werden, dass sie für diese Drucksteigerung empfindlich sind; dieselbe wird von den Hydathoden als Reiz percipirt, worauf diese nun selbst die Pumpkraft entwickeln, welche das Wasser nach aussen presst. Diese Annahme hat nichts Befremdendes an sich, wenn wir an die Schweissdrüsen des thierischen Organismus denken, deren Thätigkeit nur indirect vom Blutdruck ab-

hängig ist, hingegen unter dem unmittelbaren Einfluss nervöser Erregung steht.

Nach zu starker Transpiration fungiren die bisher geschilderten Hydathoden auch als wasseraufsaugende Organe. Sie sind im Stande, von aussen, bei Regen- und Thaufall, dargebotenes Wasser in oft reichlicher Menge zu absorbiren. Durch das Sinken des Turgors im Blattparenchym wird eine osmotische Betriebskraft geschaffen, welche beim Welken des Blattes einen sehr bedeutenden Werth erreicht. Durch diese osmotische Saugkraft wird von aussen dargebotenes Wasser, wenn die Epidermis permeable Eintrittsstellen besitzt, gerade so eingesogen werden, wie es bei geringerer Transpiration dem gefüllten Wasserleitungssystem entnommen wird. Die Hydathoden brauchen also in diesem Falle bloss als leicht permeable Durchlassstellen zu fungiren, eine specifische Thätigkeit als Wasser absorbirende Organe haben sie dabei nicht unbedingt zu entfalten. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass in gewissen Fällen die Protoplasten der Hydathoden auch in Bezug auf die Wasseraufsaugung activ thätig sind.

Die Ausgiebigkeit, mit welcher die Hydathoden welcher Blätter Wasser absorbiren, wurde durch Wägungsversuche festgestellt. Die vorher abgewogenen Blätter wurden mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht und dann nach einigen Stunden, sorgfältig abgetrocknet, wieder gewogen. So war z. B. ein junges Blatt von *Gonocaryum pyriforme* nach zwei Stunden wieder ganz turgescens geworden; die Wasseraufnahme betrug 13 pCt. des Anfangsgewichtes. Ein welches Primordialblatt von *Phaseolus multiflorus* war nach 4 Stunden wieder ganz frisch und straff; die Wasseraufnahme betrug über 17 pCt. Versuche mit Farbstofflösungen, besonders Lebendfärbungsversuche mit Methylenblaulösung ergaben, dass der Farbstoff oft ungemein rasch in die Hydathoden eindringt, während die Epidermis- und Spaltöffnungszellen, sowie die sonstigen Haargebilde vollständig farblos bleiben. So unterstützen diese Versuche die schon von vornherein wahrscheinliche Annahme, dass das eingesogene Wasser seinen Weg hauptsächlich durch die Hydathoden nimmt.

Indem ich im Anschluss an die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen auch die bisher allein bekannten Typen von Hydathoden in den Bereich meiner Untersuchung zog, handelte es sich mir, abgesehen von einigen histologischen Ergänzungen, vor Allem um die Beantwortung der Frage, ob auch in diesen Fällen die Wasserausscheidung auf activer Thätigkeit der betreffenden Zellen beruht oder ob hier einfache Druckfiltration vorliegt.

Zunächst waren die schon von METTENIUS, ROSANOFF, DE BARY und POTONIE beschriebenen „Wassergrübchen“ auf den Laubblatt-

Oberseiten verschiedener Farne, besonders *Polypodium*-Arten, zu berücksichtigen. Hier treten über den kolbig angeschwollenen Gefässbündelenden, entweder gleichmässig über die ganze Blattoberseite zerstreut oder hauptsächlich längs der Blattränder, seichte Grübchen auf, in welchen Wassertropfen ausgeschieden werden. Im botanischen Garten zu Buitenzorg lässt sich diese Erscheinung an jedem Morgen besonders schön beobachten. Die das Gefässbündelende bedeckende Epidermis zeigt den Charakter eines „Drüsenfleckes“, sie ist zartwandig, plasmareich, grosskernig und weist keine Wasserspalten auf. Bei einem mit einer Blatffieder von *Polypodium aureum* durchgeführten Druckversuche wurden die Hydathoden auf einer Seite der Fieder vorher durch Bepinseln mit sublimathaltigem Alkohol vergiftet. Nach 24 Stunden traten über sämtlichen nicht vergifteten Hydathoden stecknadelkopfgrosse Wassertropfen auf, während die vergifteten, die eine bräunliche Färbung zeigten, vollkommen trocken blieben. Daraus geht also hervor, dass auch bei diesem Typus die Secretion auf activer Wasserauspressung seitens der epidermalen Drüsenzelllage beruht, welche das Bündelende bedeckt.

Den verbreitetsten Typus der Wasserausscheidungs-Organe repräsentiren bekanntlich die Gefässbündelenden mit Epithemen und Wasserspalten darüber, wie solche am häufigsten in den Blattscheiden, seltener über die Blattfläche zerstreut vorkommen. DE BARY beschreibt das Epithem, um dessen Rolle bei der Wasserausscheidung es sich in erster Linie handelt, als ein kleinzelliges, zartwandiges Gewebe, dessen Zellen meist lückenlos miteinander verbunden sind und in den untersuchten Fällen einen „wässerig-farblosen“ Inhalt besitzen. Dagegen hat VOLKENS im Epithemgewebe häufig ein System von engen Inter-cellularen beobachtet, was für die von ihm im Anschluss an UNGER, SACHS u. A. vertretene Auffassung, wonach die Wasserausscheidung auf einfacher Druckfiltration beruhe, natürlich von Wichtigkeit ist. PFEFFER lässt es unentschieden, ob die Zellen des Epithems activ thätig sind oder bloss als Filtrationswege für Wasser dienen, doch ist er der Ansicht, dass ihnen eine „ansehnliche Activität“ nicht zukommt.

In histologischer Hinsicht kann ich dem bereits Bekannten, von Einzelheiten abgesehen, bloss die Beobachtung hinzufügen, dass sich die von mir untersuchten Epitheme (*Conocephalus*, *Ficus*, *Fuchsia*, *Tropaeolum*, *Primula* u. A.) gleich wie die epidermalen Hydathoden durch relativen Plasmareichthum und häufig auch durch grosse Zellkerne auszeichnen, was von vornherein auf irgend eine active Betheiligung des Epithems am Secretionsprocesse hinweist. Die nach dieser Richtung hin angestellten experimentellen Untersuchungen ergaben nun überraschender Weise bei verschiedenen Pflanzen ein ganz verschiedenes Resultat.

In Buitenzorg experimentirte ich hauptsächlich mit einer zu den Moraceen gehörigen Liane, *Conocephalus ovatus* Tréc., und einigen anderen Arten dieser Gattung, welche im Lianenquartier des botanischen Gartens vortrefflich gedeihen. Auf den Oberseiten der grossen, ungetheilten, lederartigen Blätter treten an jedem Morgen in ziemlich regelmässiger Vertheilung zahlreiche grosse Wassertropfen auf, welche von den über den Knotenpunkten des Gefässbündelnetzes befindlichen Hydathoden ausgeschieden werden. Die dick-scheibenförmigen Epitheme zeichnen sich durch auffallende Kleinzelligkeit und scharfe Differenzirung gegenüber den angrenzenden Blattgeweben aus. Die gebuchteten Zellen sind plasmareich, besitzen verhältnissmässig sehr grosse Zellkerne und lassen ein System sehr enger Intercellularräume zwischen sich frei. Die Tracheidenenden der in das Epithem einmündenden Gefässbündelzweige grenzen theils an typische Epithemzellen, theils an längsgestreckte, zartwandige Elemente, welche dann allmählich in das eigentliche Epithemgewebe übergehen. Nach unten zu wie an den Seiten wird das Epithem von einer parenchymatischen Scheide lückenlos eingehüllt, welche eine unmittelbare Fortsetzung der Leitparenchymscheide des Gefässbündels vorstellt. Die an das Epithem grenzenden Innenwände dieser Scheide sind cutinisirt, resp. unlöslich in Schwefelsäure. Die das Epithem bedeckende Epidermis ist plasmareich, grosskernig und mit sehr zarten Aussenwandungen versehen, so dass die Annahme nahe liegt, dass auch sie an der Wassersecretion theilhaftig ist. Die kleinen Wasserspalten, 30—40 an der Zahl, sind etwas eingesenkt, mit rundem, nicht schliessbarem Porus versehen.

Die im Freien mit den bewurzelten Pflanzen vorgenommenen Vergiftungsversuche wurden in der Weise durchgeführt, dass um die Mittagszeit herum, vor Beginn der nachmittägigen Gewitterregen, die betreffenden Blätter auf ihrer Oberseite mit sublimathaltigem Alkohol bepinselt wurden und zwar gewöhnlich bloss die eine Blatthälfte, um die andere als Controllobject beobachten zu können. Fast immer blieben die bepinselten Blatthälften vollkommen grün und gesund, bloss die Epitheme der Hydathoden wurden getödtet, was sich bei Betrachtung mit der Lupe durch ihre Braunfärbung zu erkennen gab. Am nächsten Morgen zeigte sich jedesmal dieselbe auffallende Erscheinung: Die bepinselte Blatthälfte war ober- und unterseits vollkommen trocken, während die intacte Hälfte oberseits in normaler Weise mit grossen Wassertropfen bedeckt war. Dafür trat in der bepinselten Blatthälfte eine oft sehr weitgehende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser ein. Im Laufe des Vormittags, wenn die Blätter stärker zu transpiriren begannen, verschwand dieselbe allmählich, um sich am nächsten Morgen bei abermals ausbleibender Wasserausscheidung von Neuem einzustellen. — Das Ergebniss dieser wiederholt durchgeführten Vergiftungsversuche lehrt unzweideutig, dass die Epitheme der

Hydathoden von *Conocephalus* in der That als Wasserdrüsen fungiren, dass sie das Wasser activ auspressen und nicht etwa zufolge ihres geringen Filtrationswiderstandes durchtreten lassen. Das gleiche Ergebniss lieferte auch ein in Buitenzorg mit einer nicht näher bestimmten *Ficus*-Art durchgeführter Vergiftungsversuch.¹⁾

In der Erwartung, dass auch bei anderen Pflanzen die Wasserausscheidung nach Vergiftung der Epitheme unterbleiben würde, stellte ich im Grazer botanischen Institut mit *Fuchsia globosa* eine Reihe diesbezüglicher Versuche an. Die Tracheiden der in die Blattzähne tretenden Gefässbündelenden dringen ziemlich tief in die birnförmigen, aus zartwandigen, gestreckten Zellen bestehenden Epitheme ein. Zwischen den abgerundeten Ecken und Kanten dieser Zellen treten sehr enge Interzellularen auf, welche im oberen Theil des Epithems immer weiter werden und mit der von einer grossen Wasserspalte überlagerten „Athemhöhle“ communiciren. Die Tracheidenenden grenzen stellenweise direct an etwas grössere Interzellularräume. Dieses ungemein englumige Interzellularsystem ist nicht mit Luft, sondern dauernd mit wässriger Flüssigkeit erfüllt. — Die Versuche wurden theils mit intacten, gut bewurzelten Topfpflanzen, theils mit abgeschnittenen Zweigen unter Anwendung künstlichen Druckes angestellt. Sie ergaben das überraschende Resultat, dass auch an Blattzähnen mit vergifteten Epithemen die Wasserausscheidung ebenso rasch und ungefähr ebenso reichlich sich einstellte, wie an intacten Zähnen. Die Vergiftung wurde theils durch Bepinseln mit sublimathaltigem Alkohol oder 5procentiger Kupfersulfatlösung vorgenommen, theils wurden giftige Lösungen (5procentige Kupfersulfatlösung und 0,2procentige Eosinlösung) durch Quecksilberdruck in die Zweige eingepresst. In ersterem Falle gaben die ausgeschiedenen Tropfen bereits 2 Stunden nach Beginn des Versuches mit gelbem Blutlaugensalz die Kupferreaction. Ebenso dauerte die Ausscheidung der Eosinlösung auch nach erfolgtem Absterben des Epithems noch ungeschwächt fort.

Die Thatsache, dass bei *Fuchsia* die Blattzähne bei künstlichem Druck sowohl, wie bei normalem Blutungsdruck auch dann noch Wasser ausscheiden, wenn die Epitheme vergiftet worden sind, spricht zwar zu Gunsten der Filtrationshypothese, ist aber für dieselbe nicht strenge beweisend. Es geht daraus zunächst nur hervor, dass, wenn die Epitheme getödtet sind, die Wasserausscheidung auf einfacher Druckfiltration beruht. Das lebende Epithemgewebe könnte aber trotzdem in hervorragendem Masse activ

1) Auf die merkwürdigen, ganz abweichend gebauten Adventiv-Hydathoden, welche auf den bepinselten Blatthälften von *Conocephalus* zum Ersatz der vergifteten Hydathoden nach einigen Tagen gebildet werden, kann ich an dieser Stelle nicht näher eingehen.

am Secretionsprocesse betheiligt sein. Es wurden deshalb noch weitere Versuche ausgeführt, bei welchen die Epitheme nicht getödtet, sondern bloss in einen Zustand der Unthätigkeit, in einen Starrezustand, versetzt wurden. Dies geschah durch Chloroformirung der Zweige, ferner durch Herbeiführung der Kältestarre, indem bei einer Temperatur von $1-2^{\circ}$ C. Wasser in die Zweige gepresst wurde, endlich durch Erzielung der Wärmestarre, indem man die Temperatur der die Zweige umgebenden feuchten Luft auf $45-48^{\circ}$ C. erhöhte. Das Ergebniss war wieder dasselbe: Auch unter diesen Umständen konnte durch künstlichen Druck Wasser mit Leichtigkeit aus den Blattsäugblättern ausgepresst werden. Daraus ist also zu folgern, dass bei *Fuchsia* die Wasserausscheidung im Wesentlichen auf einfacher Druckfiltration beruht. Der Weg, den das Wasser von den Tracheidenenden aus einschlägt, ergibt sich aus dem anatomischen Bau der Epitheme. Die in dieselben einmündenden Tracheiden grenzen stellenweise direct an wassererfüllte Intercellularen, welche mit der „Athemhöhle“ unter der Wasserspalte in Verbindung stehen. In diesen Bahnen, welche offenbar den geringsten Filtrationswiderstand darbieten, bewegt sich das Wasser nach aussen. Für die Annahme, dass das Wasser in den zarten Längswänden der Epithemzellen nach aussen filtrire, liegt kein Grund vor. Ebenso ist es gänzlich ausgeschlossen, dass das Wasser die Lumina der Epithemzellen, die Hautschichten der Plasmakörper durchquerend, passire, da der osmotische Druck, welcher in diesen Zellen herrscht, nach plasmolytischen Versuchen 7 bis 10 Atmosphären beträgt und demnach die Druckgrösse, welche zur Filtration ausreicht, um ein Vielfaches übertrifft.

Wozu dient nun das so scharf differenzirte Epithemgewebe der Blattsäugblätter? Ich will auf die verschiedenen Möglichkeiten, welche in dieser Hinsicht gegeben sind, an dieser Stelle nicht näher eingehen, sondern sofort jene Function angeben, welche ich für die wahrscheinlichste halte. Bereits WILSON und GARDINER haben beobachtet, dass abgeschnittene und in Wasser gestellte *Fuchsia*-Zweige in feuchter Luft eine geringfügige Wasserausscheidung zeigen, welche man offenbar nur auf die Activität der Epitheme zurückführen kann. Diese unbedeutende active Wasserausscheidung seitens der Epithemzellen reicht aber zweifellos aus, um das Intercellularsystem der Hydathode behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten. Dies wird wohl auch die Function der Epitheme bei all den anderen Pflanzen sein, bei welchen die Wasserausscheidung hauptsächlich oder ausschliesslich durch Druckfiltration zu Stande kommt. Und letzteres dürfte wohl bei der Mehrzahl der Pflanzen, die Epithem-Hydathoden besitzen, der Fall sein. — Bei *Conocephalus* und wahrscheinlich auch noch bei anderen Moraceen hat jene anfänglich nur unbedeutende und auf einen Nebenzweck abzielende Fähigkeit der Epitheme zu activer

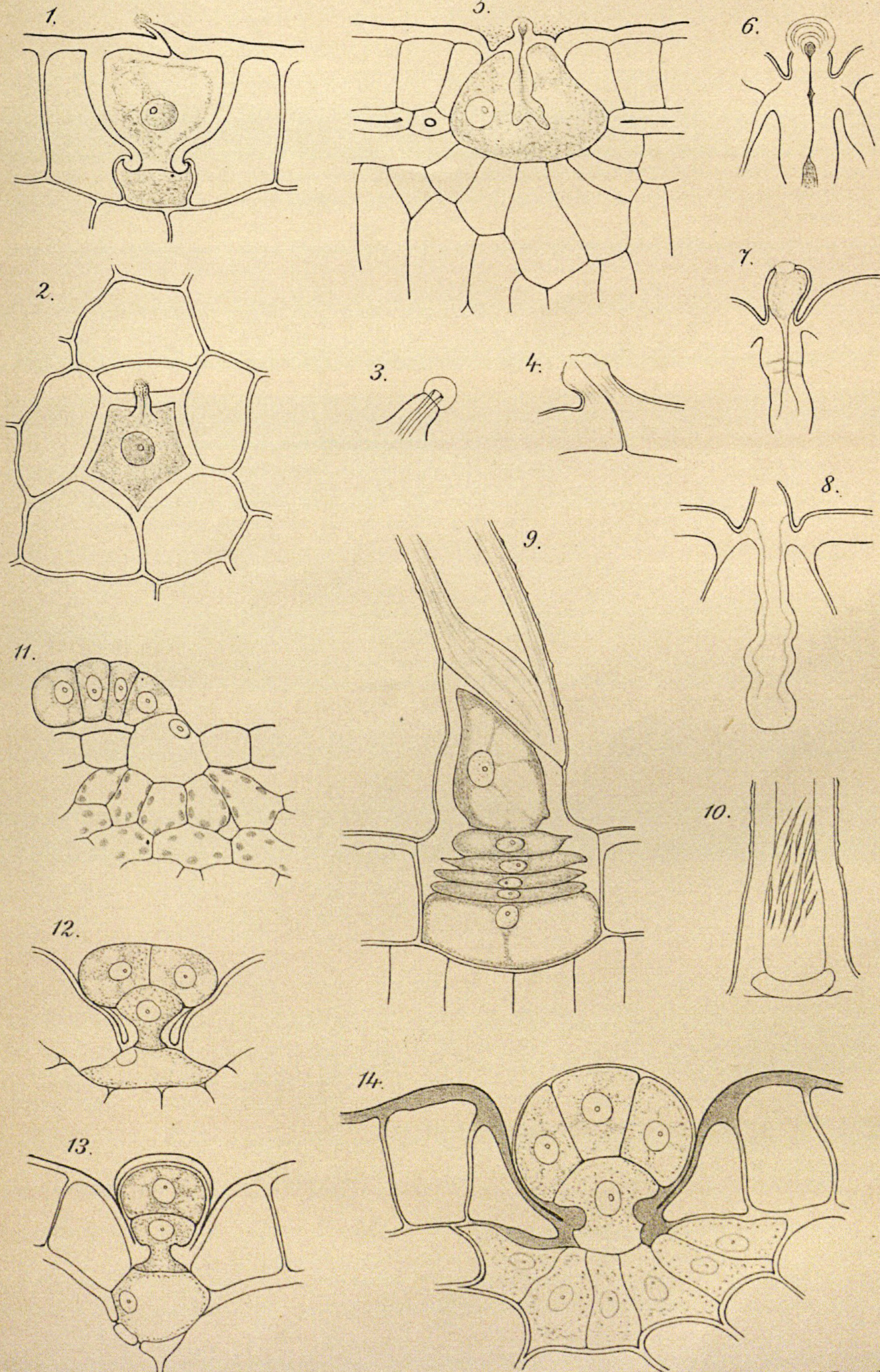
Wassersecretion eine solche Steigerung erfahren, dass sie allein es ist, durch welche nunmehr die Wasserausscheidung dieser Pflanzen zu Stande kommt. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass künftige Untersuchungen verschiedene physiologische Uebergangstypen zwischen dem *Fuchsia*- und dem *Conocephalus*-Typus aufdecken werden.

Die einfachsten und zugleich unvollkommensten Hydathoden sind dadurch gekennzeichnet, dass die Tracheidenenden direct an das Inter-cellularsystem des Blattparenchyms grenzen, in das nun das Wasser durch den Wurzeldruck hineingepresst wird, um schliesslich durch Wasserspalten nach aussen zu treten. Epitheme über den Bündelenden fehlen. Dieser Typus tritt an der Spitze des Scheidenblattes und der ersten Laubblätter verschiedener Graskeimlinge auf (*Secale*, *Triticum*, *Avena*, *Zea Mays*), von welchen man bisher allgemein annahm, dass das Wasser durch Risse in der Epidermis bzw. im Blattparenchym secernirt werde.

Aus dem vorstehend Mitgetheilten ergibt sich also, dass nicht nur im histologischen Bau der Hydathoden eine sehr bemerkenswerthe Mannigfaltigkeit zu Tage tritt, sondern dass diese Organe auch in physiologischer Hinsicht ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Hydathode eines noch jungen Blattes von *Gonocaryum pyriforme*. Vergr. 480.
- „ 2. Hydathode von *G. pyriforme* in der Oberflächenansicht. Vergr. 460.
- „ 3. Zäpfchen einer Hydathode von *G. pyriforme* mit verquellender Spitze. Vergr. ca. 1200.
- „ 4. Aussenwand und Zäpfchen einer Hydathode nach Behandlung mit Schwefelsäure. Vergr. ca. 1500.
- „ 5. Hydathode der Blattoberseite von *Anamirta Cocculus*. Vergr. 420.
- „ 6. Verquellung des Papillenscheitels der Hydathode von *A. Cocculus* nach erfolgter Auflösung der Cuticula. Vergr. 1000.
- „ 7. Papille und angrenzender Theil des Zapfens einer ausgebildeten Hydathode von *A. Cocculus*. Die Cuticula der verschleimten Papille stellt einen Trichter vor, dessen Lumen sich in den den Zapfen durchziehenden Canal fortsetzt. Vergr. 1000.
- „ 8. Filtrirapparat einer jüngeren Hydathode nach Behandlung mit Eau de Javelle. Vergr. 1000.
- „ 9. Haarförmige Hydathode von *Machaerium oblongifolium*. Oberer Theil der Endzelle weggelassen. Vergr. 730.
- „ 10. Unterer Theil des Haarkörpers der Hydathode; die schräge Wand mit den spaltenförmigen Tüpfeln in der Flächenansicht. Vergr. 600.
- „ 11. Als Hydathode fungirendes Keulenhaar des Laubblattes von *Phaseolus multiflorus* in der Seitenansicht. Vergr. 380.
- „ 12. Schuppenförmige Hydathode von *Bignonia brasiliensis*. Vergr. 380.
- „ 13. Köpfchenförmige Hydathode von *Piper nigrum*. Vergr. 500.
- „ 14. Köpfchenförmige Hydathode von *Artocarpus Polyphemos*. Vergr. ca. 1000.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Ueber Bau und Function der Hydathoden. 367-378](#)