

BOTANISCHES ARCHIV



ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT
KÖNIGSBERG.

BAND VII HEFT 5-6. AUSGEGEBEN AM 1. SEPT. 1924

Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Verlag des Repertori-
ums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der
Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1924 by Carl Mez in Königsberg.

Zur physiologischen Anatomie
gelber *Ranunculus*-Blüten
Von HELMUT KOESTLIN (Halle).

I. EINLEITUNG.

In der Familie der *Ranunculaceen* zeichnen sich die Blütenblätter der Gattung *Ranunculus*, und zwar die gelb blühenden Arten, durch eine Reihe eigenartiger Erscheinungen aus. Einige sind bereits der Gegenstand früherer Untersuchungen gewesen, andere waren bisher unbekannt. Meine vorliegenden Studien gingen aus von dem eigenartigen Fettglanz der Blütenblätter und von der auffälligen Anhäufung der Stärke im Kollengewebe, welche damit einhergeht. Ich prüfte ausserdem eine grosse Reihe anderer systematischer Familien durch: nirgends konnte ich ähnliche Verhältnisse antreffen, und wie einzigartig *Ranunculus* in dieser Hinsicht dasteht, geht daraus hervor, dass auch MOEBIUS (17, II) auf die systematische Bedeutung der "Glanzstärke" hinweist.

MOEBIUS (17, I) untersuchte 1885 *Ranunculus Flacca*, versucht auch eine Erklärung für die Ursache des Glanzes zu geben in dem Sinne, dass die Stärke hierbei eine Rolle spiele. In einer späteren Veröffentlichung (17, II) weist er dieselben Verhältnisse für *Ranunculus acris*, *R. repens* und *R. bulbosus* nach; und 1913 (17, III) zieht er noch einmal die Blüte von *R. acris* in den Kreis seiner Beobachtungen, mit demselben Ergebnis. Gleichzeitig erschien 1885 eine Arbeit von SCHIMPER (26), in welcher u.a. die gleiche Frage berührt und gelegentlich der Blüten-

Anatomie von *Ranunculus Steveni* dieselbe Anschauung ausgesprochen wird; die Stärke bedinge den Glanz und die Opacität der Blütenblätter. Auch LUISE MÜLLER (19) spricht sich in ähnlichem Sinne aus. ARTHUR MEYER (16), der bei *R. Ficaria* den Glanz beobachtete, versucht seine Ursache auf andere Weise zu erklären. EXNER (7) betrachtet die Glanz-Erscheinung von physikalischer Seite aus. Auf seine Arbeit werde ich später noch zurückzukommen haben. - Andererseits wurde die Erscheinung der Stärke-Ablagerung - ohne Bezug auf den Glanz der Korolle - beachtet, so schon 1878 von HOLSTEIN (13), ebenso von HILLER (12) 1884. Dieser sieht darin eine Überproduktion, die unter günstigen Ernährungs-Verhältnissen eintreten dürfte und die sich dadurch zu erkennen gibt, dass eben nicht alle Stärke für das Wachstum der Blüte verbraucht wird. BUSSE (6) schliesst sich der Auffassung HILLERs an.

Für meine Untersuchungen wählte ich diejenigen Spezies aus, die mir im Halle'schen botanischen Garten zur Verfügung standen, da das Einsammeln der Blüten auf ausserhalb der Stadt gelegenen Wiesen, besonders für die Zucker-Bestimmung, sehr viel länger gedauert hätte, und ich wegen der Kürze der Blütenperiode mit der Zeit sehr sparsam sein musste. Es waren dies *Ranunculus bulbosus* und *R. acer*, die Mai bis Juni blühen, und der im Sumpf des Gartens vorkommende *R. Lingua*, dessen Blütezeit von Mitte Juli bis August reicht. Da die gelb blühenden Arten in ihrem anatomischen Bau im wesentlichen übereinstimmen, so glaube ich mich dazu berechtigt, Beobachtungen, die ich an einer bestimmten Spezies gemacht habe, auch auf die andern Arten übertragen zu dürfen.

II. DAS BLÜTENBLATT.

Schon makroskopisch betrachtet weist das Blütenblatt in seinem oberen und unteren Abschnitt, in Ober- und Unterseite, Unterschiede auf, die auf Verschiedenheiten im anatomischen Bau hindeuten. Als Beispiel sei *R. acer* gewählt, der mit den andern von mir untersuchten Arten vollkommen übereinstimmt.

Die Blütenblätter dieser Spezies erreichen die Länge von höchstens 1,1 cm (*R. Lingua* dürfte mit einer Korollen-Länge von 2 cm die grösste Ausdehnung des Blütenblattes haben). Die intensiv gelbe Färbung und der Glanz, der die Blumen in dieser Hinsicht von andern Blüten unterscheiden lässt, tritt auf der Oberseite des Blütenblattes hervor. Hier glänzt die ganze Fläche in lebhaftem Glanz bis auf den Bezirk, der durch eine Zickzack-Linie nach oben begrenzt wird. Dieser Teil erscheint gegen das Übrige glanzlos und zugleich bedeutend schwächer gelb getönt. Trotzdem entbehrt auch das basale Feld des Glanzes nicht ganz, aber er ist ungleichlich viel schwächer; er ist matt zu nennen. Der "glanzlose" Teil nimmt nur etwa 1/3 der Oberseite ein. Manchmal fällt eine nach oben gerichtete Zacke der Zickzack-Linie mit einem in der Längsrichtung des Blütenblattes verlaufenden Gefässbündel, von denen bis 10 vorhanden sind, zusammen, sodass das "glanzlose" Gebiet mit den Nerven in den glänzenden Haupt-Teil vorgezogen scheint. Doch dürfte MOEBIUS' (17, III) Behauptung von einer Regel nicht zu Recht bestehen. Auch die Unterseite ist nicht völlig glanzlos. Der Glanz hat aber hier ebenfalls nichts auffälliges. Er ist matt und von der Art, wie er uns sonst bei den meisten Blumenblättern geläufig ist. Am Grunde jedes Blütenblattes befindet sich ein Nectarium in Gestalt eines Honiggrübchens, das von einer fleichigen Schuppe bedeckt wird.

I. ANATOMISCHER AUFBAU DES BLÜTENBLATTES.

Entsprechend der makroskopischen Ansicht zeigt das mikroskopische Bild der ausgewachsenen Blütenblattes im Querschnitt (Fig. 1) beträchtliche Unterschiede, die aber nicht nur in der Art der Inhalts-Stoffe der einzelnen Zellen, auf die ich später in einem besonderen Abschnitt eingehen werde, zu erkennen geben, sondern auch im Bau der einzelnen Zellschichten. Die obere Epidermis besteht aus vollkommen flachen Zellen mit mehr oder weniger schief gestellten Seitenwänden. Die Zellen haben eine Höhe von 4 - 6 μ . Sie sind als solche oft gar nicht mehr zu erken-

nen, und nur bei genügender Aufhellung mit Chloralhydrat kann man einen Einblick in ihren Bau bekommen. Es folgt eine subepidermale Schicht, deren Zellen bedeutend grösser sind und einen regelmässigen runden bis viereckigen Querschnitt zeigen. Durch ihre Regelmässigkeit hebt sich diese Zellschicht von den übrigen Mesophyll-Schichten ab. Sie ist im übrigen die Schicht, deren Zellen mit Stärkekörnern vollgepfropft sind, eine Tatsache, die keinem Untersucher entgangen ist. Die Subepidermis zeigt eine Höhe von 30 μ . Dem gegenüber sind die andern Mesophyllzellen teilweise als mächtiger zu bezeichnen. Sie liegen unregelmässig nebeneinander, in verschiedener Grösse. Die grössten dürften auf dem Querschnitt etwa 41 μ hoch sein. In der Beschreibung von MOEBIUS (17, III) ist die Abbildung für ein ausgewachsenes Blütenblatt von *R. acer* zweifellos zu schematisch gehalten. - Die Epidermiszellen der Unterseite sind wiederum niedrig. Sie sind aber höher als diejenigen der Oberseite und erreichen in dieser Hinsicht mit

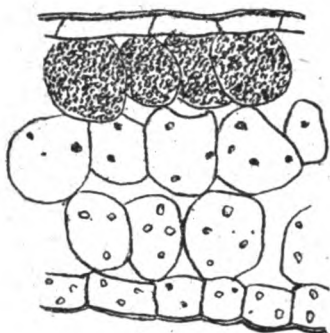


Fig. 1.

22 μ das 3 - 4-fache der oberen Epidermis. Auch hier differieren die einzelnen Zellen in Form und Grösse, nur ihre konvex vorgewölbten Aussenwände schliessen sich gleichmässig aneinander an. Über Ober- und Unterseite des Blattes zieht sich eine dünne glatte Kutikula. Wie die subepidermale Schicht im Querschnitt durch ihre Gleichmässigkeit auffällt, so zeichnet sie sich auch in der Flächenansicht durch eine Besonderheit vor den andern Zellagen aus. Die Zellen nämlich des übrigen Gewebes, sowohl der beiden Epidermen wie auch des Mesophylls, sind gestreckt und durch wellig gebogene Wände ineinander gefügt, während die würfelförmigen bis fast runden Zellen der Subepidermis (Fig. 2) diese Faltelung der Wände nicht auf-

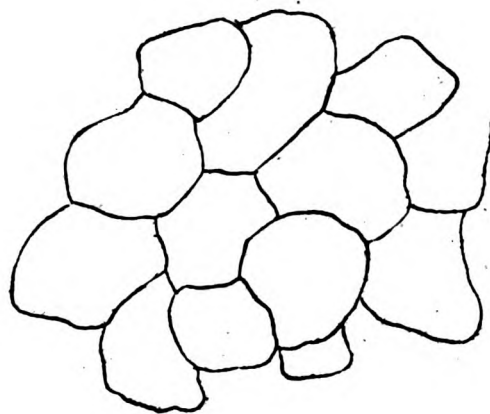


Fig. 2.

weisen. Letztere hat ja allein die Aufgabe, im ausgewachsenen Blütenblatt die grosse Stärkemenge zu bergen, und sie erstreckt sich unter der oberen Epidermis nur über den glänzenden Teil der Korollen, in der Basis dagegen gleicht die Subepidermis der Oberseite völlig dem übrigen Mesophyllgewebe. Hier sind auch die Zellen der oberen Epidermis grösser und deutlich zu erkennen.

Im Laufe meiner Arbeit erschien es von Wert, zu wissen, ob die Zellmembranen im Blütenblatt Besonderheiten zeigen möchten, ob vielleicht etwa die Zellwand der Subepidermis sich irgendwie von den andern Zellwänden unterscheidet. Kork findet sich nur als Kutikula der Epidermis (Färbung mit Sudan III), Lignin ebenso

normal nur in den Xylemen der Gefässbündel (Färbung mit Phloroglucin und Salzsäure). Sonst bestehen die Membranen aus Zellulose, auch diejenigen der Subepidermis (Blaufärbung mit 0,3% Jod, 1,3% Jodkalium und Schwefelsäure). Um dies nachzuweisen, musste in den subepidermalen Zellen vorher die Stärke beseitigt sein. Die sehr dünnen Querschnitte - alle Zellen der Subepidermis waren verletzt - wurden zur Differenziation unter der Luftpumpe mit Weizen-Diastase behandelt u. 24 Stunden darin belassen. Die Stärke war alsdann verschwunden und die Blaufärbung eindeutig zu bestimmen.

Mithin bietet in dieser Hinsicht das Gewebe der *Ranunculus*-Korolle das gewohnte Bild.

II. ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES KOROLLENGEWEBES.

Um die Entwicklung der Zellen, deren Grössenzunahme eine recht ungleiche ist, zu beschreiben, gehe ich von dem Stadium aus, in dem die Zellen noch dieselbe Grösse und Gestalt besitzen. Das würde bei *R. acer* bei 2 mm langen Korollen der Fall sein. Die Blüte befindet sich alsdann noch im Knospenzustand und wird von den grünen Kelchblättern fest umschlossen. Bei 4 mm langen Blütenblättern (Fig.

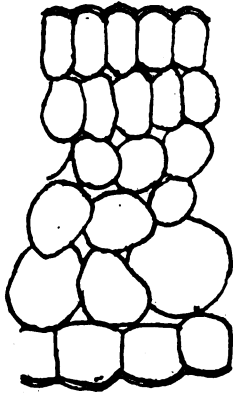


Fig. 3.

3) - auch hier ist die Blüte noch im Knospenzustand - sind obere Epidermis und Subepidermis in ihrem Wachstum in gleichem Masse fortgeschritten, bleiben aber hinter dem des übrigen Zellgewebes teilweise recht bedeutend zurück. Das Mesophyll besitzt einzelne schon mächtige Zellen, andere werden an Grösse durch die Zellen der unteren Epidermis übertroffen. In einem folgenden Stadium gehen die bisher hohen Zellen der oberen Epidermis mehr in die Länge, sie werden flacher, dagegen nimmt die Subepidermis an Grösse zu, das übrige Mesophyll-Gewebe dehnt sich weiter aus, während sich die untere Epidermis langsamer entwickelt. Dieses Wachstum setzt sich bei Grössenzunahme der Blütenblätter in gleicher Weise fort, und es fällt auf, wie die oberen Epidermiszellen auf Kosten ihrer früheren Höhe jetzt in die Länge "gedrückt" werden. Ich wähle diesen Ausdruck bewusst, denn aufgrund meiner Beobachtungen kann ich nicht anders als die Vorstellung gewinnen, dass die Epidermis durch die sich bedeutend schneller entwickelnde Subepidermis in ihrem Wachstum gehindert wird. Schon LUISE MÜLLER (19) macht auf diese "Quetschungs"-Erscheinung aufmerksam. Die Beobachtung, die sie für die Richtigkeit dieses mechanischen Grundes auführt, dass in der Basis, wo ja die Stärke fehlt, die oberen Epidermiszellen an Grösse denen der unteren gleichen, kann ich nur bestätigen. Am deutlichsten zeigt ja der Querschnitt des ausgewachsenen Blütenblattes, dass dieses Zusammendrücken der Zellen auf Querschnittsbildern bis fast zur vollkommenen Unerkennbarkeit ihrer Form führt. Wenn BUSSE (6) dieser Anschauung zu widersprechen sucht nur aus dem Grunde, weil er selbst keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Oberhaut-Zellen der beiden Blattpartien hat feststellen können, so ist es mir unerklärlich, wie seinen Beobachtungen diese auffälligen Verschiedenheiten haben entgehen können. Als Gegenbeweis bringt er zwei Zeichnungen von *Nigella* und *Anemone*, ohne auch eine für *Ranunculus* beizufügen. Und zwar für letztere Gattung allein hat ja MÜLLER ihre Behauptung aufgestellt. Die weniger Angaben, die von SCHIMPER, MOEBIUS, MÜLLER u. HILLER über den Bau und die Entwicklung des Korollengewebes gemacht sind, decken sich mit den meinigen vollkommen.

III. INHALTSSTOFFE.

Wie schon die obere Epidermis zu den übrigen Blattpartien eine besondere Stellung einnimmt und die subepidermale Schicht sich durch den besonderen Bau ihrer Zellen vor dem übrigen Gewebe auszeichnet, so treten auch interessante Verschiedenheiten in bezug auf ihre Inhaltsstoffe auf.

a. Epidermis. - Die Glanz-Epidermis, wie ich diesen Teil kurz benennen möchte, zeichnet sich im Gegensatz zur Epidermis der Basis und der Unterseite des ausgewachsenen Blattes durch intensiv gelbe Färbung aus. Zieht man sie jedoch vorsichtig mit der Pinzette ab, so wird sie durchsichtig und erscheint bei auffallendem Licht fast farblos. Ihre Zellen sind mit einer gelben, öligen Flüssigkeit erfüllt, die im Zell-Lumen gleichmässig verteilt ist. Dagegen findet man in der Epidermis der Basis und der Unterseite gelbe Chromoplasten und das Öl fehlt. Das nächst frühere Stadium, wo die Blüte kurz vor der Anthese steht, bietet insofern andere Verhältnisse, als in dem späteren Glanzteil ebenfalls Chromoplasten enthalten sind. Schon hier zeichnet sich diese Partie der Epidermis durch ein zwar nicht glänzendes, aber sattes Gelb aus, was darauf zurückzuführen ist, dass die Chromo-

plasten die Zellen beinahe ganz erfüllen; dem gegenüber stehen sie in der Basis an Menge bedeutend zurück und treten in der unteren Epidermis noch spärlicher auf. Beim Aufblühen verfallen die Chromoplasten des Glanzteiles der Desorganisation, eine ölige Flüssigkeit wird gebildet und darin der gelbe Farbstoff gelöst. Dass es sich hier um ein fettes Öl handelt, konnte mittels der Verseifungsmethode nach MOLISCH (18) einwandfrei festgestellt werden. Legt man nämlich die abgezogene Epidermis auf einen Objektträger in ein Gemisch von gleichen Volumteilen wässriger konzentrierter Kalilauge und ebensolcher Ammoniak-Lösung und belässt die Objektträger für 1 bis 2 Tage in feuchter Kammer, so treten in den Zellen statt des Öles typische Kristallnadeln aus Seife in dichter Menge auf. Soweit meine Untersuchung der noch erhaltenen Chromoplasten reicht, stimmt der Befund mit dem von SCHIMPER an *R. Steveni* erhaltenen überein. "Der Farbstoff liegt hauptsächlich dem Randteile an, der als schmaler dunkler Rahmen einen helleren Mittelteil umgibt". SCHIMPER selbst spricht sich über den Farbstoff nicht aus. MOEBIUS hält ihn für Anthoxanthin. Das entspricht aber nicht der Wirklichkeit. Vielmehr muss ich MOLISCHs (18) Angaben zustimmen, wonach es sich hier um ein Carotin handelt. Mittels konzentrierter Schwefelsäure färben sich nämlich die gelben Blütenblätter intensiv blau. Anthoxanthin hingegen dürfte keine Färbung annehmen. Der Farbstoff selbst lässt sich schon durch kalten absoluten Alkohol verhältnismässig leicht ausziehen. LUISE MÜLLER (19) gibt für *R. auricomus* die Reaktionen des öligen Desorganisations-Produktes mit Schwefelsäure an, wonach dasselbe sich erst grün, dann tief blau färbt und nach Auswaschen mit Wasser über Grün wieder die Gelbfärbung annimmt. Zweifelhaft erscheinen mir die Angaben SCHIMPERs (26), dass die Chromoplasten, die später desorganisiert werden, kurz vor der Anthese mit Stärkekörnern vollgepfropft seien. Für noch unwahrscheinlicher halte ich die Angaben MÜLLERs (19), dass die gelben, stärkehaltigen Chromoplasten sich in einem späteren Entwicklungs-Stadium zu kleinen Stärkekörnern u. gelben Tropfen auflösen sollen. Auch HILLER (12) spricht von einer reichlich Stärke führenden Epidermis. Leider wird von den genannten Autoren nicht die Untersuchungsweise abgegeben. Ich selbst konnte in der oberen Epidermis in keinem Stadium der Blüte Stärke vorfinden. Die geringsten Spuren Stärke hätten sich bei der von mir angewandten Methode nachweisen lassen müssen. Es wurde die Epidermis noch nicht aufgeblühter Blüten abgezogen, durch Alkohol entfärbt und dann mit Chloral-Jod behandelt. Blaufärbung trat nur an den Stellen ein, wo etwa von der Subepidermis Teile hängen geblieben waren. Auch auf Querschnitten durch die verschiedenen Alterstadien konnte in der oberen Epidermis nie Stärke beobachtet werden. Interessant ist es, dass beim normalen Abwelken der Blütenblätter im Freien manchmal die Gelbfärbung verschwindet, sodass die darunter liegende weisse Stärkeschicht sichtbar wird: die Blütenblätter werden in mehr oder weniger grossen Flecken weiss. Ich glaube, dass diese Entfärbung besonders bei Regenwetter auftritt. Man beobachtet sie dann sehr leicht. Aber es kann gar nicht die Rede davon sein, dass sie durch ein fetzenweises Ablösen der ausgewachsenen Epidermis bedingt sei, wie MÜLLER (19) behauptet, sondern die Zellen sind, wie auch MOEBIUS (17, I) beobachtete, erhalten, nur der Farbstoff verschwunden, sodass das farblose Öl übrig bleibt.

Die Auswaschung des Carotins durch Regen kann nur möglich sein, wenn die Epidermiszellen tot sind. Und in der Tat trifft das zu. Es ist nämlich ganz allgemein unmöglich, in der Epidermis Plasmolyse hervorzurufen. Selbst bei Anwendung höchst konzentrierter Kalisal- oder Rohrzucker-Lösungen ist keine Spur plasmolytischer Erscheinungen erkennbar. Auch findet keine Turgor-Entspannung statt, die sich in einer Verminderung des Zell-Volumens kundtun müsste. Anders diejenigen Zellen, deren Chromoplasten noch intakt sind. Zellen aus dem "glanzlosen" basalen Feld und Epidermiszellen aus Blütenknospen zeigen die Plasmolyse durchaus typisch. Es kommt auch vor, dass in der ausgewachsenen Epidermis inmitten der mit gelbem Öl begabten Zellen einzelne sich befinden, die noch nicht von der Desorganisation ergriffen sind, die also Chromoplasten führen; und da ist es lehrreich zu sehen, wie im Plasmolytikum diese allein plasmolysiert werden (Fig. 4).

Mit der Desorganisation der Chromoplasten geht diejenige des Zellkern einher

(vergl. Fig. 5). Um dies zu zeigen, genügt es, die abgezogene Epidermis in absolutem Alkohol zu fixieren und entfärben und eine halbe Stunde mit DELAFIELDS Hämatoxylin-Lösung zu behandeln. In der Epidermis der Basis tritt deutliche Kernfärbung auf, in den Öl-haltigen Zellen sind dagegen keine Kerne mehr vorhanden. Sehr schön ist in der Übergangszone vom basalen Felde zur oberen Partie des Blattes zu sehen, wie gleichzeitig mit der Desorganisation der Chromoplasten die Ker-

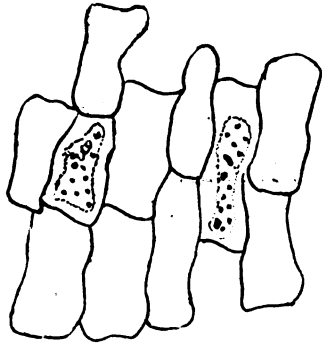


Fig. 4.

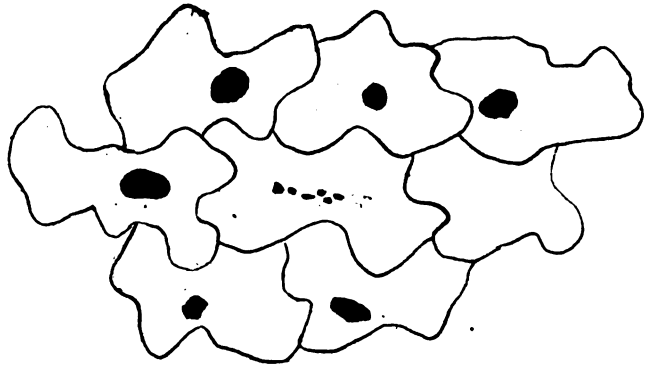


Fig. 5.

ne sich strecken, um schliesslich zu zerfallen. Die entstehenden Teilstücke färbten sich nur schwach. Sehr instruktiv ist auch das Bild bei Epidermen noch nicht aufgeblühter Blumen, wo in der Epidermis zwischen den mit Chromoplasten angefüllten Zellen vereinzelt Ölzellen liegen, die allein keine Kerne mehr besitzen (Fig. 5).

Kurz gesagt, ist also die Epidermis der Oberseite eines ausgewachsenen Blütenblattes von *Ranunculus* ein totes Gewebe. Das ist ein Befund, den man nicht vermuten konnte. Einen Parallelfall hierzu kennen wir bisher nicht. Es kann nun gar keinem Zweifel unterliegen, dass die Ausbildung der Epidermis mit den vorliegenden Eigenschaften in Abhängigkeit steht zu der darunter liegenden Subepidermis. Wo erstere typisches Aussehen hat, ist auch die Subepidermis typisch vorhanden. Das sind zugleich, makroskopisch gesehen, stets diejenigen Bezirke des Blütenblattes, welche den hohen Ramunkelglanz darbieten.

b. Subepidermis. - Die Subepidermis ist, wie bereits gesagt, mit kleinen Stärkekörnern vollgepfropft. Diese Anhäufung der Stärke bringt schon makroskopisch eine optische Wirkung hervor. Wenn man nämlich die Epidermis der Oberseite abzieht, so erscheint die befreite Stelle vollkommen weiss (vergl. auch MOEBIUS 17, I). Das Vorkommen der Stärke ist in der Literatur öfters angeführt worden. Schon HOLLSTEIN (13) macht 1878 darauf aufmerksam. Die Stärkekörner sind sehr klein. Sie sind etwas länglich gestreckt und haben in dieser Richtung ein Durchschnittsmass von $2,5 \mu$. Berechnet man den durchschnittlichen Kubikinhalte der subepidermalen Zellen zu etwa $34700 \mu^3$ und bedenkt man, dass die Stärkekörner dicht gedrängt die ganze Zelle erfüllen, so kann man eine ungefähre Zahlenvorstellung ihres massenhaften Auftretens in dieser Schicht bekommen. Es handelt sich da um mehrere Tausen Körner in jeder Zelle.

Wie entsteht die Stärke-Angammlung in der Subepidermis? MOEBIUS (17, I) hält es für möglich, dass sie an Ort und Stelle durch Assimilation gebildet wird, da die Zellen im Knospen-Zustand etwas Chlorophyll enthalten. Das ist aber nach Lage der Verhältnisse sehr unwahrscheinlich. Tatsächlich sind in den jüngsten Stadien Chloroplasten zu finden, die aber sehr blass aussehen und sich bald zu Chromoplasten umbilden. Obwohl der Licht-Zutritt durch die fest umschliessenden Kelchblätter sehr erschwert wird, ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass geringe Mengen Stärke ihren Ursprung der Assimilation verdanken. Allein für die Subepidermis würde das nicht zutreffen, wo gerade in diesen jüngsten Stadien in ihren Zellen keine Stärke von mir nachgewiesen werden konnte. MOEBIUS (17, I) lässt allerdings auch der zweiten Möglichkeit Raum, die Stärke werde im sehr jungen Knospen-

zustand aus der Pflanze hineingeleitet. SCHIMPER (26) sagt in seiner Arbeit nichts über das Einwandern der Stärke. Er erwähnt nur, dass junge Petala von etwa 1 mm Länge in allen ihren Zellen beinahe farblose, überall stärkehaltige, kleine Chromoplasten enthalten. Bald jedoch würde die Stärke aufgelöst. Petala von 2 mm Länge enthielten solche nur noch in den Zellen, die an Gefässbündel grenzen und im Basalteil.

Ich selbst verfolgte das Auftreten der Stärke bei *R. acer* von 4 mm langen Blütenblättern an und benützte bei meinen Untersuchungen stets verdünntes Clorajod. In diesen Stadien enthalten die Mesophyllzellen reichlich Stärke, in geringem Masse tritt Stärke auch in der untern Epidermis auf. Aber gerade in der Subepidermis, der späteren Stärkeschicht, fehlt sie vollkommen, ebenso in der oberen Epidermis. Die Korollen sind in diesem Alter von den Kelchblättern fest umschlossen und sind etwa halb so gross wie die Staubgefässe. Bei 6 mm langen Blütenblättern, die sich ebenfalls noch im Knospen-Zustand befinden, trifft man nun Stärke in der subepidermalen Schicht an, wie auch in den Zellen des übrigen Mesophyll-Gewebes. Hier ist in der untern Epidermis kaum Stärke vorhanden. Bei weiterem Wachstum der Blütenblätter nimmt sie auch in den Mesophyllzellen immer mehr ab u. findet sich bei 8 mm langen Blättern, d.i. im Öffnungszustand der Blüte, nur noch in der Subepidermis.

Dieselben Verhältnisse treffen für *R. Lingua* zu. Bei dieser Spezies verfolgte ich auch das Auftreten der Stärke unter Berücksichtigung der Korollenbasis. Schon makroskopisch war nach Ausziehen des Farbstoffes mit heissem Alkohol und Behandlung mit Jod-Jodkalium deutlich zu erkennen, wie sich bei 1 mm langen Blütenblättern nur die Basis blau färbt, dagegen die obere Partie völlig farblos bleibt. Auf einem Querschnitt durch die hier farblose Partie des oberen Teiles zeigte sich aber, dass in den Mesophyllzellen doch schon Stärke vorhanden ist, vornehmlich in der Nähe der Gefässbündel; mit der Annäherung an die Basis tritt immer mehr Stärke in den Zellen an den Gefässbündeln und in denen über der untern Epidermis auf. Es folgt dann ein Stadium - das 4 mm lange Blütenblatt - wo sich bei makroskopischer Behandlung mit Jod-Jodkalium obere und untere Partie gleichmässig blau färben, und bei einer Länge von 6 mm führt die Basis keine Stärke mehr, während sie in dem oberen Teil hauptsächlich in der Subepidermis, aber auch in d. übrigen Mesophyllzellen zu finden ist. Schliesslich bleibt sie aber auch hier nur in der Subepidermis übrig.

Wenn es sich nichts dafür spricht, dass die Stärke durch Assimilationstätigkeit im Blütenblatt entstanden ist, so gibt der geschilderte Befund bei *R. Lingua* den Hinweis auf die Einwanderung selbst: Die Stärke bzw. die Stärke-Bildung wandert im Blütenblatt von unten herauf. Welche Umwandlung die Stärke dabei erfährt, soll in meiner Untersuchung nicht verfolgt werden, doch eine mehr zufällige Beobachtung nicht unerwähnt bleiben, welche die Beziehung des Gerbstoffs zur Stärke betrifft. Das Vikariieren dieser beiden Stoffe in pflanzlichen Geweben ist besonders durch BERTHOLD (vergl. auch PATSCHOVSKY, 21) gezeigt worden. Zellen, welche Gerbstoff führen, enthalten im allgemeinen keine Stärke und umgekehrt. Was BERTHOLD (2) im örtlichen Nebeneinander der Zellen zeigt, trifft nun auch für das Blütenblatt von *Ranunculus* in zeitlicher Folge zu. Bei *R. acer* trat nämlich, als ich die Blüten daraufhin untersuchte, in denjenigen Stadien (bei 4 mm langen Korollen), welche in der Subepidermis wie auch in oberer Epidermis noch keine Stärke aufweisen, Gerbstoff auf, und zwar ganz auffällig in der Subepidermis und Epidermis der Oberseite. In viel geringerem Masse war der Gerbstoff auch in der untern Epidermis zu finden, hier aber gepaart mit einer geringen Menge von Stärke. Mit dem Wachstum der Korollen verschwand er, und zwar unter gleichzeitiger Zunahme der Stärke in der Subepidermis. Andererseits blieb in der oberen Epidermis der Gerbstoff bis zum Schluss, ohne hier Stärke an seine Stelle treten zu lassen. Die Reaktion wurde mit wässriger konzentrierter Eisenchlorid-Lösung ausgeführt, in der die Schnitte längere Zeit liegen blieben. Auch bei *R. Lingua* kann ich dasselbe Verhältnis erweisen. Eine allgemeine Gültigkeit kommt ihm allerdings nicht zu, da bei Untersuchungen, die zu anderer Zeit ausgeführt wurden, die Gerbstoffreaktion zeitweilig ganz ausblieb.

c. Mesophyll und untere Epidermis. - Die bereits oben gemachten Angaben genügen zur Beschreibung der Inhaltsstoffe dieser Zellschichten. Es bleibt zu erwähnen übrig, dass die Zellen der unteren Epidermis sowohl Plasmolyse wie Kernfärbung zeigen, mithin lebendes Gewebe darstellen.

III. DIE STÄRKE DER SUBEPIDERMIS.

I. NORMALES VERHALTEN.

Wie ich oben schon erwähnte, fällt die in der Subepidermis aufgespeicherte Stärke im normalen Blüh-Prozess mit den welkenden Blütenblättern ab und sie ist es, die den Petalen beim Schwinden des Farbstoffes in der oberen Epidermis ihr weisses Aussehen verleiht. Die Produktion einer so grossen Stärkemenge im Verein mit dem Nicht-Verbrauchtwerden dürfte wohl einzig dastehen. Es erscheint ökologisch rätselhaft, warum die Pflanze den in verschwenderischer Fülle geschaffenen Stoff zwecklos vergeudet. Diese Tatsache, die sich mir aus zahlreichen Prüfungen im Freien abgefallener Blütenblätter einwandfrei ergeben hat, war bisher in der Literatur nicht umschränkt zugegeben worden. So spricht sich ARTHUR MEYER (16) dahin aus, dass die Stärke beim Absterben der Blätter nicht völlig gelöst werde, offenbar unter dem Vorurteil, dass sie an sich gelöst werden müsste, denn auch er hatte tatsächlich gefunden, dass die Blaufärbung mit Chloral-Jod auch bei abgewelkten Blättern stattfindet. Natürlich lässt sich durch makroskopische Färbungsmethoden schwer entscheiden, ob tatsächlich ein Abbau der Stärke eintritt oder nicht. Bei mikroskopischer Untersuchung der Querschnitte kann darüber kein Zweifel sein. Stets sind die Zellen der subepidermalen Schicht welker Blätter in gleicher Masse von Stärkekörnchen erfüllt, wie die frischen Korollen. HILLER scheint diese auffallende Tatsache ganz übersehen zu haben, denn er sagt wörtlich (p. 441): "Sollte man aber bei abgefallenen Blättern noch manchmal Amylum-Körner finden, wie z.B. bei *Ranunculus repens* ...". - BUSSE (6) führt als Beweis für den Verbrauch der Stärke die "Auszehrung" am Rande, mit dem der Glanzteil an das basale Feld grenzt, an, die beim Vergleich der Blätter in verschiedenen Entwicklungsstadien deutlich zu erkennen wäre. Mit andern Worten hat er die Ausdehnung der stärkefreien Basis beobachtet, was nach meiner Ansicht allein durch das Wachstum des Blattes bedingt ist, aber nicht als Beleg für ein teilweises Auswandern der Stärke angeführt werden kann. HOLLSTEIN (13) und MOEBIUS sprechen dagegen direkt von einem Nicht-Verbrauch der Stärke und dass sie im Stoffwechsel der Pflanze nicht verwendet wird.

Diese auffallende Resistenz der Stärke legt die Frage nahe, wodurch ihr Ausschalten aus dem Stoffwechsel hervorgerufen wird und unter welchen Bedingungen doch vielleicht ein Abbau stattfinden könnte.

II. VERSUCHE, DIE STÄRKE ABZUBAUEN.

a. Durch Verwundung.

Die im Pflanzenreich weit verbreitete Stärkescheide stellt insofern einen ähnlichen Fall dar, als auch in ihr Stärke vorkommt, die nur sehr schwer angegriffen wird, sodass die Meinungen hin und her gingen, ob sie tatsächlich ein Reservematerial darstellt, USSLEPP (29) konnte nun nachweisen, dass sie in Fällen dringender Gefahr Verwendung findet, nämlich bei drohender Zerstörung der Gefässbündel, Verwundung des Stengels durch Stich und Schnitt, ferner Knicken des Stengels und die durch Hagelschlag hervorgerufenen Erscheinungen lieferten ihm überzeugende Bilder für die Anschauung, dass man es hier mit Reservematerial zu tun hat. Es lag die Möglichkeit vor, dass es sich bei *Ranunculus* um ähnliche Verhältnisse handle und dass bei Verletzungen ebenfalls ein Stärke-Abbau eintritt. Blütenblätter, die an der Pflanze belassen waren, wurden, um ein Eintrocknen des Gewebes zu verhindern, an den Wunden (Schnitte, Stiche) mit Fett eingerieben. Nach 2 - 3 Tagen wurde makroskopisch und mikroskopisch untersucht. Das makrosko-

pische Bild, das man durch Ausziehen des Farbstoffes mit heissem Alkohol und Behandlung mit Jod-Jodkalium erhielt, war folgendes: Die Stärkepartie des Blattes färbt sich gleichmässig blau, nur an den Verwundungsstellen bleibt manchmal ein kaum erkennbarer, schmaler, weisser Saum übrig. Dieser reicht aber nur so weit, wie die Zellen verletzt sind. Der Befund wird durch die mikroskopische Ansicht auf Querschnitten bestätigt. In den angrenzenden Partien war die Stärke vollkommen erhalten. Meine Versuche wurden mit *R. bulbosus* und *R. Lingua* ausgeführt und lieferten übereinstimmende Resultate. Auch die Verletzungen, die durch Insektenfrass hervorgerufen werden, zeigen ähnliche Bilder. Es liegen also für die Subepidermis der *Ranunculus*-Blüte ganz andere Verhältnisse als für die Stärkescheide vor.

b. Durch Lichtabschluss.

Zu erwägen war, ob vielleicht der Stärke-Abbau abhängig von der Belichtung sei. Zu diesem Zwecke wurden am Standort im Garten an der Pflanze Blüten von *R. Lingua*, deren Stengel an Stäben hochgebunden waren, Papiertüten übergestülpt, die unterhalb der Blüten fest verschlossen waren, sodass ein Licht-Zutritt unmöglich wurde. Blüten, die vor der Anthese standen, blühten auf und hatten ebenso wie die bei Beginn des Versuches bereits aufgeblühten Korollen ihre normale Stärkemenge. Hier war den Laubblättern die Möglichkeit gelassen, weiter zu assimilieren und der Blüte ungehindert Kohlenhydrate zuzuführen. Um dies zu verhindern musste also die ganze Pflanze verdunkelt werden. Bei den folgenden Versuchen, die an *R. bulbosus* angestellt wurden (*R. Lingua* eignet sich wegen seiner Grösse und seines sumpfigen Standortes nicht zu Total-Verdunkelungen) wurden Zink-Zylinder über die Pflanzen gestellt und in die Erde eingegraben. Nach einigen Tagen, nachdem die Laubblätter längst ihre Stärke verloren hatten, wurden die Blüten, die bei Beginn dieser Versuche ebenfalls kurz vor der Anthese standen und auch im Dunkeln aufgeblüht waren, auf Stärke untersucht. Es stellte sich heraus, dass keine Ableitung stattgefunden hatte, also unter Verhältnissen, wo die Gesamtpflanze Kohlenstoff-Hunger leidet. Junge Knospen entwickelten sich im Dunkeln nicht weiter, sondern starben ab.

Noch war eine dritte Versuchs-Anordnung möglich: Licht-Abschluss der gesamten Pflanze bei gleichzeitiger Belichtung der Blütenknospe. In den Deckel eines mit schwarzem Papier überzogenen Pappkartons wurde eine schwarze Iris-Blende eingefügt, die ganze Pflanze mit dem Karton überdeckt und zwar so, dass durch das Loch der Blende ein Blütenstiel mit Knospe kurz herausragte, die Blende selber den Stengel dicht umfasste. Es konnten bei dieser Anordnung, falls das Entfalten der Blüte lediglich vom Licht abhängig sein sollte, auch sehr junge Knospen verwendet werden, deren Subepidermis noch keine Stärke führt; wobei andererseits die Blüte unter Nahrungsmangel gesetzt ist, da notwendigerweise der Zustrom von unten fehlt. Der Erfolg war, dass solche jungen Knospen geschlossen blieben. Sie hatten sich nach 14 Tagen nicht im geringsten weiter entwickelt, während gleichaltrige Blüten an anderen Pflanzen längst aufgeblüht waren. Die Laubblätter hatten ihre Stärke verloren, die ganze Pflanze machte einen chlorotischen Eindruck. Das Ergebnis ist also ohne Belang, bietet ebenso nichts Bündiges für die Frage nach dem Ursprung der Stärke im Blütenblatt, da unter den geschaffenen Bedingungen eine Ableitung etwa in der Blüte gebildeter, mobiler Kohlenhydrate (Zucker) nach unten stattgefunden haben könnte.

c. Durch Zufuhr von Salzen.

Es ist wohl zuerst BOKORNY (4) gewesen, der beobachtete, dass *Spirogyra*-Arten im nährsalzfreien Wasser sich sehr langsam entzählen, dagegen bei Gegenwart von Nährsalzen schneller Stärke-Abbau vonstatten geht. Die Überlegung, dass möglicherweise die Blütenblätter unter normalen Umständen einen Mangel an Nährsalzen erleiden konnten, führte mich dazu, angeschnittene Blütenblätter auf KNOPSche Nährlösung zu legen und sie 4 Tage darauf zu belassen. Zum Vergleich wurden an-

dere, ebenso behandelte Korollen auf Diastase-Lösung und destill. Wasser gelöst. Die Jod-Reaktion liess nur bei den Blättern auf Diastase-Lösung einen feinen weissen Saum, um die Schnittstellen erkennen, während die Blätter auf den andern beiden Lösungen gleiche Färbung in allen ihren Teilen aufwiesen. Der weisse Saum zeigt bei mikroskopischer Betrachtung einen Stärke-Abbau in den verletzten Zellen. Die Frage, Abhängigkeit von Stärke-Abbau und Zufuhr von Nährsalzen wird in einem späteren Kapitel weiter besprochen werden.

Die Bemühungen, die Stärke der Subepidermis in intakten Zellen durch künstliche Eingriffe zur Auflösung zu bringen, waren also überall gescheitert.

III. TRANSPIRATIONSTROM UND STÄRKEVERBRAUCH.

(Weitere Versuche, die Stärke abzubauen.)

a. Allgemeines.

Die Blüten von *Ranunculus* transpirieren den Laubblättern gegenüber sehr wenig. Demgemäss wird der Wasserstrom vorwiegend in die Laubblätter geleitet, nur eine Abzweigung mit geringem Strom versorgt die Blütenblätter. Diese Vorstellung gewinnt man aufgrund der Versuche WIESNERS (30). WIESNER fand, dass bei der Mehrzahl der Pflanzen das Laub stärker als die Blüte transpiriert. Das Laub welkt gewöhnlich früher als die Blüte. Wenn die Blütenblätter überhaupt Spaltöffnungen besitzen, sind sie in bedeutend geringerer Anzahl vorhanden. Damit hängt es zusammen, dass an abgeschnittenen belaubten Sprossen befindliche Blüten schneller als abgeschnittene isolierte Blüten welken. In diesem Falle entziehen die Laubblätter der Blüte Wasser; es kommt ein absteigender Wasserstrom zustande.

Dass die Verhältnisse bei *Ranunculus acer*, *R. Lingua* u.s.w. ebenso zutreffen, lässt sich mit Hilfe solcher Welkversuche leicht dartun. Vergleicht man bei dieser Gelegenheit die Welkgeschwindigkeit der Blüten anderer Pflanzen (ich prüfte *Dahlia variabilis*, *Silphium scaberrimum*, *Godetia rubicunda*, *Calendula officinalis*, *Althaea rosea*), so stellt sich noch als Besonderheit heraus, dass die Welke-Resistenz bei den uns interessierenden *Ranunculus*-Arten auffällig gross ist. *Ranunculus Lingua* z.B. welkt den geprüften, soeben genannten Pflanzen gegenüber am langsamsten. Nur *Calendula officinalis* kommt ihm darin gleich.

Nun entspricht es durchaus unserer allgemeinen Vorstellung, anzunehmen, dass die Schnelligkeit der Wasser-Durchströmung ein Mass für die Versorgung mit Nährsalzen bzw. mit Salzen überhaupt ist. Das heisst für die Blüte von *Ranunculus* sie wird relativ wenig mit Salzen versehen, da mit dem Transpirations-Strom weitaus die Hauptmenge in die Blätter geführt wird. Hier dürften nun Überlegungen angebracht sein, die sich auf die Stärke und den Nicht-Verbrauch in den Blütenblättern von *Ranunculus* beziehen.

Wir wissen zwar nichts über die Wirksamkeit der Salze auf die Mobilisierung der Stärke, aber dass Salze einen Einfluss auf den Abbau der Stärke haben, ist gewiss. Schon einmal ist in dieser Arbeit auf die Beobachtung BOKORNYS an *Spirogyra*-Fäden hingewiesen worden. Neuerdings konnten im hiesigen Institut durch Dr. H. FREUND (in einer demnächst erscheinenden Arbeit) dieselben Verhältnisse bei *Oedogonium* erwiesen werden. Salzgemische von der Art der KNOPschen Nährlösung bringen Stärke-Anhäufungen, die in destill. Wasser bestehen bleiben, schnell zum Verschwinden. Auch GÜNTHER SCHMID (27) ging von der Vorstellung aus, dass Salze (= Nährsalze) Stärke mobilisieren, als er den schleunigen Verbrauch der angesammelten Stärke in den Blättern der Insektivoren bei Zufuhr von Insekten-Nahrung zu erklären versuchte. Andererseits konnte RUSCHMANN (24, p. 35, 36) mit einer Nährsalzlösung auf den Blättern von *Drosera* und *Pinguicula* tatsächlich dieselbe Wirkung erzielen.

Wäre es möglich, dass die auffällige Stärke-Ansammlung in der Subepidermis der Blütenblätter von *Ranunculus* nur dadurch zustande kommt und erhalten bleibt, dass die Blüten während der Anthese einen nicht hinreichenden Zustrom an Salzen erhalten? Diese Frage ist nur scheinbar durch den Versuch des vorigen Abschnittes erledigt, Entstärkung abgeschnittener Blütenblätter auf KNOPscher Nährlösung her-

beizuführen. Denn die Korollen zeigten nicht nur eine Überproduktion an Stärke, sondern eine solche an Kohlenhydrate überhaupt, wie mir die Bestimmungen des Zuckergehaltes gezeigt haben, wovon in Abschnitt IV. die Rede sein wird. Nun wäre gut möglich, dass Salze ebenfalls einen Einfluss - gleichviel in welcher Weise - auf die Zuckermenge eines pflanzlichen Organs haben. Dann wäre das Übergewicht der Kohlenhydrate noch mehr zu Ungunsten der Salze verschoben.

b. Versuche.

Aufgabe eines Experimentes musste also sein, die Zufuhr der Kohlenhydrate bereits von einem jungen Knospen-Zustand zu unterbinden, unter gleichzeitiger Förderung des Transpirationsstromes, dessen Salz-Konzentration höher als normal zu wählen ist.

Zu diesem Zweck wurden junge Knospen von *Ranunculus acer* mit nur 3 mm langem Stiel abgeschnitten und mit dem Stiel in KNOPSche Nährlösung gesteckt. Die Knospen setzte ich alsdann 4 bzw. 8 Tage (vergl. Versuchsberichte unten) am Südfenster dem Sonnenlichte aus, eine andere Serie im Dunkelzimmer der ununterbrochenen Bestrahlung durch eine 50-kerzige Glühlampe aus 15 cm Entfernung, in beiden Fällen um ein möglichst normales Aufblühen der Knospen zu erzielen. Vergleichsweise wurden Knospen in anderen Stadien und soeben aufgeblühte Blüten, ferner unter denselben Bedingungen gleich alte Knospen und Blüten in 10% Traubenzucker-Lösung gehalten und andere in dest. Wasser und KNOPScher Nährlösung + 10% Traubenzucker.

Zur Technik der Versuche ist noch zu bemerken, dass die Knospen in Glasschalen auf einer verhältnismässig grossen Flüssigkeitsmenge (600 ccm) mittels dünner Paraffin-Platten schwimmend gehalten wurden¹⁾. Die Paraffin-Platten waren zweckentsprechend mit einer grösseren Anzahl von Öffnungen zur Aufnahme der Blütenstiele durchlocht. Um Bakterien und Pilze möglichst fern zu halten, wurden vorher Platten und Glasschalen mit Alkohol und die Lösungen durch Kochen sterilisiert. Bei dem Auflegen der Paraffinplatten auf die Lösungen durfte keine Flüssigkeit auf der Oberfläche erscheinen. Ferner wurde die im Laufe der Tage durch Streckungswachstum sich vergrössernde Länge der Knospenstiele durch Abschneiden korrigiert.

Versuchsbericht.

Beginn des Versuches: 18. Juni 1923. Jede Glasschale führt folgende Blütenstadien von *Ranunculus acer*: A. 10 Knospen, deren Kelchblätter die grünlichen Korollen fest umschliessen. Länge der Korollen 4 mm. - B. 10 Knospen, deren gelbe Korolle zweimal so lang wie die Kelchblätter sind (stehen kurz vor dem Aufblühen). Länge der Korollen 8 - 9 mm. - C. 10 aufgeblühte Blüten.

1. Serie im Sonnenlicht. - K N O P s c h e N ä h r l ö s u n g:

A. Alle Knospen haben sich im Lauf von 8 Tagen weiter entwickelt, nur eine ist mit kleiner Blüte aufgeblüht. Diese Blüte hat grünlichgelbe, glänzende Korollen. Die Zellen der oberen Epidermis sind höher als normal und erreichen teilweise die Höhe der Subepidermis. Sie befinden sich hinsichtlich der Grösse im Stadium von 4 mm langen Blütenblättern meines früheren Befandes. Der Inhalt ist ölig desorganisiert. Die Subepidermis, die ebenfalls kleiner als normal ist, zeigt den typischen Stärke-Gehalt.

B. Alle Knospen sind aufgeblüht, in normaler Grösse mit glänzenden Korollen. Die Subepidermis führt Stärke wie gewöhnlich.

C. Die Blüten sind nach 4 Tagen noch frisch, nach weiteren 2 Tagen sämtlich verwelkt. Die Korollen führen Stärke wie sonst.

T r a u b e n z u c k e r l ö s u n g (10%). -

A. Im Verlauf von 8 Tagen sind alle Knospen geschlossen geblieben.

1) Es ist dies eine Methode, wie sie Herr Dr. SCHMID bei der Wasserkultur kurz-wurzelliger Pflanzen benützt, und die ich ihm zu danken habe.

B. Nach 4 Tagen sind 9 Knospen aufgeblüht, davon sind 3 Blüten glanzlos. Nach weiteren 4 Tagen sind die glanzlosen Blüten glänzend geworden bis auf eine, welche noch grosse glanzlose Stellen aufweist. In den glanzlosen Korollen sind die Chromoplasten nicht desorganisiert. Die Subepidermis zeigt überall den normalen Stärkegehalt.

C. Die Blüten sind nach 4 Tagen, ebenso nach weiteren 4 Tagen, völlig frisch.

Destilliertes Wasser. - A. Alle Knospen haben sich weiter entwickelt, jedoch im Verlauf von 8 Tagen nur eine zur Blüte geöffnet. Diese zeigt in jeder Hinsicht die Eigenschaften der in KNOPScher Lösung unter A erschlossenen Blüte.

B. Nach 4 Tagen haben sich sämtliche 10 Blüten normal mit glänzenden Korollen geöffnet. Mikroskopischer Befund normal.

C. Die Blüten sind nach 4 Tagen sämtlich frisch, dagegen nach weiteren 2 Tagen verwelt. Mikroskopischer Befund wie unter B.

Traubenzucker (10%) + KNOPSche Nährlösung.

A. Im Verlauf von 8 Tagen ist nur eine Knospe aufgeblüht und zwar in derselben Weise wie unter A in KNOPScher Nährlösung.

B. Nach 4 Tagen sind 6 Knospen aufgeblüht, davon zeigen 3 Blüten glanzlose Stellen. Nach weiteren 4 Tagen ist überall Glanz vorhanden. Blüten normal.

C. Die Blüten sind nach 4 Tagen, ebenso nach weiteren 4 Tagen völlig frisch.

2. Serie bei dauernder Belichtung (Glühlicht). - Diese Versuche haben in bezug auf die Fragestellung gegen vorige keine Unterschiede ergeben. Im übrigen ist hervorzuheben, dass im dest. Wasser und in KNOPScher Nährlösung alle Knospen vom Anfangsstadium A zum Aufblühen (mit kleiner Blüte) gebracht werden konnten, ebenfalls ohne Unterschied hinsichtlich der subepidermalen Stärke. Es trifft ferner auch hier wieder die Beobachtung zu, dass in Traubenzuckerlösung und in KNOPScher Nährlösung mit Traubenzucker die Blüten eine grössere Lebensdauer zeigen als in KNOPScher Lösung allein oder in destilliertem Wasser.

c. Ergebnis.

Die Versuche zeigen deutlich, dass auch bei schlechter Kohlenstoff-Ernährung (= in destill. Wasser oder KNOPScher Nährlösung) die Knospen zur Blühentfaltung befähigt sind. Es entstehen alsdann Blüten von geringen Ausmassen. Aufnahme von Traubenzucker beeinflusst die Blühdauer günstig. In allen Fällen, wo Knospen aufblühen, ist die Subepidermis mit dem Stärke-Gehalt typisch.

Bei dem verhältnismässig lebhaften Transpirations-Strom, der bei der starken Belichtung und Erwärmung künstlich erzeugt wird, wird bei Ausschaltung zugeleiteter Zuckergaben und andererseits reicher Zufuhr von KNOPScher Nährlösung ein Abbau der Stärke-Ansammlung in fertigen Blüten in keiner Weise eingeleitet. Mag hier der eigene Zuckergehalt im Blütenblatt oder in anderen Blütenteilen so hoch gewesen sein, dass bei der Veratmung oder sonstigem Verbrauch der Kohlenhydrate die Stärke noch nicht ergriffen werden konnte, so kann dies nicht in die Wagschale fallen bei der Beurteilung von Blüten, die während der Versuchstage aus Knospen, beispielsweise mit 4 bis 5 mm langen Korollen, entstanden sind. Die Zuleitung von Salzen konnte in keiner Weise weder die Bildung noch die Ansammlung der subepidermalen Stärke verhindern. Hier liegt zweifellos ein ganz anderer Fall als bei grünen Zellen (*Algen*, *Drosera*, *Pinguicula*) vor, die bei Gegenwart von KNOPScher Nährlösung Stärkeanhäufung nicht zulassen bzw. diese abbauen. Man gewinnt den Eindruck, als ob der Stärkebildung in den Korollen (Subepidermis) bei *Ranunculus* ein ganz anderer Mechanismus bzw. Chemismus zugrunde liegt, der es bedingt, dass notwendig Stärke entstehen muss, und zwar Stärke, die nicht wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird.

Was die Epidermis der Korollen betrifft, so ist in den Versuchen gelungen, geöffnete Blüten mit intakten Chromoplasten, deren Subepidermis zugleich normaler Weise Stärke führt, zu erzielen. Solche Blütenblätter glänzen nicht. Sie entstehen bei reicher Zufuhr von Traubenzucker.

IV. ZUCKERGEHALT DER BLÜTENBLÄTTER.

Die Blütenblätter der gelben *Ranunculus*-Blüten haben einen hohen Gehalt an reduzierendem Zucker. Diese überraschende Tatsache stellte sich schon nach den ersten Vorprüfungen deutlich heraus. Eine genaue quantitative Feststellung erschien mir wünschenswert, denn es war mir bewusst, dass damit zum ersten mal eine solche Bestimmung für Blütenblätter überhaupt durchgeführt würde. Andererseits war sie zur Beurteilung des Kohlenhydrat-Stoffwechsels für den besonderen Fall der *Ranunculus*-Korolle durchaus notwendig. Leider konnten zum Vergleich andere Blüten gar nicht herangezogen werden, da in der zur Verfügung stehenden Zeit alle Bemühungen auf den Gewinn hinreichender Quantitäten *Ranunculus*-Blütenblätter und deren zeitraubende Verarbeitung gerichtet sein mussten. Andererseits erlaubte die kurze Blütezeit des *Ranunculus Ficaria*, *acer* und *R. bulbosus*, die untersucht wurden, nicht eine Nachprüfung der einzelnen Ergebnisse. *Ranunculus Lingua*, dessen grössere Blüten sehr dienlich gewesen wären, stand nur in kleiner Menge zu Gebot.

Zur Methodik der Zuckerbestimmungen ist folgendes zu sagen:

I. METHODIK.

Die quantitative Bestimmung des direkt reduzierenden Zuckers geschah nach d. BANGSchen Titrationsmethode, wie sie ABDERHALDEN (1, p. 170) anführt. Ihr Prinzip beruht im wesentlichen darauf, dass Kupferoxydul sich bei Gegenwart von Rhodan als Kupferrhodanir ausscheidet, wenn die Lösung keine fixen Alkalien, sondern Carbonate führt. Es werden für die Titration zwei Lösungen benötigt, von denen die eine Kupfersulfat, Kaliumcarbonat, Kaliumbicarbonat und Rhodankalium, die andere Hydroxylaminum sulfuricum und Rhodankalium, zu bestimmten Gewichtsverhältnissen in destilliertem Wasser gelöst, enthält. Verwendet man soviel Zuckerlösung zur Reduktion des Kupferoxyduls in der ersten Lösung, dass die Flüssigkeit blau bleibt, und titriert den Überschuss mit der Hydroxylamin-Sulfatlösung, so zeigt sich das Ende der Reaktion in der Entfärbung der blauen Lösung. Die Reduktion durch Hydroxylamin ist durch folgende Gleichung gegeben: $4 \text{ CuO} + 2 \text{ NH}_3\text{O} = 2 \text{ Cu}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + 3 \text{ H}_2\text{O}$.

Ausführung. - 10 ccm der Zuckerlösung mit 50 ccm der Kupferlösung werden in einem ERIENMEYERKolben von 200 ccm Inhalt 3 Minuten gekocht, dann unter fließendem Wasser rasch abgekühlt und Hydroxylaminlösung bis zur vollkommenen Entfärbung der Kupferlösung zugesetzt. Aus einer Tabelle bei ABDERHALDEN (1, p. 171) ist die einem bestimmten Volumen Hydroxylaminlösung entsprechende Zuckermenge in mg abzulesen, die in 10 ccm der Zuckerlösung enthalten ist.

Der Gang der Vorbereitung und der Bestimmung selbst war so: Nachdem die Blütenblätter geerntet und die Nektarien entfernt waren, wurden je 5 g des Frischgewichtes der Blätter in einer Glasschale von 7,5 cm Durchmesser und 3,5 cm Höhe auf Fliesspapier gelegt und mit Äther übergossen, um durch eine sofortige Fixierung einen Umbau der Kohlenhydrate zu verhindern. Diese Schalen wurden dann für 24 Stunden in den Thermostat gesetzt, dessen Temperatur auf 40° gehalten wurde. Nach dieser Zeit hatten die Blätter eine so grosse Trockenheit erreicht, dass sie sich bequem zerreiben liessen. Vor der Zerpulverung jedoch wurde das Trockengewicht bestimmt.

In der Folge habe ich die Art der Blätterbehandlung und die Berechnungsweise der Bestimmung, wie sie HORN (14) angibt, zur Anwendung gebracht. Ich möchte mich nicht mit einem Hinweis auf ihre Arbeit begnügen, sondern will den Gang der Untersuchung, besonders auch was die Berechnung der Resultate betrifft, nochmals darlegen. - Die zerpulverte Blütenblatt-Masse wurde 5 Minuten lang mit 80 ccm aq. dest. gekocht und der erhaltene Extrakt abgegossen. Nach abermaliger Extraktion in gleicher Weise mit aq. dest. wurden die Flüssigkeiten zusammengegossen. Ein nochmaliges Kochen, das vielleicht in noch gründlicherer Weise sämtlichen Zucker ausgezogen hätte, konnte indes nicht stattfinden, da ich fürchten musste, dass der Extrakt

eine zu geringe Konzentration erhielt, deren sichere Bestimmung nicht mehr möglich gewesen wäre. Andernfalls hätte ich das Frischgewicht der Blütenmenge bedeutend erhöhen müssen, was ebenfalls Schwierigkeiten bereitet hätte. Da die Bestimmungen alle in gleicher Weise ausgeführt wurden, so wird man sich mit den relativen Werten begnügen können. Der Auszug wurde mittels Bleiessig von Glycosiden, Gerbstoffen etc. befreit. Nachdem von dem gelben Niederschlag, der sich gebildet hatte, abfiltriert war, wurde das noch anwesende Blei mit dreifach normaler Na_2SO_4 -Lösung als weisses PbSO_4 niedergeschlagen und abermals filtriert. In dem so gereinigten Extrakt wurden in oben angegebener Weise die Zucker bestimmt.

Die Umrechnung der für den gereinigten Extrakt erhaltenen Werte auf die des ungereinigten wird von HORN (14) in folgender Weise vorgenommen:

In A ccm des gewonnenen Extraktes x mg Zucker

Zusatz von b ccm Bleiessig: Flüssigkeitsmenge A + b = B ccm Zucker x mg.

Filtrieren: Verlust von c ccm Flüssigkeitsmenge B - c = C ccm

Zuckerverlust: $x \cdot (c:B)$; Zucker: $x - x \cdot (c:B) = x \cdot (C:B)$.

Zusatz von d ccm Na_2SO_4 : Flüssigkeitsmenge: C + d = D ccm Zucker: $x \cdot (C:D)$

Filtrieren: Verlust von e ccm, Flüssigkeitsmenge: D - e = E ccm

Zuckerverlust: $(x \cdot C_e) : (B \cdot D)$; Zucker: $x \cdot (CD - C_e) : BD = x \cdot (CE : BD)$

Der Zuckergehalt in E ccm des behandelten Extraktes wird quantitativ bestimmt = G.

$G = x \cdot (CE : BD)$; $x = C \cdot (BD : CE) : (BD : CE) = R$; $x = RG$ mg.

Die für erhaltenen Resultate brauchen also nur mit R multipliziert zu werden, um die im ursprünglichen Auszug enthaltene Zuckermenge zu bestimmen. Die gefundenen Werte wurden auf das Trockengewicht umgerechnet. Die Lösungen wurden in so grosser Quantität hergestellt, dass ein Erneuern derselben nicht notwendig war¹⁾.

II. ZUCKERBESTIMMUNGEN.

Die genauen Bestimmungen bestätigten die Vorprüfung. In den Blütenblättern ist ein sehr hoher Gehalt an reduzierendem Zucker vorhanden. Für *Ranunculus Ficaria* ergeben sich einmal (30. IV.) = 30,06%, ein anderes mal (5. V.) = 26,58% Zucker, bezogen auf das Trockengewicht der Blütenblätter.

Derartige Zahlen sind uns von Laubblättern unbekannt. Ich führe als Vergleichsbeispiele an, dass MÜLLER-THURGAU (20, p. 496) für Laubblätter vom Tabak Werte fand, die nach Tageszeit und Alter der Blätter von 1,25 - 0,41% schwankten. GIRARD (8) berechnete für Rübenblätter den reduzierenden Zucker mit 3,12 - 2,66%. Nur für die Laubblätter von *Tropaeolum majus* finde ich einen verhältnismässig hohen Wert: 10,9 - 11,9% (HORN), der aber immer noch zu niedrig ist, um mit demjenigen für *Ranunculus*-Blüten in eine Reihe gestellt werden zu können.

Die Blütenblätter von *Ranunculus bulbosus* zeigen, in gleicher Weise berechnet, = 30,36; 32,12; 21,64 und 20,09% Zucker. Es liegen mir viel zu wenig Daten vor, um die Verschiedenheit dieser Prozentzahlen aufzuklären. Sicherlich wird d. Zuckergehalt der Blüte von dem Ernährungs-Zustand der Gesamtpflanze abhängen. In guten Assimilations-Perioden (sonniges Wetter) dürfte in den Blüten ein höherer Zuckergehalt zu erwarten sein, als in schlechten (Regenwetter). - In geringer Masse werden auch die Tageszeiten Schwankungen hervorrufen. Eine Bestimmung in dieser Richtung ergab am 25-26. V. für *Ranunculus bulbosus* folgende Zahlen:

9 h a.m. = 23,09%; 3 h p.m. = 25,4%; 1/22 h a.m. = 21,28% - Das Wetter war an beiden Tagen regnerisch.

Den Rohrzucker-Gehalt, der bei verschiedenen Bestimmungen von 2 - 3% schwankte, habe ich vernachlässigt.

Hier hätten nun auch quantitative Bestimmungen der Stärke einsetzen müssen. Leider reichte Material und Zeit dazu nicht aus. Ausserdem ergaben sich technische Schwierigkeiten. Die Stärke mittels Salzsäure in Zucker umzuwandeln

1) An dieser Stelle möchte ich der Chemischen Fabrik Buckau in Ammendorf bei Halle a.S. meinen ergebensten Dank für die liebenswürdige kostenlose Überlassung einer grösseren Menge Kaliumcarbonat aussprechen.

dürfte nicht angehen, da die Säure auch den Rohrzucker invertiert hätte und so das Bild falsch geworden wäre. Diastase kommt man andererseits nie so heranzuführen, dass in der breiigen Masse nicht noch ein beträchtlicher Teil Stärke übrig geblieben wäre.

III. VERATMUNG DES ZUCKERS.

Konnte in keinem Falle ein Verbrauch der Stärke nachgewiesen werden, so ist dies in bezug auf den Zucker anders. Ich konnte im Freien genügend abgefallene Blätter von *Ranunculus acris* sammeln, um damit eine quantitative Bestimmung durchzuführen. Der Gehalt an reduzierendem Zucker betrug 16,01%, bezogen auf das Trockengewicht. Am gleichen Tage an der Pflanze gesammelte Blütenblätter zeigten 22,56%. Es ist auffällig, dass die Verminderung des Zucker-Gehaltes niedrig ist - im vorliegenden Falle etwa 6% - und dass die hohe Quantität von 16,01% Zucker mit den abgeblühten Korollen abgestossen wird. Der Zucker ist Atzungsmaterial: Während sich die Zahlen für reduzierenden Zucker bei frisch eingesammelten Blütenblättern stets über 20% bewegten, beobachtete ich auffallend niedrige Werte, wenn ich Blütenblätter untersuchte, die einige Tage im feuchten Raum gewellt hatten. In einem bestimmten Fall wurde von zu gleicher Zeit gesammelten Blütenblättern in einer Schale A. ein Teil auf destill. Wasser; B. ein ebenso grosser Teil auf KNOPScher Nährlösung schwimmend drei Tage gehalten. Die Bestimmungen ergaben für A = 10,95%, für B = 11,22% Zucker.

In einem anderen Falle liess ich wiederum frisch geerntete Korollen 3 Tage auf destill. Wasser schwimmen, tötete jedoch von dem Material ein gleiches Quantum sofort mit Äther ab. In den Blättern, denen die Möglichkeit weiter zu atmen gegeben war, war der Zuckergehalt auf 12,36% gesunken; bei den sofort abgetöteten Korollen betrug er hingegen 22,11%.

Da durch Exosmose Zucker in das Wasser übergetreten war, musste der Gehalt desselben bestimmt werden. Auf das Trockengewicht umgerechnet ergab sich ein Wert von 2,44%, der zu der schon gefundenen Zahl addiert den wahren Prozentgehalt der zur Atmung gekommenen Blätter zeigte, nämlich 14,8%.

Das Vorkommen hoher Zuckermengen, die normalerweise offenbar nicht veratmet werden können, liess an sich verständlich erscheinen, warum der Stärke-Vorrat nicht verarbeitet wird, und das Problem des Nicht-Verbrauchtwerdens speziell der Stärke könnte damit gelöst sein. Tatsächlich aber liegen die Verhältnisse verwickelter, wie sich ergibt, wenn man Auftreten und Wirksamkeit des diastatischen Enzyms in den Blütenblättern studiert.

V. DAS DIASTATISCHE ENZYM.

I. NACHWEIS DER ENZYMS.

Die im Verlauf der bisherigen Untersuchungen gemachten Erfahrungen liessen zunächst zweifelhaft erscheinen, ob denn überhaupt in den Blütenblättern Diastase vorhanden sei. Im ausgewachsenen Mesophyll-Gewebe ist keine Stärke zu finden; ist diese durch Diastase aufgelöst worden, so ist es rätselhaft, warum gerade in der subepidermalen Schicht die Stärke nicht angegriffen wird. Es musste also vorerst auf Vorhandensein von Diastase überhaupt geprüft werden. Das geschah in der bekannten Weise, dass getrocknete Blütenblätter (etwa 10 g) zerpulvert und mit 20 ccm Wasser behandelt wurden. 10 ccm des filtrierten Extraktes wurden mit 2 ccm 1% Kleister aus Kartoffelstärke versetzt. Bei Beginn des Versuches zeigte der Kleister mit Jod-Jodkalium eine tiefe Blaufärbung, die aber nach 2 Tagen nicht mehr eintrat. Dagegen liess sich nach dieser Zeit direkt reduzierender Zucker mit FEHLINGscher Lösung nachweisen. *Ranunculus* besitzt also auch in den Blütenblättern Diastase. Um dem Einwand zu begegnen, dass diese Diastase vielleicht gar nicht im intakten Blütenblatt vorhanden gewesen sei, sondern erst der Prozedur des Trocknens seine Entstehung verdanke, tötete ich in andern Fällen das Blütenmaterial vorerst mit Äther ab. Der Erfolg war derselbe.

II. DIASTATISCHER ABBAU DER KOROLLEN-STÄRKE.

Nun lag die Möglichkeit vor, die subepidermal gehäufte Stärke möchte durch Diastase überhaupt nicht abgebaut werden. Dies wurde mit künstlicher Weizen-Diastase entschieden. Getrocknete und fein gepulverte Blütenblätter behandelte ich mit kochendem Wasser in kleiner Quantität, sodass ein dünner Stärkekleister entstehen musste. Einem Teil der so erhaltenen Flüssigkeit wurde Weizen-Diastase zugesetzt, ein anderer Teil wurde als Vergleichslösung zurückbehalten. Bei Beginn des Versuches zeigte der Extrakt, mit Jod-Jodkalium versetzt, Blaufärbung, die aber durch den gelben Blütenfarbstoff etwas beeinträchtigt wurde. Am nächsten Tage war in der Lösung (Stärke + Diastase) keine Stärke mehr nachzuweisen, vermittelst FEHLING'scher Lösung trat Zucker-Reaktion ein. In der Vergleichslösung war am nächsten Tage ebenfalls Zucker nachzuweisen - was nicht Wunder nimmt - aber in sichtlich geringerer Masse, während Jod-Jodkalium Entfärbung bewirkte. Auch diese Prüfung dürfte nicht völlig befriedigen. Es erhob sich die Frage, ob denn Stärke aus der Subepidermis durch autochthone Diastase verarbeitet werden kann, und darauf dürfte es allein ankommen.

Ich hatte bereits bei anderer Gelegenheit die Beobachtung gemacht, dass im Saft, der mit kaltem destill. Wasser aus dem Brei der Korollen gewonnen war, im Verlauf des Tages offensichtlich eine Vermehrung des Zuckers eintrat, doch war der Vorgang nicht immer eindeutig zu sehen. Andererseits war eine Probe auf Stärke mittels Jod wegen der gelben Farbe des Saftes nicht immer zufriedenstellend, umso weniger, als stets viel Stärke in den Zellen unberührt sich vorfand. Darum musste versucht werden, auf isolierte Stärkekörner der Subepidermis den Saft der *Ranunculus*-Korollen einwirken zu lassen. Das geschah in folgender Weise: Eine grosse Menge Blütenblätter wurde mit wenig Wasser zerquetscht und der so erhaltene Extrakt durch ein feines Lämpchen gegossen, um ihn von grösseren Blattresten zu befreien. Nach Filtration wurde eine 18 cm lange Glasröhre von 6 mm Durchmesser, die an ihrem unteren Ende lang ausgezogen und zugeschmolzen war, mit diesem Stärkesaft beschickt und eine Stunde senkrecht stehen gelassen. Die Glasspitze war alsdann erfüllt mit Stärkekörnern und Stärke-führenden Zell- und Geweberesten. Es konnte nun, nach genügender Ansammlung, das Spitzchen abgeknipst und die darin enthaltene unreine Stärke bis zu einem dicken Brei eingetrocknet werden. Auf 12 Objektträgern wurde diese Stärkemasse durch Aufstrich verteilt. Probefärbungen zeigten die typische Jod-Reaktion. In drei Serien, zu je 3 Objektträgern, wurden Tropfen folgender Flüssigkeit zugesetzt: entweder Blütensaft (verdünnt), Weizen-Diastase-Lösung oder destill. Wasser. Die Objektträger verblieben 24 Stunden in der feuchten Kammer. Die nun folgende Untersuchung gestaltete sich in der Weise, dass der Flüssigkeitstropfen über der Flamme vorsichtig eingedampft und nach genügender Abkühlung mit Chloral-Jod makro- und mikroskopisch geprüft wurde. Im destillierten Wasser war deutliche Stärke-Reaktion wahrzunehmen, dagegen blieb sie im Blütensaft und in der Weizen-Diastase-Lösung aus. Diese Versuche wurden zweimal mit demselben Erfolge wiederholt. Zum Vergleich waren einige Tropfen sofort eingedampft worden, wobei immer nach Zusatz von Chloral-Jod die Blaufärbung sich zeigte. Auch hier habe ich, weiterer Vorsicht halber, Versuche hinzugefügt, bei denen vor Bereitung des Blütensaftes die Blütenblätter mit Äther abgetötet worden waren, ohne andere Ergebnisse zu erzielen.

Autochthone Diastase der Blütenblätter von *Ranunculus* ist also inestende, deren Stärkekörner normal abzubauen.

Das vorige Kapitel hat uns einen auffällig hohen Gehalt an reduzierendem Zucker im Korollengewebe von *Ranunculus* vor Augen geführt. Dort sind die Zuckerwerte auf das Trockengewicht bezogen worden; auf das Frischgewicht umgerechnet, würden sich Zahlen von etwa 5,7% bis 3,9% reduzierenden Zuckers ergeben. Der normale Saft hat also ungefähr diese verhältnismässig hohe Zucker-Konzentration. Sollte nicht etwa im Blütenblatt die Unangreifbarkeit der Stärkeschicht ihren Grund darin haben, dass Stärke und Zucker im Gleichgewicht stehen, d.h. bei vorhandenem Konzentrationsgrad des reduzierenden Zuckers die Bildung von Zucker aus

Stärke unmöglich sein? Der bisher in den Versuchen von mir zur Lösung der Stärkekörner verwendete Blütensaft stellte tatsächlich etwa die vierfache Verdünnung des normalen dar. So musste der unverdünnte Saft also selber verwendet werden. Er wurde durch Zerquetschen der Blütenblätter in einem Leinenlappchen gewonnen und auf Objektträgern den Stärke-Ausstrichen zugefügt, die, wie oben, in feuchter Kammer zu verweilen hatten. Aber die Stärke war gar nicht anders wie sonst nach 24 Stunden in Zucker überführt worden.

III. LOKALISATION DER STÄRKE.

Das Ergebnis der vorhergehenden Untersuchungen, das kurz gesagt so lautet: Das Blütenblatt enthält wirksame Diastase, die aus irgend einem Grunde an die subepidermale Stärke nicht herantreten kann, führt dazu, nach einer lokalisierten Verteilung der Diastase im Korallengewebe zu suchen.

Bei der geringen Dicke eines Blütenblattes konnten Diastase-Nachweise, wie sie bei grösseren Objekten, z.B. der Kartoffel und dem Weizenkorn, durch Trennung und Einzel-Prüfung verschiedener Gewebe angebracht sind (vergl. PRUNET, 23; BROWN und MORRIS, 5; HABERLANDT, 11) nicht angewendet werden. Mit mikrochemischen Nachweisen ist es andererseits schlecht bestellt. SCHÖNBEIN hat gefunden, dass Diastase, Gujak und Wasserstoff-Superoxyd aufeinander einwirken. GRÜSS (10, II) begründet mit dieser Tatsache seine mikroskopische Diastase-Reaktion, indem er durch alkoholische Gujak-Lösung die im Zellsaft ahwesende Diastase füllt und mit Gujak durchtränkt, färbt er den Niederschlag durch das eindringende H_2O_2 blau. Die Färbung kommt dadurch zustande, dass das Enzym aus H_2O_2 Sauerstoff frei macht, der die Gujaksäure des Gujakharzes oxydiert. - Nachdem sich herausgestellt hatte, dass sich auch Oxydasen blau färben, schränkte GRÜSS (10, III und IV) in späteren Arbeiten seine Methode dahin ein, dass Diastase-Reaktion in dem Fall vorliege, wenn auf einem anderen Wege ihr Vorkommen unter entsprechenden Verhältnissen nachgewiesen ist. Im übrigen würden durch die Reaktion ausser Oxydasen sowohl Translokations- wie Sekretions-Diastase aufgezeigt. Da aber PAWLWSKI (29) zeigen konnte, dass auch Peptone, Gelatine und Eiweiss, sogar mineralische Salze die Blaufärbung mit der GRÜSSschen Reaktion annehmen können, herrscht hier also eine grosse Unsicherheit.

Trotzdem wandte ich das Verfahren an in dem Bewusstsein, dass die zu erwartende Blaufärbung wenig oder nichts inbezug auf das Vorkommen der Diastase besagt, andererseits aber das möglicherweise eintretende Nicht-Gefärbtwerden gewisser Gewebeteile die Diastase hier bestimmt ausschliesst.

Für die Untersuchungen werden eine frisch bereitete Lösung von Gujakharz in absol. Alkohol und eine Wasserstoff-Superoxyd-Lösung benötigt. Nachdem die Schnitte mit Alkohol entfärbt sind, werden sie für einige Minuten in die erste Flüssigkeit gelegt und nach kurzem Abspülen in die zweite Lösung übergeführt. Die Beurteilung der Färbung kann unter dem Mikroskop nur bei abgedrehtem Spiegel und auffallendem Licht geschehen, wobei bekanntlich das Gewebe weiss auf dunklem Grunde erscheint.

Der Erfolg ist nun durchaus überraschend. Blau färben sich die untere Epidermis, das Mesophyll und im geringen Grade die obere Epidermis. Dagegen bleibt die subepidermale Schicht vollkommen ohne Bläunung. Die Subepidermis ist also ohne H_2O_2 spaltende Enzyme und - wir können es als Gewissheit aussprechen - im besonderen auch ohne Diastase. Andererseits sind H_2O_2 spaltende Stoffe in den anderen Geweben vorhanden; wieviel davon auf die Diastase entfällt, bleibt unentschieden. Ebenso wenig kann darüber etwas ausgesagt werden, ob hier die Diastase überall oder lokalisiert vorkommt.

IV. ÜBER DIE DIFFUSION DER STÄRKE.

Diastatische Enzyme sind im Blütenblatt lokalisiert. Ich konnte zeigen, dass sie in den Zellen der Subepidermis nicht gebildet werden. Warum aber tritt die im übrigen Gewebe vorhandene und an sich normal wirksame Diastase nicht in die Sub-

epidermis ein? Hierauf dürften zwei Antworten möglich sein: Entweder es ist die Peripherie nur der subepidermalen Zellen für Diastase undurchlässig, oder es ist andererseits überhaupt jede Zellwand des Blütenblattes undurchlässig, d.h. wo Diastase wirken soll, muss sie lokal intrazellulär entstehen.

Für die erste Möglichkeit liegen gar keine anatomischen Unterlagen vor. Ich konnte oben zeigen, dass die Membranen der Subepidermis genau so die Zellulose-Reaktion ergeben wie die übrigen Zellen des Blütenblattgewebes. Dennoch darf wohl nicht ohne weiteres in der zweiten Möglichkeit die Erklärung der eigentümlichen Verhältnisse gesehen werden.

Von dem Gesichtspunkt unserer speziellen Problemstellung aus erscheint es auffällig, dass auch in der vorliegenden Literatur über die Diffusion der Diastase keinerlei Einigkeit der Stimmen herrscht. Experimente in dieser Richtung wurden durchweg mit dem Gewebe von Samenkörnern angestellt.

Die ersten diesbezüglichen Untersuchungen liegen von VAN TIEGHEM (28) und BLOZISZEWSKI (3) vor. Letzterer hatte vom Endosperm befreite Roggen-Embryonen samt Schildchen in den aus ihrem Endosperm hergestellten Stärkebrei gelegt. BLOZISZEWSKI konnte alsdann Nahrungsaufnahme seitens der Embryonen feststellen. VAN TIEGHEM benützte in ähnlicher Weise die Endosperm-haltigen Samen von *Mirabilis Jalapa*. Aus den Tatsachen der Stärke-Auflösung und Nahrungsaufnahme glaubten beide Forscher berechtigt zu der Annahme zu sein, dass von den Keimlingen ein Stärke lösendes Ferment ausgeschieden würde. Diese Anschauung teilte auch SACHS (25) und die Wanderungsfähigkeit der Diastase durch Zellmembranen galt als eine sichergestellte Tatsache, bis KRABBE (15) die Ergebnisse der früheren Forscher aufs neue zu prüfen begann. Er trennte von etwa 4 - 5 Tagen in Keimung begriffenen Gerstensamen Scutellum, Endosperm, Spross und Würzelchen und prüfte sie getrennt auf ihren Diastase-Gehalt. Dabei stellte sich heraus, dass der Diastase-Gehalt des Endosperms den der übrigen Teile bedeutend überstieg. Eine Wanderung vom Orte niedriger Konzentration zu einem solchen höherer Konzentration ist nicht möglich. Die Wirksamkeit des Scutellums kann also nicht auf einer Sekretion von Diastase beruhen. Andere Versuche mit ungekeimten trockenen Weizenkörnern, welche ihrer Embryonen beraubt waren und in eine frisch bereitete wässrige Diastaselösung gelegt wurden, zeigten, dass trotz der starken osmotischen Saugung der Endospermzellen keine Diastase mit dem Wasser eindrang. Nirgends war eine Korrosion der Stärke zu bemerken, Diastase diffundiert mithin nicht durch die Membranen des Endosperms. Auf Grund dieser Ergebnisse stellte KRABBE den allgemeinen Satz auf, dass Diastase überhaupt nicht wandert, sondern direkt am Ort ihrer Wirksamkeit entsteht. Die Diastase-Bildung im Endosperm erfolge durch einen Reiz vonseiten des Keimlings. GRÜSS (10, III) spricht die Vermutung aus, dass es 2 Arten von Diastasen gibt, welche sich durch ihr Diffusionsvermögen voneinander unterscheiden. Der Sekretions-Diastase entspräche die schwer diffundierbare Diastaseart, die Translokations-Diastase wäre mit dem leichter diffundierenden Enzym zu identifizieren. Wenn man GREEN (9) wiederum behauptet, dass die Translokations-Diastase, welche die Überführung der Stärke von einer Zelle in die andere bezweckt stets innerhalb der Zellen bleibt, dagegen das sekretorische Diastase-Ferment von einem besonderen Drüsengewebe (Scutellum) gebildet wird und von diesem dahin abgeschieden wird, wo es imstande ist, Nährstoffe zu bereiten, so zeigt sich, wie die Meinungen auseinander gehen. Da die Sekretions-Diastase hauptsächlich zu dem Keimprozess in Beziehung steht, so könnte man annehmen, dass das in den Blütenblättern vorkommende Ferment Translokations-Diastase ist.

Ob Diastase durch die Zellwände der Subepidermis im Korollengewebe von *Ranunculus* zu diffundieren imstande ist, musste durch besondere Versuche entschieden werden. Diastaselösung musste so angebracht werden, dass sie an die vom Nachbar-gewebe befreite Zellwand der Subepidermis-Zelle unmittelbar herantritt. Nun ist weder möglich, die einzelnen Zellen noch die gesamte Zellschicht der Subepidermis zu isolieren. Doch lässt sich die Subepidermis freilegen durch Abziehen der oberen Epidermis: alsdann kann die Diastase-Flüssigkeit die oberen Zellwände unmittelbar berühren. Ebenso lässt sich die untere Epidermis abziehen. Die Diastase vermag in diesem Fall durch die grossen Interzellularen des Mesophylls bis zu den

Subepidermis-Zellen vorzudringen. Schliesslich ist durch Schneiden von schmalen Längs- bzw. Querstreifen aus dem Blütenblatt die Möglichkeit gegeben, in zwei Richtungen Membranen der Subepidermis, welche senkrecht zur Blatt-Oberfläche stehen, in Kontakt mit der Diastase zu setzen:

Ich benutzte käufliche Weizen-Diastase. Je 10 Blattstückchen wurden in etwa 20 ccm wässriger Lösung unter der Luftpumpe infiltriert und darin 3 Tage belassen. Nach dieser Zeit hätte die Stärke der Subepidermis aufgelöst sein müssen. Es zeigte sich aber tatsächlich dieser Stärke-Abbau nicht, weder bei der Betrachtung mit blossen Auge noch mikroskopisch. Nachdem mittels Alkohol entfärbt worden war und mit Jod-Jodkalium behandelt, trat stets die gleiche Blaufärbung wie in frischen Blütenblättern hervor.

Ebenso verliefen die Versuche mit Translokations-Diastase, die aus Keimpflanzen vom Weizen gewonnen war. Zwei Tage alte Keimlinge wurden abgeschnitten und daraus durch Zerreiben und Behandlung mit Wasser ein Auszug hergestellt: Nachdem dessen Wirkungsfähigkeit mit Stärkekleister erprobt war, wurden die Blattstücke mit diesem Extrakt infiltriert.

Doch musste statt der Lösung aus Weizendiastase ein frischer Blütensaft geprüft werden, der aus Blütenblättern von *Ranunculus* gepresst und um das Vierfache verdünnt war. Der Extrakt war imstande, einen 1%igen Kartoffelstärke-Kleister vollständig umzuwandeln. Das Ergebnis war das nämliche.

Stets zeigte nur das Bild der Längs- und Querstreifen schmale weisse Säume an den Schnittstellen, wenn das übrige durch Jod gebläut ist. Der farblose Rand reicht so weit, als die Zellen verletzt sind.

Zusammenfassend ist also zu sagen, dass weder Sekretions- noch Translokations-Diastase des Weizens, noch diastatisches Enzym des Blütenblatt-Gewebes von *Ranunculus* in die stärkehaltigen Zellen der Subepidermis einzudringen vermag. Da keinerlei Eigentümlichkeiten der Membran - sie besteht wie alle übrigen Membranen typisch aus Zellulose - dafür im besonderen verantwortlich gemacht werden können, gewinnt die oben vorangestellte Möglichkeit hohe Wahrscheinlichkeit: die Diastase kann nur dort wirken, wo sie örtlich in der Zelle entsteht. Ist dem aber so, so wären alle Membranen des Blütenblattes für Diastase als undurchlässig anzunehmen.

VI. ÜBER DEN GLANZ DER RANUNCULUS-BLÜTEN.

Das Blütenblatt der gelb blühenden *Ranunculus*-Arten zeigt eine merkwürdige Häufung an Kohlenhydraten und Fetten: Zucker im Mesophyllgewebe, Stärke in der subepidermalen Schicht, fettes Öl in der oberen Epidermis. Die Stärke-Häufung der Subepidermis hat im Mittelpunkt unserer Beobachtungen gestanden. Nach allem Gesagten bedarf es keiner Worte mehr, dass es sich bestimmt hier nicht um Reservestärke handelt. Die subepidermale Stärke scheint nichts anderes als ein zwangsläufig entstehendes Endprodukt besonderer Stoffwechsel-Prozesse zu sein. Bisher war uns ein solcher Fall für die Stärke nirgends bekannt.

Nun ist es auffällig, dass bei den gelb blühenden *Ranunculus*-Arten (wie besonders im anatomischen Teil dieser Arbeit dargelegt wurde) das Vorkhandensein einer stärkehaltigen Subepidermis stets gepaart ist mit dem Vorkommen einer Öl-Epidermis. Wo die Desorganisation der Chromoplasten der Epidermis fehlt, fehlt auch die Stärke-Anhäufung in der darunter gelegenen Subepidermis. Hier dürften ursächliche Beziehungen vorhanden sein. Da tatsächlich die obere Epidermis im normalen Lebensverlauf eines Blütenblattes abstirbt, und zwar in gleichem Masse wie die Chromoplasten desorganisieren, und dabei zugleich die Epidermiszellen flach werden, "zusammengedrückt" erscheinen, liegt die Vermutung nahe, es möchte vielleicht die Pressung von seiten der sich ausdehnenden, mit Stärke sich füllenden Subepidermis das Primäre sein. Diese Pressung bewirkt alsdann ein Zusammendrücken der Epidermis und damit ihren Tod. Leider wurde diese Annahme nicht weiter experimentell auf ihre Gültigkeit geprüft.

Das stets gepaarte Vorkommen von Öl-Epidermis und Stärke-Subepidermis lässt andererseits noch eine zweite Frage hervortreten, die Frage nach der Ursache des

Glanzes der gelben *Ranunculus*-Arten. Die Tatsache, dass in allen glänzenden Blütenblatt-Teilen die Stärkezellen typisch vorhanden, ebenso aber auch immer die darüber liegenden Epidermiszellen homogen mit gelbem Öl erfüllt sind, brachte in dies Problem einige Verwirrung, wie die vorliegende Literatur zeigt.

SCHIMPER (28) erblickte lediglich in der Stärkeschicht einen Licht-Reflektor. Die Stärke wirkt nach ihm als "Glanzstärke". Er sagt wörtlich (p. 117): "Die stärkehaltige, farbstofffreie Zellschicht ist es, welchen den Petala dieser Ranunkel (*R. Steveni*) und soweit meine Untersuchungen reichen, auch den übrigen Arten ihren Glanz und ihre Opazität verleihen". - MOEBIUS (17, I. p. 117) erklärt die Erscheinung in folgender Weise: "Die stärkeführende Schicht und die das durchsichtige Öl enthaltende Epidermis wirken zusammen wie ein Spiegel, indem letztere das Glas und erstere den Belag desselben repräsentieren". Eine oder die andere Auffassung dieser beiden Forscher dürfte bis heute in der Vorstellung der Botaniker unausgesprochen gegolten haben.

An ganz anderer Stelle hat sich der Physiker EXNER (7), als er sich mit den physikalischen Grundlagen der Blütenfarben beschäftigte, auch über den Glanz der *Ranunculus*-Blüten geäußert. Seine Bemerkungen scheinen in der Botanik bislang nicht genügend beachtet worden zu sein. "Ich habe mich überzeugt", schreibt EXNER (p. 225), "dass auch dieser Glanz von der äussersten Oberfläche stammt, denn er ist weiss und müsste gelb sein, wenn die Lichtstrahlen erst die gelben Pigmentzellen passiert hätten, ehe sie reflektiert wurden, umso mehr, als sie nach der Reflexion nochmals durch dieselben hindurchdringen müssten. Dass das gespiegelte Licht weiss ist, davon überzeugt man sich durch den Anblick leicht, besonders wenn man dabei den Umstand im Auge behält, dass die eben spiegelnde Stelle des Blütenblattes sowie die nicht spiegelnden auch gelbes Licht aus dem Innern ins Auge senden; und dass nicht das Tapetum die Ursache des Reflexes ist, erkennt man, indem man das Epithel abzieht. Das vom Tapetum befreite Lamellen spiegelt dann noch ebenso stark wie das Blatt". (Unter Tapetum versteht EXNER die Stärkeschicht der Subepidermis). Doch glaubt ja MOEBIUS (17 I. p. 117) bewiesen zu haben, dass die losgelöste Epidermis keinen Glanz mehr aussendet. Er zog nämlich die Oberhaut so ab, dass stellenweise noch die subepidermalen Zellen hängen blieben, und betrachtete sie unter dem Mikroskop bei auffallendem Licht. Er will alsdann beobachtet haben, dass nur diejenigen Stellen, wo beide Schichten vorhanden sind, glänzen, diejenigen Zellen aber, wo allein die Epidermis liegt, dunkel erscheinen. Diese Beobachtung muss indes auf einem Irrtum beruhen. Ich selber konnte einwandfrei feststellen, dass auch die von der Stärkeschicht befreite Epidermis in dem gleichen Masse glänzt wie die übrigen Teile.

Die isolierte Öl-Epidermis glänzt intensiv mit weissem Glanz, an diesem Befund ist nicht mehr zu zweifeln. Die isolierte Subepidermis aber glänzt nicht. Sie erscheint opak weiss, etwa wie weisses Schreibpapier, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man die Epidermis mit der Pinzette abzieht.

Wie verhält sich andererseits ein Blütenblatt, dessen Ölschicht (= Öl-Epidermis) fehlt, dessen Stärke-Anhäufung in der Subepidermis normal vorhanden ist? Ich konnte diesen Zustand experimentell erzielen, indem ich - worüber ich früher berichtete - Knospen unter reichlicher Gabe von Traubenzucker erblühen liess. Die Desorganisation der Chromoplasten zur homogenen öligen Masse wird hier um einige Tage verzögert, während die Subepidermis vom Beginn des Aufblühens ab mit Stärkekörnern erfüllt ist. Solche Blüten glänzen nicht, oder vielmehr, sie glänzen erst, wenn die Chromoplasten zerfallen sind.

Hiernach dürfte an der EXNERSchen Deutung des Glanz-Phänomens nicht mehr zu zweifeln sein, und wir haben uns folgendes Bild zu machen: Das auf die Blütenblätter fallende Licht wird zunächst zu einem kleinen Teil von der glatten Oberfläche (Kutikula) reflektiert. Dies erzeugt einen geringen Glanz, wie er auch dem "glanzlosen" basalen Felde und der Unterseite des Blütenblattes eigen ist. Der Hauptteil des Lichtes wird durch die durchsichtige Membran eingelassen und trifft auf die Oberfläche der die Epidermis erfüllenden Öls. An dieser glatten Oberfläche findet abermals eine Reflexion statt. Der bei weitem grösste Teil des weissen Lichtes wird hier weiss reflektiert. Dies ist der auffällig in Erscheinung tretende

Glanz des Blütenblattes. Der verbleibende Rest des Lichtes tritt in das gelbe Öl ein, wird an der Hinterwand der Epidermiszelle reflektiert oder wandert hinaus, um an der Stärkeschicht abermals reflektiert zu werden. Bei diesen Reflektionen ist zu beachten, dass parallel einfallende Strahlen, falls sie reflektiert werden, an den glatten Flächen der Epidermis-Membran und der Öl-Oberfläche parallel reflektiert werden, d.h. aber - für das Auge - nichts anderes, als Glanz hervorrufen, dass sie dagegen an der rauhen Oberfläche der Stärkepackung in der Subepidermis diffus reflektiert werden, hier also keinen Glanz erzeugen können. Lichtstrahlen, welche das gelbe Öl irgendwie passiert haben, müssen notwendigerweise gelb aussehen. Durch sie erscheint das Blütenblatt gelb gefärbt. Es handelt sich dabei vorzugsweise um diejenigen Strahlen, welche von der Stärkeschicht diffus zurückgeworfen werden. Die Stärkeschicht bildet also die Folie für alle gelben Strahlen. Mithin kann sich das Blütenblatt dem Auge nicht durchscheinend dartun, muss vielmehr opak aussehen.

VII. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die obere Epidermis der Blütenblätter gelbblütiger *Ranunculus*-Arten stirbt während der Anthese ab. Das Protoplasma lässt sich alsdann nicht mehr plasmolysieren; die Zellkerne zerfallen und die karotinhaltigen Chromoplasten desorganisieren. Zu gleicher Zeit bildet sich eine homogene Masse aus fettem Öl, in der das Karotin aus den Chromoplasten gelöst wird.
2. Für die Subepidermis der Oberseite ist eine dichte Anhäufung von kleinen Stärkekörnern typisch, welche bereits in der Knospe auftritt, während der Anthese unverändert verbleibt und ebenso nach dem Abblühen unverbraucht mit dem welken- den Blütenblatt abfällt.
3. Auf keine Weise liess sich experimentell die Bildung der Stärke verhindern, noch ein Verbrauch der gebildeten Stärke erzielen. Die Stärke ist mithin keine Reservestärke.
4. Die Blütenblätter führen diastatisches Ferment. Dieses ist so lokalisiert, dass es der Stärke führenden Subepidermis fehlt.
5. Isolierte Stärke der Subepidermis wird sowohl von Weizendiastase wie dem diastatischen Enzym des *Ranunculus*-Blütenblattes abgebaut. Es wird experimentell gezeigt, dass diese beiden Enzyme nicht imstande sind, in die Subepidermis einzutreten. Andererseits zeigen die Membranen der Subepidermis keinerlei Abweichungen physikalischer oder chemischer Natur von den übrigen Membranen des Blütenblattes.
6. Die Blütenblätter sind ausserordentlich reich an reduzierendem Zucker (etwa 5,7 - 3,9 % des Frischgewichtes, bzw. etwa 25 - 20 % des Trockengewichtes). Dieser Zucker wird zu einem verhältnismässig geringen Teil während der Blütezeit veratmet.
7. Die auffällige Stärke-Anhäufung des gelben *Ranunculus*-Blütenblattes wird als ein zwangsläufig entstehendes Endprodukt besonderer Stoffwechselprozesse angesehen.
8. Der Glanz der Korollen wird durch Reflektion des auffallenden Lichtes an der Oberfläche des Öls in den Epidermiszellen der Oberseite hervorgerufen. Die stärkehaltige Subepidermis ist an dieser Erscheinung nicht beteiligt: sie bewirkt das opake Aussehen des Blütenblattes.

Obige Untersuchungen wurden im Botanischen Institut zu Halle (Saale) ausgeführt. Dem Leiter desselben, Herrn Prof. Dr. KARSTEN, fühle ich mich für die Anregung und lebenswürdige Unterstützung zu grossem Dank verpflichtet. Auch Herrn Privatdozenten Dr. SCHMID möchte ich an dieser Stelle für seine Ratschläge und das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse herzlich danken.

LITERATUR.

- (1) ABDERHALDEN, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden II. Berlin - Wien 1910. - (2) BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation I, 1898. - (3) BLOZISZEWSKI, Physiologische Untersuchungen über die Keimung und weitere Entwicklung einiger Samentheile bedecktsamer Pflanzen, in Landw. Jahrb. V. 1876. - (4) BOKORNY, Ernährung grüner Pflanzen mit Formaldehyd, in Landw. Jahrb. XX, 1892. - (5) BROWN und MORRIS, Researches on the germination of some of the Gramineae, in Journ. Chem. Soc. London LVII, 1890. - (6) BUSSE, Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter. Diss. Kiel 1914. - (7) EXNER, Physikalische Grundlagen der Blütenfarben, in Sitzungsber. Akad. Wien CXIX, 1. Abt., 1910. - (8) GIRARD, Recherches sur la saccharogénie dans la betterave, in Compt. rend. LXXXVII, 1893. - (9) GREEN-WINNICH, Die Enzyme. Berlin 1911. - (10) GRÜSS, I. Über das Verhalten des diastatischen Ferments in der Keimpflanze, in Pringsh. Jahrb. XXVI, 1894. - II. Die Diastase im Pflanzenkörper, in Ber. D. bot. Ges. XIII, 1895. - III. Über Oxydasen und Guajak-Reaktion, in Ber. D. bot. G. XVI, 1898. - IV. Biologie und Kapillaranalyse der Enzyme, Berlin 1912. - (11) HABERLANDT, Die Kleberschicht des Gras-Endosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe, in Ber. D.-bot. Ges. VIII, 1890. - (12) HILLER, Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter, in Pringsh. Jahrb. XV, 1884. - (13) HOLLSTEIN, Das Schicksal der Anthoxanthinkörper in abblühenden Blumenkronen, in Bot. Ztg. XXXVI, 1876. - (14) HORN, Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt, in Mez, Archiv III, 1923. - (15) KRABBE, Untersuchungen über das Diastaseferment unter spezieller Berücksichtigung seiner Wirkung auf Stärkekörner innerhalb der Pflanze, in Pringsh. Jahrb. XXI, 1890. - (16) ARTHUR MEYER, Über Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen, in Bot. Ztg. XXXI, 1883. - (17) MOEBIUS, I. Über den Glanz gelber Ranunculusblüten, in Bot. Zentralbl. XXIII, 1886. - II. Beiträge zur Blütenbiologie und zur Kenntnis der Blütenfarbstoffe, in Ber. D. bot. Ges. XXX, 1912. - III. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Blüten, 44. Bericht d. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt 1913. - (18) MOLISCH, Mikrochemie der Pflanzen, Jena 1921. - (19) MÜLLER, L., Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter, in Nov. Act. Acad. Leop.-Carol. 1893. - (20) MÜLLER-THURGAU, Über das Verhalten von Stärke und Zucker in Tabakblättern, in Landw. Jahrb. XIV, 1885. - (21) PATSCHKOWSKY, Studien über Nachweis und Lokalisierung, Verbreitung und Bedeutung der Oxalsäure im Pflanzenorganismus, in Beih. bot. Zentralbl. XXXVII, 1. Abt., 1920. - (22) PAWLEWSKI, Über die Unsicherheit der Guajakreaktion auf wirksame Diastase, in Ber. D. Chem. Ges. XXX.2., 1897. - (23) PRUNET, Sur le mécanisme de la dissolution de l'amidon dans la plante, in Compt. rend. CXV, 1892. - (24) RUSCHMANN, Zur Ökologie von Pinguicula und Drosera, Diss. Jena 1914. - (25) SACHS, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie 2. ed. Leipzig 1887. - (26) SCHIMPER, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, in Pringsh. Jahrb. XVI, 1885. - (27) SCHMID, Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen, in Flora CXIV, 1912. - (28) VAN TIEGHEM, Recherches physiologiques sur la germination, in Ann. Sc. Nat. 5. ser. XVII, 1873. - (29) USSLEPP, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in oberirdischen Pflanzenteilen, Diss. Jena 1909. - (30) WIESNER, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen, in Sitzungsber. Akad. Wien LXXXVI, 1. Abt., 1882.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Koestlin Helmut

Artikel/Article: [Zur physiologischen Anatomie gelber Ranunculus -Blüten 325-346](#)