

Epidermis und epidermale Transpiration.

Von KONRAD RUDOLPH (Jena).

GESCHICHTLICHER ÜBERBLICK.

Über die epidermale Transpiration und ihr Verhältnis zur stomatären Verdunstung existiert eine umfangreiche Literatur. Da es zu weit führen würde, alle hierüber veröffentlichten Arbeiten aufzuzählen, soll hier nur kurz auf die wichtigsten hingewiesen werden.

Schon in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts wies GARREAU (1) eindeutig nach, dass die Kutikula der Blätter für Flüssigkeiten (und Gase) permeabel sei. Späterhin wurden seine Angaben von verschiedenen Seiten bestätigt, wenn auch hin und wieder (z.B. bei EDER, 2) Zweifel an der Durchlässigkeit der Kutikula auftauchten. Nur über den Grad derselben gehen die Meinungen noch bis in die neueste Zeit weit auseinander, entsprechend den verschiedenen Methoden, deren man sich zur Untersuchung bediente.

Keinen Aufschluss geben uns in dieser Hinsicht die für das Studium der stomatären Transpiration mit grossem Vorteil verwendeten Methoden von MERGET (3) und STAHL (4), die auf der Verfärbung hygroskopischer Papiere beruhen.

Brauchbar für das Studium der Permeabilität der Kutikula ist die Osmometer-Methode, mit der GARREAU (1) die Permeabilität nachwies. Aus seinen Versuchen schliesst er auf einen bedeutenden Anteil der epidermalen Transpiration an der Gesamt-Transpiration der Blätter.

Mit der Chlorcalcium-Methode kontrollierte er seine Versuche und kam dabei zu demselben Ergebnis. Auch UNGER (5) gelangte auf diesem Wege zu einer Bestätigung seiner Resultate.

Während GARREAU und UNGER die Bedeutung der epidermalen Transpiration überschätzt haben mochten, kam man später (KOHL, 6, HABERLANDT, N.J.C. MÜLLER, 7) zu dem Schluss, dass der Kutikula zwar ein Anteil an der Gesamt-Transpiration der Blätter zukomme, dass dieser aber hinter der stomatären Transpiration weit zurücktrete. Die genannten Forscher bedienten sich meist der Wägungs-Methode, welche sicher die exakteste ist. Neuerdings hat RENNER (8) auf diesem Wege sehr genaue Bestimmungen ausgeführt. Er fand, dass das Verhältnis zwischen epidermaler und stomatärer Transpiration in hohem Masse von der Luftbewegung beeinflusst wird. Da aus seinen Zahlenwerten hervorgeht, dass die epidermale Transpiration unter Umständen doch einen beträchtlichen Anteil an der Gesamt-Transpiration haben kann, seien einige dieser Werte angeführt:

	Ruhe		Wind	
	Verhältnis genau pro g und min.	Verhältn. annähernd	Verhältnis genau pro g u. min.	Verhältn. annähernd
Nuphar I	0,0063 : 0,0203	1 : 3	0,013 : 0,128	1 : 10
Nuphar II	0,005 : 0,020	1 : 4	0,01 : 0,21	1 : 21
Hydrangea	0,0024 : 0,0170	1 : 7	0,004 : 0,063	1 : 16
Aconitum	0,012 : 0,033	1 : 3		
Archangelica	0,008 : 0,027	1 : 3,5	0,016 : 0,328	1 : 20
Gentiana lutea I	0,006 : 0,019	1 : 3	0,012 : 0,0525	1 : 4,5
Gentiana lutea II	0,005 : 0,0082	1 : 1,6	0,010 : 0,022	1 : 2,2

Die bewegter Luft tritt die epidermale Transpiration gegen die stomatäre sehr zurück; während die stomatäre Verdunstung sich im Winde vervielfacht, nimmt die epidermale Verdunstung nur um das Doppelte zu.

Einer sehr originellen Methode zur Sichtbarmachung der kutikularen und stomatären Transpiration bedienten sich BUSCALLONI und POLLACCI (9, 10). Da wir uns noch weiter damit zu beschäftigen haben werden, soll hier etwas genauer auf diese Methode eingegangen werden. Die genannten Forscher verwendeten alkoholisch-ätherische Kollodium-Lösungen, die sie in möglichst dünner Schicht auf die Untersuchungsobjekte (Blätter, Stengel, Blüten) auftrugen. Da Kollodium in Wasser unlöslich ist, fällt die Dinitro-Cellulose an den am stärksten transpirierenden Stellen des Objekts in Form kleiner Bläschen aus. Da die Trübung der Kollodium-Mäute nicht auf die Stomata beschränkt blieb, kamen die Forscher zum Schluss, dass die Kutikula von Blättern, Stengeln und Blüten für Wasser permeabel sei, bei den verschiedenen Objekten natürlich in verschieden starker Abstufung. Diese Methode wird dadurch sehr anschaulich, dass man mikroskopisch die Stellen stärkster Transpiration nachweisen kann. Freilich dazu, zahlenmässig genaue Anhaltspunkte für d. Verhältnis von epidermaler und stomatärer Transpiration zu erhalten, wird sie kaum geeignet sein.

PHYSIOLOGISCHER TEIL.

Bei den eigenen Untersuchungen sollte es sich nicht darum handeln, einen Einblick in das Verhältnis zwischen epidermaler und stomatärer Transpiration zu gewinnen oder zahlenmässige Werte für die epidermale Verunstungsgrösse zu ermitteln, sondern darum, einen Überblick über die inneren Faktoren zu erhalten, die bei der "kutikularen" Transpiration eine Rolle spielen.

Zu diesem Zweck schlug ich einen andern Weg ein, als den jetzt meist üblichen (Wägung), eine Untersuchungsweise, die man stattdessen zur Erforschung der diosmotischen Eigenschaften der Protoplasma-Haut zu benützen pflegt.

A. DIE PERMEABILITÄT DER EPIDERMIS IM ALLGEMEINEN.

Die Untersuchungsmethode war folgende: Es wurden die Blätter - um solche handelte es sich fast ausschliesslich - in Giftlösungen eingelegt und die Zeit notiert, in der sie vollständig abgestorben waren. Oder, in anderen Fällen, besonders zum Vergleich verschiedener biologischer Typen, stellte ich nach einer gewissen Zeit, in der genügend Unterschiede sichtbar geworden waren, dem verschiedenen Verhalten der Blätter entsprechend, eine "Restistenzreihe" auf.

Die Frage ist nur, ob man hieraus auch auf eine entsprechend grosse Permeabilität ihrer Membranen für Wasser schliessen darf. Da mir diese Frage von genereller Bedeutung zu sein scheint, soll hier auf sie ausführlich eingegangen werden.

Kritik der Methode.

Einen theoretisch vollständig einwandfreien Beweis für die Brauchbarkeit meiner Methode zu erbringen, dürfte zur Zeit auf grosse Schwierigkeiten stossen. Beim Eindringen einer Lösung von der Aussenseite des Blattes in das Innere der Zellen haben wir vor allem zwei Komponenten zu berücksichtigen: die Kutikula, nebst dem übrigen Teil der Epidermiswände und die Protoplasmahaut. Diesen letzteren Faktor müssen wir eliminieren.

Anfänglich verwendete ich Metallsalz-Lösungen. Wenn man diese auch mit Vorteil für das Studium der Wirkung verschiedener Konzentrationen und Temperaturen, Einfluss des Wassergehaltes der Membranen etc. bei derselben Spezies verwenden kann, so lassen sie sich doch nicht für vergleichende Untersuchungen verschiedener Arten benützen. Denn die spezifische Giftwirkung eines Salzes ist bei verschiedenen Arten verschieden gross, selbst bei Anwendung relativ starker Konzentrationen. Die Ursache dafür ist offenbar in der Protoplasma-Haut zu suchen.

Anders die Mineralsäuren: einmal durchdringen die Wasserstoff-Ionen, auf de-

nen die Giftwirkung beruht, die Protoplasmahaut sehr leicht, wie von verschiedener Seite (PFEFFER, 11; RUHLAND, 12) nachgewiesen worden ist; und dann ist auch die Giftwirkung der Säuren sehr stark: schon in einer Konzentration von n:6400 schädigen sie den Protoplasten deutlich (CZAPEK, 13).

Bei Verwendung geeignet starker Säuren (3,7% HCl und 5% H₂SO₄ kamen zur Verwendung) sind wir also sicher, dass das Protoplasma sofort getötet wird, wenn einmal die Kutikula und die Epidermis-Wände durchdrungen sind. Die Schnelligkeit des Absterbens wird dann also nur von der Geschwindigkeit abhängen, mit der Kutikula und Epidermis durchdrungen werden.

Infolge dessen wird unsere Frage auch nicht von dem Streite um die OVERTONsche Lipoidtheorie der Protoplasmahaut berührt, doch leitet er uns auf die wichtige Frage über, ob auch bei der Diffusion von Lösungen durch die Zellmembranen komplizierte Lösungsprozesse oder einfache Filtrationserscheinungen vorliegen. Ferner könnten Adsorptionsercheinungen die Verhältnisse noch verwickelter gestalten.

Die landläufige Auffassung war bis in die neueste Zeit hinein die, dass die Stoffe im wesentlichen auf dem Wege der Filtration die Zellmembranen durchwandern sollten. Doch war man der exakten Prüfung dieser Frage noch nicht näher getreten. Hierüber sind erst im letzten Jahre durch HANSTEEN-CRANNER (14) die ersten eingehenden Untersuchungen veröffentlicht worden. Es gelang HANSTEEN, auf makrochemischem Wege liquide Bestandteile aus den Zellwänden zu isolieren, die an die Pektinsubstanzen in den Membranen gebunden sein sollen. Seiner Ansicht nach ist die Adsorption der Stoffe durch derartige Membranbestandteile für ihre Aufnahme von grosser Bedeutung.

Während die Erforschung der Permeabilitäts-Erscheinungen der Zellmembran noch in den allerersten Anfängen steht, hat man die der Protoplasmahaut schon seit langem in Angriff genommen, und trotzdem gehen hier die Ansichten noch weit auseinander. RUHLAND (15) will sogar für die Protoplasmahaut im wesentlichen Filtrationswirkung annehmen. Deshalb können wir über das Wesen der Permeabilität der Zellwandungen nur Vermutungen hegen; nach HANSTEEN hat es also den Anschein, als ob nicht nur Filtrationserscheinungen hierbei im Spiele sind. Dass diese aber sehr wichtig sein müssen, zeigen die weiter unten beschriebenen Versuche mit imbibrierten Blättern.

Theoretisch ist also die Brauchbarkeit meiner Methode nicht voll zu beweisen. Wenn man den Nachweis erbringen könnte, dass nur Filtrationserscheinungen wirksam sind, würde wohl wenig gegen sie eingewendet werden können. Was mich dennoch veranlasste, mit ihr zu arbeiten, war der Umstand, dass die an der Hand der Giftmethode gefundenen Ergebnisse sich durchaus mit den Erfahrungen decken, welche wir über die Durchlässigkeit der Kutikula besitzen.

Nach diesen rein theoretischen Erwägungen fragt es sich, ob die Methode auch praktisch anwendbar ist.

Natürlich darf keine Flüssigkeit durch den Blattstiel eindringen; wenn es sich nicht erreichen liess, dass die Schnittfläche aus der Flüssigkeit herausragte, wurde sie mit einer Mischung von Fett und Kakaobutter verklebt.

Dann wird man vielleicht den Einwurf machen, die Lösungen möchten durch die Stomata eindringen und sich von hier aus weiter verbreiten. Dann müsste also eine Injektion der Interzellularen erfolgen, die ich aber bei kurzer Versuchsdauer nur selten konstatieren konnte. Da die Interzellularen im natürlichen Zustand mit Luft erfüllt sind, kann auf diesem Wege keine Flüssigkeit eindringen. Die Spaltöffnungen dünnwandiger Epidermen schliessen sich sogar nach v. MOHL und KOHL (6) bei der Benetzung mit Wasser. Und so dürfte es auch bei einem Teile meiner Versuche der Fall gewesen sein. Ist aber einmal eine Injektion der Interzellularen erfolgt, so breitet sich die Flüssigkeit im Blatt rasch aus. Das beweist folgender Versuch:

Ein Teil der Blätter wurde unter der Luftpumpe mit Wasser injiziert, ein anderer lag während derselben Zeit im Wasser. Dann wurden beide in 3,7% HCl gelegt.

Die durchschnittliche Zeit, die vom Einlegen in HCl bis zum völligen Absterben verstrich, wird für je 3 Blätter in der folgenden Tabelle angegeben:

	Injiziert; tot nach Minuten	Nicht injiziert; tot nach Minuten
Senecio Doronicum	20	70
Heuchera americana	130	480
Bellis perennis	15	40
Cichorium Intybus	40	100
Pellionia argentea	330	1440
Stachys coccinea	30	80

In einigen Fällen (z.B. *Laurus nobilis*, in 3,7% HCl, 2% Ferrocyankali, 1% Chornatrium) hielten sich die Blätter trotz Injektion ihrer Interzellularen lange Zeit hindurch frisch. Da aber immer wieder die Frage aufgeworfen wird, ob nicht doch die Giftlösungen durch die Spaltöffnungen und nicht durch die Kutikula den Weg ins Blatt-Innere nehmen (vergl. LAKON und NEGER, 16, die es nicht für sehr wahrscheinlich halten) stellte ich einen Parallelversuch mit den hypostomatischen Blättern von *Carpinus betulus*, indem ich den einen Teil der Blätter auf d. Unterseite mit Fett bestrich, während bei dem andern beide Seiten davon frei blieben. Das Resultat war bei verklebten und nicht verklebten Blättern genau dasselbe. Es war demnach nichts durch die Stomata eingedrungen.

Von dem Eindringen durch die Spaltöffnungen müssen wir das Eindringen durch die *Schliesszellen* selbst scharf unterscheiden, das man häufig bei der mikroskopischen Betrachtung konstatieren kann. Hierauf wird noch kurz zurückzukommen sein.

Die *osmotische Saugwirkung* des Zell-Inhaltes hat für das Eindringen der Lösungen wahrscheinlich eine nur geringe Bedeutung. Dafür spricht der unten genauer beschriebene Versuch, bei dem angewelkte Blätter mit solchen, die im Wasser gelegen hatten, verglichen wurden. Da beim Welken eines Blattes der osmotische Druck des Zellsaftes mit der Konzentration steigt, müsste man erwarten, dass die angewelkten Blätter schneller durch das Gift getötet werden als die turzeszenten. Dies ist aber nicht der Fall, sondern das umgekehrte tritt ein. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass nicht *indirekt* der osmotische Druck die Transpiration stark beeinflussen kann (siehe unten).

Der stichhaltigste Einwand erscheint bei der Ausführung der Versuche selbst: Dringt das Gift überhaupt durch die Kutikula selbst ein, oder bilden *Verletzungen* zufälliger Art die Eingangspforten für die Lösungen? Man beobachtet nämlich sehr häufig, dass sich die Blätter nicht gleichmässig auf der ganzen Oberfläche verfärben, sondern dass hier und da grössere und kleinere Flecken auftreten, die allmählig an Umfang zunehmen, um schliesslich miteinander zu verschmelzen. Dieses eigentümliche Verhalten ist besonders charakteristisch für die Blätter mit dicken Membranen, also für die von stark sklerophyllem Typus. NEGER und LAKON (16), die mit Coniferen-Nadeln (welche bekanntlich stark kutikularisiert sind) operierten, machten dieselbe Erfahrung: Beim Eintauchen in Schwefelsäure sterben die Nadeln nicht gleichförmig, sondern fleckenweise, meist von der Spitze aus, ab. Sie wollen dies auf mechanische Verletzungen zurückführen und nehmen an, dass die Nadeln, je älter sie werden, umso stärkere Verletzungen aufweisen. Sie erblicken hierin den Grund, weshalb ältere Nadeln schneller absterben als jüngere. - Zur Begründung dieser Ansicht schnitten sie bei einem neuen Versuche die Spitzen der Nadeln ab und konstatierten nun, dass die gestutzten Nadeln in allen Fällen schwer geschädigt wurden, selbst bei einer schwachen Konzentration von $n:32 \text{ H}_2\text{SO}_4$. Meiner Ansicht nach will dieser Versuch wenig besagen, weder für noch gegen ihre Ansicht.

Dass ein Teil, vielleicht sogar ein beträchtlicher Teil der Giftlösung sich unter Umständen subkutikular im Blatt ausbreiten wird, kann man nicht von der Hand weisen. Doch müssen wir beachten, dass sich im Verlauf des Versuches immer neue Flecken bilden, die von den zuerst entstandenen unabhängig sind. Denn ver-

färben sich auch die schwach kutikularisierten Blätter fleckenweise, so bilden sich hier doch viel mehr neue Flecke als bei den Sklerophyllen. Ich glaube daher, dass bei schwach kutikularisierten Membranen der grösste Teil der Flüssigkeit die Kutikula passiert, während bei stark kutikularisierten sich ein beträchtlicher Teil subkutikular ausbreiten wird. Verwendet man eine genügend grosse Anzahl von Blättern, so lässt sich mit genügender Sicherheit feststellen, wieviel man auf Rechnung der mechanischen Verletzungen zu setzen hat.

Ferner können noch *Wachstübe* bei dem Eindringen der Gifte eine Rolle spielen. Je dichter die Wachkruste ist, um so schwerer kann das Gift die Membranen benetzen und umso langsamer stirbt das Blatt ab. Versuche mit bereiften Crassulaceen-Blättern, die teilweise ihres Überzugs (durch Abwischen) beraubt worden waren, zeigten dies aufs deutlichste.

Versuche mit Metallsalzen.

Da die Versuche mit Metallsalz-Lösungen nicht immer eindeutig sind, will ich auf sie nur kurz eingehen,

Zuerst ein Versuch, der zeigen möge, dass man auch bei Benützung von Schwermetallsalzen ein ungefähres Bild von der Durchlässigkeit der verschiedenen Blatt-Epidermen erhält, wie es unserer Erwartung entspricht. Zur Verwendung kamen jüngere Blätter (je 3 oder 4) oder Triebe nachfolgender Pflanzen vom hygrophilen und xerophilen Typus. Die Stärke der durchschnittlichen Giftwirkung wurde für jede Art notiert.

	1% CuSO ₄ , tot nach Stunden			0,5% FeSO ₄ , tot nach Stunden		
	24	36	50	24	36	50
<i>Anthericum Liliago</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Hemerocallis flava</i>	-	-	+	-	-	+
<i>Secale cereale</i>	-	+	++	-	+	++
<i>Carex firma</i>	-	+	++	-	++	++
<i>Erica carnea</i>	-	++	+++	-	++	+++
<i>Taxus baccata</i>	-	++	+++	-	+++	+++
<i>Teucrium Chamaedrys</i>	+	++	+++	+	+++	+++
<i>Lysimachia Nummularia</i>	+	++	++	++	+++	+++
<i>Salix aurita</i>	++	++	+++	++	+++	+++
<i>Pulmonaria officinalis</i>	++	+++	+++	+++	+++	+++

- = nicht gelitten; + = wenig gelitten; ++ = stark gelitten; +++ = abgestorb.

Die Blätter der xerophilen Arten erwiesen sich also beträchtlich resistenter als die der hygrophilen. Trotz der geringen Konzentration wirkte Eisensulfat im Durchschnitt stärker als Kupfersulfat, was sich mit den Erfahrungen deckt, die wir über die Giftigkeit dieses Salzes besitzen.

Bei weiteren Versuchen mit Silbernitrat, Sublimat, Kupfersulfat, Eisensulfat und Goldchlorid zeigte sich, dass die Giftigkeit eines Salzes nicht für jede Pflanze dieselbe ist, sondern dass die Reihenfolge der Salze in ihrer Giftwirkung bei den verschiedenen Spezies schwankt. So übt z.B. bei *Cornus sanguinea* Silbernitrat, bei *Bergenia crassifolia* Sublimat die stärkere Wirkung aus.

An Pilzen machte STEVENS (zitiert bei BENECKE, 17) analoge Beobachtungen. Auch die Pilze verhalten sich den verschiedenen Salzen gegenüber verschieden. Für dieses eigentümliche Verhalten dürfen wir sicherlich die Protoplasmahaut verantwortlich machen und müssen daher bei Benützung von Metallsalzen für Schlüsse in unserer Fragestellung sehr vorsichtig sein.

Ein typisches Beispiel hierfür bilden die Hymenophyllaceen, insbesondere *Tr-*

chomanes radicans. Die meist nur aus einer Zell-Lage bestehenden zarten Blätter dieser Gewächse, die in der Natur an den feuchtesten Stellen leben, vertrocknen in einer nicht dunstgesättigten Atmosphäre sehr rasch, haben also offensichtlich sehr durchlässige Membranen. Metallsalz-Lösungen gegenüber sind sie aber sehr resistent, was folgender Versuch bewies: Blätter von *Mahonia aquifolium*, *Taxus baccata*, *Hedera Helix*, *Valeriana Phu* und *Opuntia*-Flachsprosse wurden gleichzeitig mit Blattfiedern von *Trichomanes radicans* in eine 1% Kupfersulfat-Lösung eingelegt: Nach 2 Tagen waren die Blätter von *Mahonia* und *Valeriana* schon vollständig abgestorben. Nach 4 Tagen zeigte *Hedera* grosse braune Flecken, und auch *Taxus* und *Opuntia* hatten sich teilweise verfärbt, während die Blattfiedern von *Trichomanes* nur an den äussersten Spitzen gebräunt waren.

Sehr auffallend ist auch das Resultat eines andern Versuchs, bei dem *Trichomanes*-Blätter 21 Tage lang in 0,5% Eisensulfatlösung einer Temperatur von 30 Grad ausgesetzt wurden. Einige Blattfiedern waren zwar abgestorben, dagegen die eines andern Blattes vollkommen intakt. Auch welke Blätter von *Trichomanes* starben nicht in den Giftlösungen ab, erhielten vielmehr ihre volle Turgescenz wieder, ohne auch nur eine Spur von Schädigung zu zeigen.

Man sieht hieraus, zu welchen Fehlschlüssen man gelangen würde, wollte man aus der Resistenz dieser Blätter den Metallsalz-Lösungen gegenüber auf eine geringe Durchlässigkeit ihrer Membranen für Wasser schliessen.

Versuche mit Säuren.

Was mich dazu bewog, Säuren zu verwenden, habe ich schon auseinandergesetzt. Da sich die auf diesem Wege gewonnenen Resultate mit unsern Erfahrungen über die Durchlässigkeit der Membranen decken, glaube ich, dürfen wir uns auch dann auf d. Säure-Methode verlassen, wo es sich darum handelt, aufgrund unserer Befunde neue Schlüsse zu ziehen. Freilich müssen wir dann sehr vorsichtig sein, wenn sekundäre Momente, wie Wachs-Überzüge etc. die wirklichen Verhältnisse zu verschleiern drohen.

Ein Hauptvorteil der Untersuchung mittels Säuren ist der, dass man das Absterben der Blätter schon makroskopisch an der Verfärbung des Chlorophylls erkennen kann, was bei Verwendung von Metallsalzen nicht immer der Fall ist.

Zu dem ungleichmässigen und fleckenweisen Eindringen der Säuren möge noch auf SCHRÖDER (18) hingewiesen sein, der hervorhebt, dass sich auch beim Welken die verschiedenen Blätter eines Individuums ebenso wie die verschiedenen Partien eines und desselben Blattes recht ungleich verhalten. Es könnte dies z.T. darauf beruhen, dass die Dicke der Kutikula bei verschiedenen Blättern derselben Art, wie auch am selben Blatte, variiert (SOLEREDER, 19).

Die Säure wird jedenfalls da zuerst eindringen, wo sie den locus minoris resistentiae findet. Ob aber (abgesehen von eventuellen Verletzungen) nur die Dicke der Kutikula oder auch Unterschiede im Wassergehalt oder Chemismus d. Membranen die Ursache davon sind, muss dahingestellt bleiben.

Zur Verwendung kamen Salzsäure (chem. rein, 3,7%) und Schwefelsäure, chemisch rein, 5%. Der starke Dissoziation wegen wirkt erstere stärker, trotz grösserer Verdünnung. Bei der Benützung von HCl bestand die Möglichkeit, dass ein Teil davon in gasförmigem Zustand durch die Stomata eindringen könnte und dadurch ein schneller Tod der Blätter erfolgte. Doch Kontrollversuche mit Schwefelsäure (bei vielen Coniferenarten geprüft) ergaben dieselben Resultate wie die Salzsäure-Versuche. Demnach hatte das HCl-Gas keinen Einfluss auf die Versuchsergebnisse gehabt. Doch verwendete ich späterhin, um sicher zu gehen, ausschliesslich H_2SO_4 .

1. Abhängigkeit des Eindringens von der Dicke der Kutikula.

Es ist eine auffallende Erscheinung, dass manche typisch xerophilen Pflanzen eine nur dünne Kutikula besitzen. Es handelt sich dann meist um Blätter, die mit einem epidermalen Wassergewebe ausgestattet sind, oder bei denen neben dem innern Wasserspeicher-Gewebe auch die Epidermis als Wasserreservoir dient. Zum letzteren

Typ gehören die Crassulaceen, zu ersterem die (mehrfach epiphytisch lebenden) Tradescantien, Peperomien und Begonien. Viele Begonien sind zwar hydrophil, doch werden einige Arten als xerophil angegeben (Literatur-Zusammenstellung bei PFITZER, 20).

Dass die Sukkulanten und speziell die Crassulaceen Wasser schwer abgeben, ist hinlänglich bekannt (Literatur-Zusammenstellung bei BURGERSTEIN, 21), obwohl nach neueren Untersuchungen auch Ausnahmen zu bestehen scheinen (DELF, 22).

Die Blätter von Tradescantien welken sehr langsam; auch die gleichfalls hypostomatischen Begonien-Blätter, die ich untersuchte, hielten sich tagelang frisch wenn ich Unterseite und Blattstiel mit Kakaobutter bestrich, während sie im natürlichen Zustand ziemlich rasch vertrocknen.

Das möge der folgende Versuch illustrieren, bei dem die Blätter (2 - 3 jeder Art, von *Tradescantia longifolia* und *Tr. zebrina* je ein Zweig) mit der verklebten Unterseite auf dem Tisch liegend, welken gelassen wurden. Löst sich das Kakaofett an einer Stelle, so vertrocknen dann die Begonien-Blätter schnell. Die Tradescantien-Blätter halten sich auch, ohne dass man die Unterseite verklebt, lange Zeit frisch.

Art	Nach 5 Tagen	Vertrocknet nach etwa:
<i>Tradescantia longifolia</i>	vollst. frisch	5 Wochen
" <i>zebrina</i>	"	eines nach 13 Wochen noch zieml. frisch!
" <i>discolor</i>	"	7 Wochen
<i>Begonia rubella</i>	"	eines nach 13 Wochen noch zieml. frisch!
" <i>asarifolia</i>	"	4 Wochen
" <i>tomentosa</i>	"	nach 2 Wochen, ein anderes nach 6 Wochen.
" <i>caroliniaefolia</i>	"	16 Tagen
" <i>Rajah</i>	kleine Fleck.	6 Tagen

Es drängte sich mir die Frage auf, ob die Kutikula dieser Blätter (unter sonst gleichen Umständen) trotz ihrer geringen Dicke) doch nur in geringem Masse permeabel ist. Oder wir können die Frage noch dahin verallgemeinern: Steht die Permeabilität der Kutikula zu ihrer Dicke in umgekehrtem Verhältnis, oder gibt es prinzipielle Ausnahmen, wie die Begonien und Tradescantien?

Zur Prüfung dieser Frage wurden Blätter von Pflanzen aus den verschiedensten biologischen Gruppen mit verschieden stark entwickelter Kutikula mittels der Säuremethode untersucht.

5% Schwefelsäure, geheiztes Zimmer. Kutikula und kutikularisierte Schichten sind in dem Begriff Kutikula zusammengefasst. Je 2 bis mehrere Blätter. Die Blätter lagen 3 Tage lang vor dem Versuch in Wasser, damit die Membranen möglichst damit gesättigt sein sollten (siehe unten).

Blätter mit sehr dicker bis enorm entwickelter Kutikula.		tot nach ca. Stund.	
		<i>Agave filifera</i>	150
		<i>Agave striata</i>	28
	tot nach ca. St.	Blätter mit dicker Kutikula.	
<i>Encyphalartos Hildebrandtii</i>	280		
<i>Himantophyllum miniatum</i>	270		
<i>Cypripedium grande</i>	400		
<i>Picea excelsa</i>	450	<i>Aspidistra elatior</i>	180
<i>Pinus austriaca</i>	500	<i>Opuntia rhodantha</i>	120

Blätter mit dicker Kutikula	tot nach ca. Stund.	Blätter mit dünner Kutikula	tot nach ca. Stund.
<i>Aloe arborescens</i>	90	<i>Pellionia argentea</i>	8
<i>Aucuba japonica</i>	46	<i>Tradescantia zebrina</i>	6 1/2
<i>Aralia Sieboldii</i>	34	<i>Echeveria retusa</i>	6
<i>Chamaerops humilis</i>	31	<i>Begonia rubella</i>	5
<i>Mahonia aquifolium</i>	17	<i>Sedum album</i>	3 1/2
<i>Myrtus communis</i>	13	<i>Sempervivum tectorum</i>	3 1/2
		<i>Begonia caroliniaefolia</i>	2 1/2
Blätter mit "normaler" Kutikula.		Blätter mit sehr dünner Kutikula	
<i>Aloe cymbifolia</i>	14	<i>Trichomanes radicans</i> I	3
<i>Peperomia obtusifolia</i>	8	" " II	1
<i>Bulbine frutescens</i>	5	<i>Ludwigia spec.</i>	25 Min.
		<i>Cabomba aquatica</i>	20 "
		<i>Trianea bogotensis</i>	3 "
		<i>Hottonia palustris</i>	15 "
		<i>Elodea canadensis</i>	2 "
Blätter mit dünner Kutikula			
<i>Echeveria scaphophylla</i>	70		
<i>Tradescantia discolor</i>	16		

Wie sich aus der Tabelle ergibt, bestehen zwar grosse Unterschiede innerhalb einer Gruppe, aber trotzdem hängt, in grossen Zügen, die Durchlässigkeit der Kutikula von ihrer Dicke ab.

Das merkwürdige Verhalten von *Echeveria scaphophylla*, die ganz aus der Reihe zu fallen scheint, erklärt sich teilweise aus dem Vorhandensein einer fest gefügten Wachsschicht und einer eigentümlichen, noch später zu erörternden lokalen Kutikularisierung (Leisten).

Auch *Agave striata* fällt in bemerkenswerter Weise aus ihrer Gruppe heraus. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass ausser der Dicke der Kutikula und andern noch zu erörternden Faktoren auch die Dichte der Fettsäure-Einlagerung und die physikalisch-chemische Beschaffenheit der Membranen für deren Permeabilität von Bedeutung ist.

Es möge besonders auf die merkwürdig erscheinende Tatsache hingewiesen sein, dass die durch langsame "kutikulare" Wasser-Abgabe charakterisierten Crassulaceen, Begonien und Tradescantien bei individuellen Verschiedenheiten doch nicht aus der Reihe herausfallen. Ihre Membranen sind also (in wasser-durchtränktem Zustand) relativ leicht permeabel.

Interessant ist ferner das Verhalten von *Trichomanes radicans*, deren Blätter sich länger in den Metallsalz-Lösungen hielten als solche mit einer dicken Kutikula (z.B. *Mahonia*). Dass auch *Trichomanes* schnell in der Säure abstirbt, scheint mit deutlich für die Brauchbarkeit der Säure-Methode zu sprechen.

Bei der Würdigung der obigen Tabelle ist auch zu berücksichtigen, dass man durch die Abschätzung der Dicke der Kutikula nur ein ungefähres Bild von den wirklichen Verhältnissen bekommt, da es oft schwer zu entscheiden ist, ob man eine Kutikula z.B. als "dünn" oder "normal" bezeichnen soll. Dann würde der Unterschied zwischen den Blättern mit dünner und dicker Kutikula vorasusichtlich noch markanter sein, wenn eine subkutikuläre Ausbreitung der Säure völlig in Wegfall käme.

2. Sonnenblätter und Schattenblätter.

Entsprechend verliefen die Versuche mit Sonnenblättern und Schattenblättern. Bekanntlich weisen Sonnenblätter und Schattenblätter in ihrem anatomischen Bau beträchtliche Unterschiede auf (STAHL, 23). Besonders gilt dies für die Ausbildung

der Epidermis und speziell der Kutikularisierung. So ist nach SOLEREDER (19) die Kutikula von Sonnenblättern und Exemplaren von trockenem, mediterranem und alpinem Standort häufig stärker entwickelt als bei Schattenblättern und Exemplaren von feuchtem Standort.

Folgender Versuch mit Sonnenblättern und Schattenblättern von demselben Individuum ergab dem entsprechend eine grössere Resistenz der Membranen der Sonnenblätter:

3,7% HCl, Zimmertemperatur. Je 4 Blätter. Waren drei vollständig abgestorben, so wurden die Blätter als getötet bezeichnet.

Art	Schattenblätter, tot nach		Sonnenblätter, tot nach	
<i>Hedera Helix</i>	14	30 Min.	60	0 Min.
<i>Cotoneaster horizontalis</i>	12	30 "	8	0 "
<i>Syringa chinensis</i>	8	30 "	19	0 "
<i>Alnus hybrida</i>	4	15 "	9	0 "
<i>Cornus alba</i>	2	0 "	3	30 "
<i>Corylus Avellana</i>	3	0 "	4	0 "
<i>Fagus silvatica</i>	1	30 "	4	30 "

Cotoneaster horizontalis, von dem je ein Zweig mit etwa 30 bis 40 Blättern zur Verwendung kam, bildete eine unerklärliche Ausnahme von der Regel.

Bei vier von den untersuchten Arten (*Alnus*, *Cornus*, *Syringa*, *Fagus*) prüfte ich auch die Geschwindigkeit, mit der die Säure im Innern des Blattes subkutikular weiterwandert.

Die Blätter (Sonnenblätter und Schattenblätter) wurden durch einen Schnitt der Spitze beraubt und bis auf einen schmalen Rand längs der Schnittfläche beiderseits mit Kakaobutter bestrichen, um sie so an der Verdunstung zu hindern. Dann tauchte ich sie mit der Schnittfläche in 3,7% HCl und bestimmte nach einer gewissen Zeit die Höhe, bis zu der die Säure emporgestiegen war. Die Säure bewegt sich am schnellsten den Blattnerven entlang, deshalb notierte ich stets die mittlere Höhe, bis zu der sich die Blätter verfärbt hatten (siehe folgende Tabelle).

Im Schattenblatt breitet sich also die Säure schneller aus als im Sonnenblatt (Unterschied im Wassergehalt der Membranen?). Bedenkt man aber erstens, dass die bei obigem Versuch verwendeten Sonnenblätter hinter den Schattenblättern weit an Grösse zurückstanden und dann, dass die Zeit, in der die Sonnenblätter und Schattenblätter abstarben, oft recht grosse Unterschiede zeigte (*Fagus* 1:3; *Hedera* 1:4), so darf man trotzdem den Schluss ziehen, dass die "Kutikula" der Schattenblätter die grössere Permeabilität besitzt.

Ähnlich wie Sonnenblätter und Schattenblätter verhalten sich häufig die Sonnenseite und Schattenseite desselben Blattes (z.B. *Begonia rubella*, *Tradescantia discolor* und viele andere); die Säure dringt unterseits leichter ein als oberseits. Doch ist dies nicht immer so, bei *Senecio Doronicum* war z.B. das Umgekehrte der Fall. Da auf der Unterseite die Kutikula in der Regel dünner ist, können wir in der verschieden starken Ausbildung der Kutikula einen Grund hierfür erblicken. Dafür spräche die von WIESNER (24) gemachte Beobachtung, dass

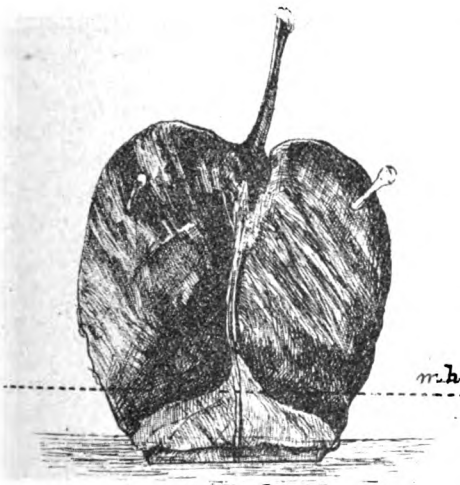


Fig. 1. Versuchsanstellung, um die Geschwindigkeit der subkutikularen Ausbreitung der Säure zu bestimmen. mh = mittlere Höhe.

Tradescantia discolor und viele andere); die Säure dringt unterseits leichter ein als oberseits. Doch ist dies nicht immer so, bei *Senecio Doronicum* war z.B. das Umgekehrte der Fall. Da auf der Unterseite die Kutikula in der Regel dünner ist, können wir in der verschieden starken Ausbildung der Kutikula einen Grund hierfür erblicken. Dafür spräche die von WIESNER (24) gemachte Beobachtung, dass

die Unterseite der Blätter oft zu einer grösseren Wasseraufnahme befähigt ist als die Oberseite.

Art	Gemessen nach	Schattenblatt	Sonnenblatt
Alnus	19 Stunden	8,5 mm	3,5 mm
Cornus	19 Stunden	12,0 mm	7,5 mm
Fagus	24 Stunden	9,0 mm	7,0 mm
Syringa	24 Stunden	10,0 mm	8,0 mm

Dasselbe Bild boten verschiedene Coniferen-Nadeln, die ich von sonnigen und trockenen Standorten entnommen hatte; die Nadeln der Trockenform besitzen weniger durchlässige Membranen als die der feucht gewachsenen Form.

Je 3 oder 4 Triebe; das Material stammte aus dem Thüringer Wald; die Zweige der "feucht gewachsenen Form" wurden von Bäumen entnommen, die in der schattigen Talsohle gewachsen waren, die der "Trockenform" stammten von einem sonnigen Südosthang der Talwände. Zeit: Anfang März.

Abies pectinata - Versuch I und II mit 3,7% HCl, III mit 5% H₂SO₄. Geheiztes Zimmer, untersucht nach 22 Stunden.

Versuch I : Unterschied gross, etwa 1:2

II : Kein Unterschied.

III: Unterschied vorhanden.

Picea excelsa - Versuch I mit 3,7% HCl, II, III, IV mit 5% H₂SO₄. Geheiztes Zimmer; untersucht nach 22 Stunden.

Versuch I : Unterschied sehr gross, etwa 1:3

II : Unterschied sehr gross, etwa 1:3

III : Unterschied vorhanden

IV : Unterschied gross, etwa 1:2.

Taxus baccata - Aus dem Jenaer Botanischen Garten, Zweige von der Sonnen- u. Schattenseite desselben Baumes. 2 Versuche mit 5% H₂SO₄. Geheiztes Zimmer, nach 22 Stunden:

Versuch I : Unterschied fehlt

II : Unterschied vorhanden.

Die grössten Unterschiede zeigten sich im Durchschnitt bei Picea excelsa. Besonders in die Augen stechend war aber ein Parallelversuch mit Abies pectinata, die von Wenne an der Ens stammte und der Trockenform aus dem Thüringer Wald.

Während nach 22-stündiger Behandlung mit HCl die Triebe der letzteren fast vollständig frisch waren, zeigten sich an denen, welche aus der feuchten Niederung stammten, nur noch wenige Nadeln unversehrt.

Diese Versuche legen uns den Gedanken nahe, ob nicht ausser der Dicke der Kutikula auch das Wassergehalt der Membranen (Kutikula + Epidermiswände) ihre Permeabilität beeinflussen kann.

3. Abhängigkeit des Eindringens vom Wassergehalt der Membranen.

Auf die Beziehungen zwischen der Permeabilität der Membranen und ihrem Wassergehalt möchte ich ausführlich eingehen, da, wie ich glaube, der Wassergehalt der Membranen für das Verständnis der Transpiration, insbesondere der epidermalen Transpiration, von grösster Bedeutung ist.

Schon in der älteren Literatur finden sich hierüber Angaben. So war es schon GARREAU (1) bei seinen Osmometer-Versuchen aufgefallen, dass die Kutikula dann eine grössere Permeabilität aufwies, wenn er sie vor dem Versuch mit Wasser gewaschen hatte. Zwölf Jahre später veröffentlichte HABERLANDT (25) die ersten umfassenden Versuche über diesen Gegenstand: Blätter, die in Wasser gelegen hatten, vertrockneten an der Luft schneller als unbenetzt gebliebene. Die Versuche von DETMER (26), BÖHM und WIESNER (24) bestätigten seine Angaben in vollem Umfang. Und

zwar betrifft nach WIESNER die Transpirations-Steigerung bei den imbibierten Blättern die stomatäre Transpiration in gleicher Weise wie die epidermale Transpiration. KOHL (6) will im Gegensatz dazu beobachtet haben, dass benetzt gewesene Blätter weniger Wasser abgeben als nicht benetzte. Hierzu sei auf die Kritik BURGERSTEINs (21) verwiesen, dessen Versuche sich vollkommen mit den HABERLANDTschen Befunden decken.

Meine eigenen Experimente mit der Säure-Methode bestätigen gleichfalls die Erfahrungen der genannten Forscher, beziehen sich aber nur auf die Permeabilitätssteigerung der "Kutikula" (Kutikula + Epidermiswände), während die der Mesophyll-Membranen, die eine erhöhte stomatäre Transpiration hervorrufen muss (cf. WIESNER) bei meiner Versuchs-Anstellung unberücksichtigt blieb. Die HABERLANDTschen Versuche wurden noch in der Weise modifiziert, dass ich die imbibierten Blätter nicht mit solchen von normalem Wassergehalt, sondern mit angewelkten Blättern verglich. Dadurch wurden die Unterschiede zwischen beiden sehr auffällig. Von den imbibierten Blättern wählte ich stets nur solche aus, bei denen keine Injektion der Interzellularen erfolgt war.

Versuch I. - Je 8 Blätter; 4 davon lagen 16 Stunden lang in Wasser, die andern 4 inzwischen bei Zimmer-Temperatur an der freien Luft. Darauf wurden sie in 3,7% HCl eingetaucht. Waren alle Blätter verfärbt, wurden sie als getötet bezeichnet (bei diesem wie auch bei den folgenden Versuchen).

Name	In H ₂ O; tot nach		Angewelkt, tot nach	
	2 Stund.	- Min.	4 Stund.	- Min.
<i>Tropaeolum majus</i>	1	30	2	15
<i>Cornus alba</i>	-	40	1	30
<i>Calendula officinalis</i>	1	30	4	30
<i>Senecio Doronicum</i>	4	-	10	-
<i>Alnus hybrida</i>	2	30	4	-
<i>Cichorium Intybus</i>				

In allen Fällen starben also die mit Wasser imbibierten Blätter beträchtlich schneller ab als die angewelkten (Unterschied bis 1:3).

Eigentümlich ist das Verhalten von *Tropaeolum*; selbst nach dem Abtöten blieben die Blätter noch unbenetzbar. WIESNER (24) machte bei absolut unbenetzbar scheinenden Blättern (*Sedum fabaria*) die ähnliche Erfahrung, dass sie trotz ihrer Unbenetzbarkeit befähigt sind, von aussen her durch die Blatt-Oberfläche Wasser aufzunehmen.

Versuch II. - 6 Blätter von *Carpinus Betulus* lagen 3 Tage lang an einem sonnigen Fenster, sodass sie stark schrumpften, während andere 6 unterdessen in Wasser tauchten. Je 3 Blätter von beiden Partien wurden unterseits mit Kakao Fett bestrichen, sodass bei ihnen die Säure nur durch die obere Kutikula eindringen konnte (denn die Blätter von *Carpinus Betulus* sind hypostomatisch). Hierauf in 5% Schwefelsäure:

<i>Carpinus Betulus</i>	In Wasser tot nach	Angewelkt tot nach
Beide Seiten frei	7 Stunden	30 Stunden
Unterseite verklebt	8 "	33 "

Der Unterschied zwischen turgeszenten und angewelkten Blättern ist also noch grösser als bei dem ersten Versuch (ca. 1:4), entsprechend dem weitgehenden Wasserverlust der welken Blätter. - Ferner war, worauf in dem Abschnitt über die "Kritik der Methode" schon hingewiesen worden ist, der Unterschied zwischen welken und turgeszenten Blättern genau derselbe wie bei den unterseits verklebten u.

den beiderseits von Kakaofett frei gebliebenen Blättern. Natürlich erfordert es bei ersteren etwas längere Zeit, bis sich die Blätter verfärbt haben, da das Gift nur durch eine Blattseite eindringen kann; doch geht aus dem Versuche eindeutig hervor, dass die Spaltöffnungen für das Eindringen der Lösungen nicht verantwortlich zu machen sind.

Versuch III. - Sukkulente; mehrere Sprosse bzw. Blätter. Verschieden lang angewelkt, bis die Blätter deutlich welk waren; 5% Schwefelsäure:

Art	In Wasser		Angewelkt	
	in Wasser gelegen	tot nach	angewelkt	tot nach
<i>Bergenia cordifolia</i>	1 Tag	30 Stund.	1 Tag	46 Stund.
<i>Sedum alaicum</i>	1 "	8 "	2 "	18 "
<i>Sedum spurium</i>	3 "	unter 18 St.	3 "	36 "

Auch hier bietet sich uns demnach dasselbe Bild.

Versuch IV. - Sukkulente. Mehrere Blätter bzw. Sprosse. Die einen 3 Tage in Wasser gelegen, die andern bei erhöhter Temperatur der Verdunstung ausgesetzt, um einen weitgehenden Wasserverlust herbeizuführen. 5% Schwefelsäure.

Art	In Wasser, tot nach	Angewelkt, tot nach
<i>Opuntia camanchica</i>	5 Tagen	9 Tagen
<i>Sedum virescens</i>	6 Stunden	24 Stunden
<i>Sedum album</i>	3 "	16 "
<i>Sempervivum tectorum</i>	2 "	12 "

Die turgeszenten Blätter sterben also bis 6mal so schnell ab als die angewelkten. Die relativ geringen Unterschiede von *Opuntia* erklären sich dadurch, dass in der Zeit von 3 Tagen die Wasser-Aufnahme bzw. -Abgabe infolge der starken Kutikularisation einen nur geringen Betrag erreicht hatte.

Der Wassergehalt der Blätter hat also einen weitgehenden Einfluss auf die Permeabilität ihrer Membranen. Je geringer ihr Wassergehalt ist, umso weniger durchlässig sind auch ihre Wandungen. Es scheinen keine Ausnahmen von dieser Regel zu bestehen.

4. Einfluss der Dehnung der Membranen auf das Eindringen.

Angeregt durch die Erklärung, welche WIESNER (siehe Abschnitt 5) für die stärkere Transpiration benetzter gewesener Blätter gibt, schien es mir interessant, zu prüfen, ob Blätter, die auf künstlichem Wege gedehnt werden, stärker transpirieren als nicht gedehnte, bzw. ob hier die Säure schneller eindringt.

Zu diesem Zwecke wurden die Blätter in einen Apparat eingespannt, der im Prinzip ähnlich demjenigen war, welchen SCHWENDENER (27) benützte, und die Länge des eingespannten Stücks vor und nach der Dehnung gemessen. Es wurde dabei so verfahren, dass der mittlere Teil des Blattes der Dehnung unterworfen wurde, während ein vorderes und hinteres Stück frei über die Klemmen hinausragte. Auf diese Weise wurden die störenden Einflüsse vermieden, die sich beim Vergleich mehrerer Blätter durch deren individuelle Verschiedenheiten geltend machen. Ich wählte Blätter, die eine genügende Dehnung zuließen, ohne zu zerreißen (vergl. Tabelle auf der folgenden Seite).

Die so gedehnten Blätter legte ich dann mitsamt der Spann-Vorrichtung in 3,7% HCl. In allen Fällen, ausser bei *Phrynium*, das sich nur wenig dehnen liess, wurde

festgestellt, dass die gedehnten Partien des Blattes schneller abstarben als die nicht gedehnten. Mehrere Versuche mit Ferrisulfat verliefen in demselben Sinne. Der Unterschied war oft sehr deutlich. Die günstigsten Objekte sind die am stärksten dehnbaren.

Objekte	Dehnung in %
Aponogeton distach. I	7,5
" " II	11
Nuphar advenum	7,5
Morinia longifolia	6
Phrynium setosum	2
Rumex Patientia	5
Dioscorea discolor	6
Croton variegatum	3
Pellionia argenta	7,5

Da SCHWENDENER (27) der Kutikula nur eine sehr geringe Dehnbarkeit (ca. 2%) zuschreibt, und bei weiterer gewaltsamer Spannung ein Zerreißen der Kutikula für sehr wahrscheinlich, mithin aus derartigen Versuchen gezogene Schlüsse für sehr gewagt hält, wäre noch der Beweis zu erbringen, dass in vorliegenden Fällen diese Befürchtung zu Unrecht besteht. Einmal liessen sich nämlich bei den verwendeten Objekten nie mikroskopisch Risse nachweisen liessen. Bei *Pellionia* allerdings zeigten sich bei starker Dehnung

Zerreissungen, aber im Mesophyll, nicht in der Kutikula oder den Epidermiswänden.

Doch da dem Auge bei der mikroskopischen Betrachtung die Risse ihrer Feinheit wegen entzogen sein konnten, wurde noch folgender Versuch angestellt:

Blätter von *Rumex Patientia*, *Croton variegatum* und *Pellionia argentea* (Dehnung 4%, 3%, 8%) wurden 1/4 Stunde in der Spannvorrichtung belassen, dann entspannt und nun in die Säure gelegt; die vorher der Dehnung unterworfenen Partien starben jetzt nicht schneller ab als die nicht gedehnten.

Noch beweiskräftiger ist vielleicht der folgende Versuch mit Blättern von *Croton* (2 Versuche), *Dioscorea* und einer *Maranta*-Art (Dehnung 4% und 3%, 5,5%, 3%). In 0,2% Methylenblaulösung färbten sich in allen Fällen die gedehnten Partien stärker als die nicht gedehnten. Wären Risse in der Kutikula oder in den Epidermis-Zellwänden vorhanden gewesen, müsste der Farbstoff besonders hier eingedrungen sein. Aber auch auf diesem Wege konnten keine Risse nachgewiesen werden.

So glaube ich mit Recht behaupten zu können, dass durch die Dehnung der Epidermiswände (einschliesslich Kutikula) das schnelle Eindringen der Lösungen begünstigt wird:

Transpirationsversuche verliefen, wie zu erwarten war, ganz entsprechend. Gedehnte Blätter von *Pellionia*, *Croton*, *Dioscorea*, *Aponogeton* und *Rumex Patientia* (Dehnung 10%, 7%, 5%, 6,5%, 5%). In allen Fällen vertrocknete der gedehnte Teil der Blätter schneller als der nicht gedehnte und oft (*Aponogeton*, *Dioscorea*, *Croton*) waren die Unterschiede sehr auffällig.

Bei diesen transpirationsversuchen war das Ergebnis noch deutlicher als bei den Diffusionsversuchen; es wäre nicht unmöglich, dass auch die stomatäre Transpiration durch die Dehnung verstärkt wird.

5. Diskussion der unter 3. und 4. mitgeteilten Beobachtungen.

Die geschilderten Versuchs-Ergebnisse kann man in verschiedener Hinsicht auswerten. In physiologischer Beziehung lassen sich die Versuche zum Beweis für die von WIESNER (24) gegebene Erklärung der stärkeren Transpiration imbibierter Blätter heranziehen.

WIESNER sagt: "Die Annahme scheint wohl am berechtigtesten, dass die Zellen, welche mit dem Wasser in Berührung kommen, dasselbe aufnehmen und eine Quellung der Membranen herbeiführen, welche ein leichtes Durchströmen des Wassers gestattet, indem die Micellen auseinanderweichen, grössere Wasserquantitäten sich zwischen den letzteren ansammeln und so die Wasserbahnen erweitert werden".

Und an anderer Stelle: "Die Wände der mit dem Wasser direkt in Berührung kommenden Zellen quellen und werden durch den Druck des Zell-Inhaltes gedehnt;

durch das Zusammenwirken beider Prozesse werden die Micellen der Wand auseinandergedrängt und die Bahnen des Wassers in den Membranen erweitert, was eine gesteigerte Transpiration und ein stärkeres Nachschieben der Wassermoleküle vom Zellinhalt aus zur Folge haben muss".

Die Frage, ob durch die Wasserwirkung auch das Protoplasma irgendwie verändert wird und auch eine Rolle dabei spielen kann, lässt WIESNER offen. Die Auffassung HABERLANDTs stimmt mit der WIESNERSchen im wesentlichen überein, nur dass WIESNER, und wohl mit vollem Recht, nicht nur die Quellung der Epidermiszellen, sondern auch der Mesophyllzellen für die gesteigerte Transpiration verantwortlich macht (also besonders auch die stomatäre Transpiration wird nach WIESNER erhöht).

Darin nun, dass die Säure in die imbibitierten Blätter schneller eindringt als in die nicht imbibitierten, kann man den direkten Beweis dafür erblicken, dass die Micellen infolge der Quellung auseinanderweichen und durch die intermicellare Erweiterung der Wasserbahnen ein Nachrücken der Wasserteilchen erleichtert wird. Denn unsere Methode beruht ja darauf, dass wir uns die Diffusion gelöster Körper zur Prüfung der Permeabilität der Membranen zunutze machen; und da gelöste Körper nur auf diesem Wege weiter andern können, so folgt, dass die Säure in dem intermicellaren Quellungswasser gewandert sein muss.

Als Beweis dafür, dass auch der andere Faktor, die passive Dehnung der Zellwände (durch den Druck des Zell-Inhaltes) für deren Permeabilität von Bedeutung ist, möchte ich die Ergebnisse der mit künstlicher Dehnung angestellten Versuche anführen.

Die Frage, ob und in welcher Weise dann das Protoplasma einen Anteil an der gesteigerten Transpiration hat, möchte ich wie WIESNER offen lassen. Aber da wir bei allen Diffusionsversuchen diesen Faktor durch die starke Giftwirkung der Säuren eliminiert haben, so ergibt sich jedenfalls das eine hieraus, dass die imbibitierten Membranen den Hauptanteil an der gesteigerten Transpiration haben müssen. Es soll aber nicht etwa behauptet werden, dass nicht indirekt dem Zellinhalt eine beträchtliche Mitwirkung zukommen könne (siehe unten).

Halten wir es für erwiesen, dass der Wassergehalt der Membranen (Epidermiswände und Kutikula) für ihre Permeabilität von beträchtlicher Bedeutung ist, so wird uns eine Reihe sonst merkwürdig erscheinender Tatsachen verständlich.

Es liesse sich in einer Anzahl von Fällen ungezwungen erklären, weshalb eine relativ stark kutikularisierte Epidermis doch wasserdurchlässig sein kann.

So wird es uns erklärlich, weshalb die epidermalen Wasserdrüsen (HABERLANDT, 28), obwohl sie von einer Kutikula überzogen werden, doch eine Wasser-Sekretion zulassen. Die Interstitien zwischen den Micellen sind prall mit Wasser gefüllt und so kann hier eine Bewegung des Wassers selbst durch die Kutikula hindurch erfolgen.

Ähnlich wie mit den Wasserdrüsen dürfte es mit der besonderen Durchlässigkeit der Epidermis über den Blattnerven sich verhalten, die GARREAU (1) in vielen Fällen konstatierte und die auch ich mit der Giftmethode öfters beobachtete (siehe unten). Nun pflegt aber die Kutikula über den Blattnerven stärker entwickelt zu sein als an den übrigen Teilen der Blattspreite, so z.B. bei *Aristolochia Sipho*, *Dipsacus laciniatus* und *Gentiana lutea*, bei denen ebenfalls die Kutikula über den Blattnerven besonders permeabel ist. Die Gefässbündel des Blattes werden nun häufig von kollenchymatischen Elementen umscheidet (so auch bei den eben genannten Pflanzen. Durch die Untersuchungen von COHN (zitiert bei HABERLANDT, 28) wissen wir aber, dass die Kollenchymzellen durch einen hohen Wassergehalt ausgezeichnet sind (60 - 70% ihres Gesamtgewichtes besteht aus Wasser). Infolge dieses hohen Wassergehaltes wird die Kutikula über den Blattnerven reichlich mit Wasser durchtränkt werden und so wird trotz der grösseren Dicke der Kutikula die Wasserdampf-Abgabe über den Blattnerven eine reichliche sein können.

In neuester Zeit haben auch LIVINGSTON und BROWN (29) merkwürdige physiologische Erscheinungen auf dem Gebiet der stomatären Transpiration mit dem Wassergehalt der Membranen in Zusammenhang gebracht und ihre Annahme auch experimentell bestätigt. Sie fanden, dass am Mittag, obwohl die Spaltöffnungen die maximale Öffnungsweite haben, eine beträchtliche Depression des Wasserverlustes erfolgt. Auf

Grund von Wassergehalts-Bestimmungen kamen sie zu dem Schluss, dass diese Depression auf ein gelindes Austrocknen der Membranen der Mesophyllzellen zurückzuführen sei.

Betrachten wir nun an der Hand der gewonnenen Erfahrungen, welchen Einfluss der Zell-Inhalt auf die Transpiration haben muss. Über die Transpirations-hemmende Wirkung des osmotischen Druckes scheint man sich meist keine klaren Vorstellungen zu machen. Man sagt allgemein, dass ein hoher osmotischer Druck die Transpiration stark herabsetzen solle; man weist aber LIVINGSTON (30) mit Recht darauf hin, dass der osmotische Druck an und für sich nur einen geringen Einfluss auf die Transpiration hat; selbst bei einem Druck von 100 Atmosphären wird die Transpiration im Verhältnis zu einer freien Wasser-Oberfläche, wo also ein Druck von nur 1 Atm. herrscht, nicht mehr als 10% herabgesetzt. Da sich in der Zelle aber nur selten so hohe Drucke finden, ist die Konzentration des Zellsaftes an und für sich nur von untergeordneter Bedeutung für die Transpiration. Bedenken wir aber, dass der Zellmembran durch die osmotische Saugwirkung des Zellsaftes umso mehr Wasser entzogen wird, je höher der Druck steigt, so wird der osmotische Druck *s e k u n d ä r* von hervorragender Bedeutung nicht nur für die epidermale, sondern auch für die interzelluläre Transpiration werden können.

In diesem Sinne hätten wir dann beim Welken eines Blattes nicht nur zu berücksichtigen, dass die Wände allein von aussen her Wasser verlieren, sondern auch, dass mit zunehmender Konzentration des Zellsaftes den Wandungen von innen her Wasser entzogen wird. Nach Untersuchungen von Mc. DOUGAL (31) wird beispielsweise welken Sprossen von *Echinocactus* vom Zellsaft doppelt soviel und mehr Wasser entzogen als einem turgeszenten Spross.

Aus diesen Verhältnissen dürften sich bestimmte Beziehungen zwischen dem osmotischen Druck und der Dicke der Membranen einerseits, und der Transpirationsgrösse andererseits ableiten lassen. Denken wir uns zwei gleich grosse Zellen, in denen derselbe osmotische Druck herrscht und deren Membranen bei verschiedener Dicke die gleichen physikalisch-chemischen Eigenschaften besitzen, so wird durch die osmotische Saugwirkung des Zell-Inhaltes den Membranen der dünnwandigen Zelle das Imbibitionswasser schneller und vollständiger entzogen werden als denen der dickwandigen Zelle; infolge eines sich schliesslich einstellenden Gleichgewichtszustandes zwischen Zellwand und Zellsaft wird der dicken Zellwand das Wasser nicht so vollständig entzogen werden können wie der dünnen. Infolge dessen wird die Transpiration der dünnwandigen Zellen schneller und vollständiger eingeschränkt werden als bei der dickwandigen Zelle. Oder mit anderen Worten: Unter sonst gleichen Umständen wird die Transpiration einer dünnwandigen Zelle schon durch einen niedrigeren, die einer dickwandigen Zelle erst durch einen höheren osmotischen Druck in wirksamer Weise sistiert. Voraussetzung aber ist, dass wir *g l e i c h h o m o g e n* gebaute Membranen haben. Wie sich nun in Wirklichkeit die Dinge komplizieren, soll weiter unten ausgeführt werden.

Immerhin, wenn diese Schlussfolgerungen richtig sind, müssten wir erwarten, dass auch bei den xerophilen Pflanzen dünnwandige Epidermen nur durch eine dünne, dickwandige Epidermen aber durch eine dickere Kutikula geschützt sein werden.

Dies ist nun tatsächlich der Fall: zum ersten Typus gehören die Crassulaceen, Begonien, Tradescantien und viele einheimische Orchideen, die alle durch geringe epidermale Wasserabgabe charakterisiert sind, zum letzteren die Sklerophyllen. Auch an einer und derselben Blattspreite kann man häufig beobachten, dass da, wo dickwandige Epidermiszellen auftreten, also z.B. über den Gefässen (vergl. auch oben), am Blattrand etc., die Kutikula mächtiger entwickelt zu sein pflegt als auf der übrigen Blattspreite.

Im biologischen Teile sollen diese Verhältnisse noch genauer beschrieben werden. WIESNER (24) hat die Wasser-Aufnahme durch die Blattspreite bei imbibierten und angewelkten Blättern der Landpflanzen einer biologischen Betrachtung unterzogen. Hierzu soll nur noch bemerkt werden, welche Bedeutung die Imbibierung der Membranen oft für die submersen Hydrophyten haben wird, bei denen die Nährstoff-Aufnahme anerkanntermassen vorzüglich durch die Blattspreite erfolgt.

Aber auch für die biologische Betrachtung der Transpiration, insbesondere der

epidermalen Transpiration dürften sich interessante Gesichtspunkte gewinnen lassen.

Aus den Diffusionsversuchen kann man herauslesen, dass, wenn die Membranen mit Wasser gesättigt sind und ihnen aus dem Boden durch die Leitungsbahnen immer neues Wasser zugeführt wird, also unter günstigen Vegetationsbedingungen (siehe auch WIESNER, p. 245) die Transpiration ausgiebig sein wird, also auch reichlich Nährsalze in die Blätter aufsteigen werden.

Anders beim Welken. Hier wird eine Selbstregulation der epidermalen Transpiration (wie auch der interzellularen Transpiration, siehe LIVINGSTON und BROWN) eintreten, dadurch, dass die Permeabilität der Membranen infolge des Austrocknens sinkt.

Und so wird es auch verständlich, dass die Sukkulente, *Tradescantia* etc., obwohl ihre Membranen im wasserdurchtränkten Zustande der Säure nur wenig Widerstand bieten, doch ihrem trockenen Standort vortrefflich angepasst erscheinen, da sich ihre Membranen mit sinkendem Wassergehalt bis 6 mal so widerstandsfähig zeigten (Versuch IV, *Sempervivum tectorum*) als im imbibierten Zustand.

B. DIE LOKALISIERUNG DER EPIDERMALEN TRANSPIRATION.

Wir wollen jetzt die Säuremethode verlassen, da sie uns darüber, welches die Stellen der stärksten Permeabilität der Epidermis sind, keinen Aufschluss gibt.

Über die Lokalisation der epidermalen Verdunstung existieren bisher nur die beiden schon in der Einleitung zitierten Abhandlungen von BUSCALIONI und POLLACCI (9, 10). Diese Forscher machten mit der Kollodium-Methode die merkwürdige Entdeckung, dass die epidermale Transpiration nicht gleichmässig von der gesamten Oberhaut des Blattes ausgeht, sondern in den Radialwänden (Antiklinen) der Epidermiszellen ihren Sitz hat. In allen Fällen trübten sich die Kollodiumhäutchen über den Radialwänden der Epidermiszellen am stärksten. BUSCALIONI und POLLACCI stellen daher ganz allgemein den Satz auf: Bei Blättern, Stengelorganen und Blüten geht die sogenannte kutikuläre Verdunstung von den Antiklinen aus. Ausnahmen bilden nur die papillösen Epidermen.

Diese gewiss im höchsten Grade eigentümliche Beobachtung schien mir einer weiteren Prüfung wert zu sein.

Einen Einwand könnte man gegen die Kollodium-Methode erheben: Wird nicht etwa die Kutikula durch die Einwirkung der alkoholisch-ätherischen Kollodium-Lösung in irgend einer Weise verändert? - Und zweitens: wird das Protoplasma durch die Ätherwirkung irgendwie beeinflusst? - Der letztere Einwand ist meiner Ansicht nach nicht stichhaltig; da, wie ich glaube (siehe unten) das Phänomen der Antiklinen-Transpiration mit den Protoplasten an und für sich gar nichts zutun hat.

Berechtigter erscheint mir der erstere Einwand. Doch auch wenn die Kutikula verändert würde, so würde dies doch nicht gegen die Tatsache der Antiklinen-Transpiration sprechen; denn es ist nicht einleuchtend, weshalb sich die Kutin-Substanzen gerade über den Radialwänden zuerst lösen sollten.

Wie gleich an dieser Stelle hervorgehoben werden soll, kann man einem Teil meiner Untersuchungsmethoden gegenüber mit Recht noch heftigere Einwände geltend machen. Diese Versuche mögen auch mehr als Nachprüfung und Erweiterung der von BUSCALIONI und POLLACCI ausgeführten Versuche dienen. Jedenfalls halte ich die Kollodium-Methode für eine der einwandfreisten und elegantesten zum Nachweis der Antiklinen-Transpiration. Noch ein weiterer Vorteil dieser Methode sei angeführt: sie gibt oft sehr klare und eindeutige Bilder.

BUSCALIONI und POLLACCI nennen etwa 20 Objekte (neben vielen anderen, von ihnen nicht angeführten), bei denen sie das Phänomen der Antiklinen-Transpiration beobachtet haben.

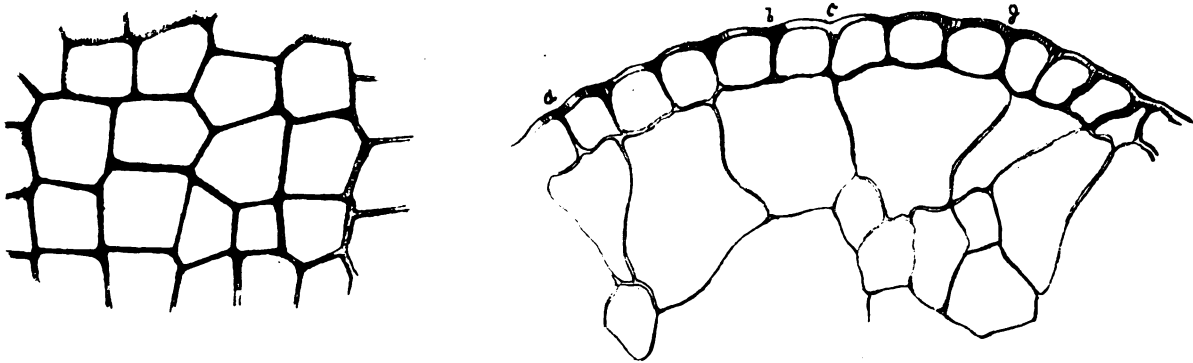
Ich stellte mir die Aufgabe, bei möglichst vielen und verschiedenen Objekten mit verschiedenartigen Methoden dies nachzuprüfen, um eine sichere Antwort auf d. Frage zu erhalten: Sind überall, ganz allgemein, die Radialwände die Stellen der stärksten epidermalen Transpiration?

Die Methoden und ihre Brauchbarkeit.

1. Membranfärbungen.

Berliner Blau und Turnbells Blau (getrennte Lösungen). - Die Mehrzahl der verwendeten Methoden sind wiederum Diffusionsmethoden. Bei der hier zu besprechenden wurden getrennte Lösungen benützt, zur Erzeugung eines Niederschlags von Berliner Blau: Ferrocyankali und Ferrisulfat (dies ist besser als das sehr giftige Chlorid) und von Turnbells Blau: Ferricyankali und Ferrosulfat. Als geeignete Konzentrationen erwiesen sich die Cyankali-Verbindungen in 1%, die Sulfatverbindungen in 0,5% Lösung. Einen augenfälligen Unterschied bei Benützung von Berliner Blau und Turnbells Blau habe ich nicht beobachtet. Doch wurde zuletzt, der grösseren Haltbarkeit der Lösungen wegen, ausschliesslich Berliner Blau verwendet.

a. Eindringen beider Lösungen von aussen durch die unverletzte Epiderm. - Zuerst wurden die Blätter in Ferrocyankalium gelegt, dann mit einer stark wirkenden Brause-Vorrichtung abgespült und hierauf in Ferrisulfat-Lösung übertragen (bzw. erst Ferricyankalium, dann Ferrosulfat). Versäumt man es, die Blätter nach der Behandlung mit der ersten Lösung kräftig abzuspülen, so entstehen leicht auf der Aussenseite des Blattes Niederschläge, die das Auge über den wirklichen Ort



Radialwand-Färbung bei Ceratophyllum. Fig. 2. Flächenschnitt,

Fig. 3. Querschnitt, verschiedene Stadien (a - d).

des Eindringens täuschen können. Wurden die Blätter zuerst in das Sulfat gelegt und dann in das Cyankalium, so war die Färbung weniger gut. Im allgemeinen blieben die Blätter in jeder Lösung 24 Stunden lang, die von Wasserpflanzen der grösseren Permeabilität ihrer Membranen wegen kürzere Zeit (*Elodea* z.B. in Ferrocyankali 3 Stunden; in Ferrosulfat trat dann sofort Blaufärbung ein), die von Sklerophyllen längere Zeit. Nach dieser Behandlung erscheint das Blatt, je nach dem verwendeten Objekt, ± blau gefärbt.

Kommt die erste Lösung in starker Konzentration (z.B. 10% Cyankali-Lösung) zur Anwendung, das Sulfat als zweite Lösung in schwacher (z.B. 0,5%), so erfolgt aus leicht begreiflichen Gründen keine Färbung im Innern des Blattes, sondern es bildet sich fast aller Farbstoff an der Oberfläche (z.B. bei *Aristolochia Sipho* gut zu beobachten), oft in dicht flockiger Ausfällung.

Betrachtet man nun einen Flächenschnitt der gefärbten Partien (Fig. 2) unter dem Mikroskop, so findet man besonders stark oder ausschliesslich die Radialwände der Epidermiszellen blau gefärbt. Auch der Querschnitt (Fig. 3) bestätigt diese Beobachtung.

Mag diese Berliner-Blau-Methode für den Nachweis der besondern Permeabilität der Radialwände auch relativ einwandfrei sein, so versagt sie doch in sehr vielen Fällen. Gute Ergebnisse lieferten die meisten Wasserpflanzen und verschiedene andere Objekte, die schlechtesten die Sklerophyllen mit dicker Kutikula, aber auch viele Blätter mit dünnen Membranen eigneten sich für diese Methode nicht.

In der folgenden Liste sind die Pflanzen, bei denen ich eine Färbung der Antiklinen konstatieren konnte, aufgeführt. Die Objekte, bei denen die Blätter abstarben ohne sich überhaupt zu färben, sind nicht mit aufgezählt, da sie keine klare Antwort auf die Fragestellung ergeben.

Blätter von Landpflanzen: *Trichomanes radicans*, *Pteris aquilina*, Nektarien des Blattstiels, *Pteris cretica*, Hydathoden, *Dioon edule*, *Hordeum vulgare*, junges Blatt, *Secale cereale*, junges Blatt, *Carex firma*, junges Blatt, *Iris pumila*, *Billbergia nutans* Wendl., Saugschuppen, *Nidularium fulgens*, Saugepithel, *Ochloa latifolia*, *Aristolochia Sipho*, *Eschscholtzia californica*, *Spiraea Ulmaria*, *Saxifraga umbrosa*, *Syringa chinensis*, *Acer Negundo*, *Orobancha rubens*, Axe, Blüten, Blätter, *Cornus sanguinea*, *Senecio Doronicum*, *Calendula officinalis*. - Meist erscheinen nur wenige Stellen des Blattes gefärbt, und fast stets tritt d. Färbung fleckenweise auf.

Günstige Objekte: *Pteris cretica* (Hydathoden), *Iris germanica*, *Orobancha rubens* und ganz besonders *Senecio Doronicum*, dessen Blätter sich auch ziemlich gleichmässig färben.

Blätter von Wasserpflanzen: Die Färbung pflegt hier regelmässiger zu sein als bei den Blättern der Landpflanzen: *Isoetes echinospora*, *Limncharis Humboldtii*, *Potamogeton natans*, § *Potamogeton speciosus*, *Aponogeton distachyus* (kleinzelliges Epidermisgewebe der Unterseite), *Lemna minor*, *Elodea canadensis*, *Nuphar advenum*, *Ceratophyllum demersum*, § *Callitriche vernalis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Hippuris vulgaris*, *Bacopa monniera*, *Hottonia palustris*, *Limnanthemum nymphaeoides*, (kleinzelliges Epidermisgewebe der Unterseite), § *Heteranthera zosteraefolia*, § *Myriophyllum proserpinacoides*, § *Sagittaria teres*, § *Vallisneria spiralis*.

Sehr günstige Objekte: *Hottonia palustris*, *Elodea canadensis* (Unterseite), *Potamogeton natans*, *Aponogeton distachyus*, *Limnanthemum nymphaeoides* (bei den beiden letzteren besonders das kleinzellige Gewebe). - Bei den mit § bezeichneten Objekten wurde auch öfters ein Eindringen durch die Frontalwand beobachtet (Fig. 4), bei *Sagittaria teres* und *Vallisneria spiralis* fast ausschliesslich.

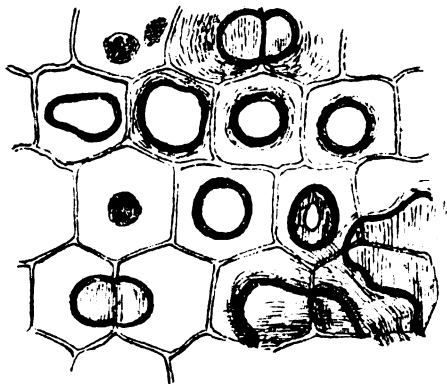


Fig. 4. Eindringen der Lösungen durch die Frontalwand bei *Vallisneria spiralis*, Flächenschnitt.

Bei *Elodea canadensis* erhält man meist nur auf der Blatt-Unterseite Radialwand-Färbung, auf der Oberseite hingegen färben sich Partien der Frontalwand gleichmässig blau (nicht ringförmiges Ausbreiten wie bei *Vallisneria* etc., vergl. MOLISCH, 32).

Man könnte einwenden, dass die beobachtete Radialwandfärbung nur auf einer einfachen Adsorption des Farbstoffes oder seiner einzelnen Bestandteile beruhe; denn in der Tat werden Metalle von den Pektinsubstanzen, die ja einen wesentlichen Bestandteil der Radialwände ausmachen, adsorbiert (DEVAUX, 33). Doch kann diese Adsorption nicht die alleinige Ursache der starken Radialwand-Färbung sein, denn man beobachtet häufig, wie die Färbung in den Radialwänden von aussen her weiterwandert

(z.B. bei Haaren, *Ceratophyllum*, *Carex firma*, *Iris germanica*) und wie sie von der Radialwand auf die Frontalwand übergreift (Fig. 5). Aber auch da, wo die Pektinsubstanzen zurücktreten, so in den Frontalwänden von *Sagittaria* und *Vallisneria* kann man deutlich ein Weiterwandern der Färbung wahrnehmen.

Das deutlichste Beispiel gab *Eschscholtzia californica*. Hier war zwar die Antiklinenfärbung nicht sehr ausgeprägt, aber das Weiterwandern der Lösungen in den Membranen durch die Bildung LIESEGANGScher Zonen (Fig. 6) in schönster Weise charakterisiert. Auch bei manchen andern Objekten liess sich ähnliches beobachten, doch nie in so schöner Ausbildung. Offenbar erfordert das Auftreten LIESEGANGScher Zonen eine besondere Konsistenz der die Membranen bildenden Gele.

Wenn sich dem Auge auch nicht immer klare, eindeutige Bilder bieten, und man sich bisweilen lange bemühen muss, um gute Schnitte zu bekommen, so glaube ich doch, dass sich schon aus diesen Versuchen eine Bestätigung des von BUSCALIONI u. POLLACCI entdeckten Phänomens ergibt.

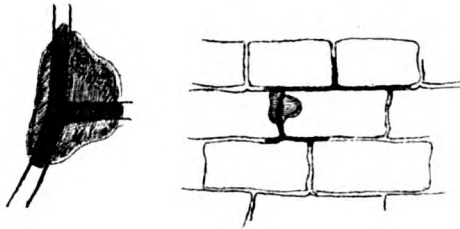


Fig. 5. Übergreifen der Radialwand-Färbung auf die Frontalwand bei *Iris germanica* (links) und *Aponogeton distachyus* (rechts).

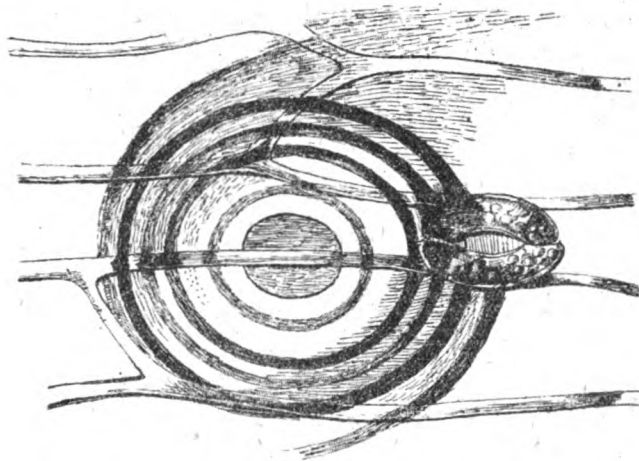


Fig. 6. Bildung LIESEGANGScher Zonen bei *Eschscholtzia*.

Noch zwei andere Methoden, die zwar nicht eindeutig sind, aber in anderer Hinsicht einiges Bemerkenswertes bieten, mögen Erwähnung finden:

b. Eindringen beider Lösungen nach Entfernung der einen, meist der unteren Epidermis. - Es wurde mittels Rasiermessers die eine, meist die untere Epidermis losgelöst und nun die Blätter wie oben in die Lösungen übertragen. Die Blätter braucht man meist nur kurze Zeit (etwa 3 - 5 Stunden) im Ferrocyankalium liegen zu lassen; dann werden sie gründlich mit der Brause abgespült und in Ferrisulfat gelegt. Schon nach ca. 1/2 bis 2 Stunden sind die von der Epidermis entblößten Partien vollständig gefärbt. In allen Fällen (über 40 untersucht) erschienen die Membranen bis unter die Kutikula hin gefärbt; die Färbung der Radialwände war auch auf Flächen- und Querschnitten deutlich hervortretend.

Von Objekten seien angeführt: *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia*, *Funkia ovata*, *Majanthemum bifolium*, *Cypripedium Calceolus*, *Sedum kamschaticum*, *Sedum reflexum*, *Calamagrostis Halleriana*, *Nuphar advenum*, *Fagus silvatica* Sonnen- u. Schattenblätter, *Cornus alba* Sonnen- u. Schattenblätter, *Acer Negundo*, *Nicotiana rustica*, *Hedysarum coronarium*, *Echium violaceum*, *Hedera Helix*, *Teucrium Chamaedrys*, *Calendula officinalis*, *Senecio Doronicum*.

Aus dem Eintreten der Radialwand-Färbung (bei zu langer Behandlung färben sich auch die Frontalwände) wird man aber nicht unbedingt auf eine starke Permeabilität der Radialwand-Partien schliessen dürfen, da der Protoplast gleichsam wie ein Schirm die Frontalwände vor der Berührung mit den Flüssigkeiten schützt. Von Interesse ist es aber, wie man häufig das Umbiegen der Färbung in die Radialwände verfolgen kann (Fig. 7), z.B. bei *Majanthemum*, *Syringa*, *Hedysarum*, war dies gut zu beobachten. Von Interesse ist ferner der Anschluss der gefärbten Zone nach aussen. Entweder färben sich die "Köpfchen" (Fig. 7, c) der Radialwände ganz, oder nur die mittleren Partien (Fig. 7, b). Die Färbung wandert da besonders schnell weiter, wo mehrere Zellen zusammenschliessen und an der Innenseite der Interzellularräume.



Fig. 7. Umbiegen der Radialwandfärbung in die Frontalwände (d, e) und Anschluss der gefärbten Zone nach aussen (b, c).

Auch verdient der Umstand hervorgehoben zu werden, dass sich in kurzer Zeit die Membranen bis zur oberen Kutikula hin gefärbt haben, während die Pro-

toplasten nur in der Nähe der Wundflächen gefärbt erschienen, was mir für die grössere Leitungsfähigkeit der Membranen (im SACHSschen Sinne) zu sprechen scheint. Sogar bei den dicken Blättern von *Sedum reflexum* erscheinen die Membranen, allerdings erst nach etwas längerer Zeit, bis zur entgegengesetzten Blattseite hin blau gefärbt.

c. Eindringen der einen Lösung von aussen, das der anderen von innen, nach Entfernung der einen Epidermis.— Die Blätter schwammen mit der Oberseite auf der Ferrocyankalium-Lösung, auf die Unterseite wurde nach Entfernung der Epidermis ein Tropfen Ferrisulfat gebracht und dafür gesorgt, dass der Tropfen nicht eintrocknete. Bei verschiedenen Objekten, die bei Benützung der unter a. beschriebenen Methode versagt hatten, liess sich so eine Antiklinen-Färbung erzielen.

Bei dieser Versuchs-Anstellung ist zu beachten, dass unter umgekehrten Verhältnissen, wo also das Ferrisulfat von aussen, das Ferrocyankalium von innen eindrang, keine Färbung eintrat.

Untersuchte Objekte: *Pellionia argentea*, *Hippesatrum reticulatum*, *Saxifraga umbrosa*, *Aloe cymbifolia*, *Aloe arborescens* (seitlich der Radialwände), *Semperivum undulatum*, *Mamillaria longimanna*, *Kleina articulata*.

Die Blätter der dickblättrigen Sukkulenten wurden zur Erleichterung der Diffusion ausgehöhlt.

Mag diese Methode auch besser sein als die unter b. beschriebene, so wird doch auch hier für die eine Lösung wenigstens die abschirmende Wirkung des Protoplasten zur Geltung kommen. Doch wenn erst a l l e Wände mit dem Ferrisulfat durchdrungen sind, und dann die Färbung durch die von aussen eindringende Ferrocyankali-Lösung erfolgt, so wird die gefärbte Zone mit Sicherheit den Ort der grössten Permeabilität bezeichnen.

Methylenblau (0,2% wässrige Lösung). — Gegen die Anwendung von Methylenblau für unsere Zwecke lässt sich folgendes geltend machen: Methylenblau wird von den Pektinsubstanzen adsorbiert (vergl. STRASBURGER, 34), die in den Frontalwänden d. Epidermis zurücktreten, die aber einen wesentlichen Bestandteil der Radialwände (besonders der Mittel-Lamelle) bilden. Und so ist es bisweilen schwer zu entscheiden, ob die starke Antiklinen-Färbung nur auf einer Speicherung des Farbstoffes durch die Pektinate beruht oder ob sie wirklich den locus minoris resistentiae bezeichnet. Doch ist die Färbung meist so intensiv, dass sie sich durch eine Adsorption des Farbstoffes allein nicht erklären lässt. Für die Verwendbarkeit von Methylenblau spricht namentlich der Umstand, dass man oft gute Anfangsstadien der Färbung findet. Auch lässt sich ein beträchtlicher Teil des Farbstoffs den Membranen wieder entziehen, wenn man die Blätter unter öfterem Wasserwechsel mehrere Tage im Wasser liegen lässt, was nicht der Fall sein dürfte, wenn nur eine Adsorption des Farbstoffes vorläge.

Trotz dem besprochenen Mangel bildet die Methode eine willkommene Ergänzung zu der Berliner-Blau-Methode, da sie nur selten versagt und da sie immerhin noch brauchbarer ist als die unter b. und c. beschriebenen Methoden. Ausserdem bestätigt sie uns, worauf nochmals ausdrücklich hingewiesen sein soll, dass die schon schwach kutikularisierten Epidermen der durch eine geringe epidermale Verdunstung ausgezeichneten Begonien, Tradescantien und Crassulaceen im wasser-durchtränkten Zustand eine nicht wesentlich geringere Durchlässigkeit besitzen als die von anderen, gleich stark kutikularisierten Gewächsen. So war z.B. ein Blatt von *Boehmeria metallica* binnen wenigen Stunden vollständig dunkelblau gefärbt, desgleichen die so langsam welkenden Tradescantien-Blätter, während in derselben Zeit die Blätter der meisten Sklerophyllen noch keine Spur von Färbung erkennen liessen.

Die Antiklinen-Färbung ist bei den meisten Blättern sehr scharf; am schnellsten tritt sie bei den submersen Wasserpflanzen ein. Je dicker die Kutikula ist, umso langsamer pflegt die Färbung einzutreten (vergl. auch die Säureversuche, oben). Die am stärksten kutikularisierten Blätter blieben auch nach mehrtägiger Behandlung mit Methylenblau ungefärbt. Die Membranen mancher Sukkulenten färben sich nur schwer oder gar nicht, obwohl der Farbstoff reichlich eingedrungen ist;

er wird dann von dem gerbsäure-haltigen Zellsaft gespeichert.

Auch die Objekte, bei denen (aus sekundären Gründen) keine Radialwand-Färbung eintrat, seien angeführt, weil man aus dem Nicht-Eintreten der Methylenblau-Färbung (siehe unten, unter C), im Gegensatz zu der Berliner-Blau-Färbung doch wohl Schlüsse auf die Permeabilität der Epidermis ziehen dürfen.

Untersuchte Objekte. Wasserpflanzen, sämtlich mit scharfer Radialwand-Färbung: *Elodea canadensis*, *E. densa*, *Hottonia palustris*, *Ludwigia malortii*, *Cabomba aquatica*, § *Heteranthera zosterifolia*, § *Vallisneria spiralis*, *Elatine macropoda*, *Sagittaria isoetifolia*, § *S. teres*, § *Potamogeton spec.*, *Myriophyllum spec.*, *Jussiaea salicifolia*, *Najas microdon*.

Auch die Blätter, deren Frontalwände sich mit Berliner Blau gefärbt hatten (§) zeigten mit Methylenblau nur Radialwand-Färbung. Ob uns das Methylenblau in diesem Falle über den Ort der stärksten Permeabilität täuscht, oder ob, was nicht unwahrscheinlich ist, sowohl die Frontalwände wie die Radialwandpartien in gleicher Weise durchlässig sind, möchte ich nicht entscheiden.

Landpflanzen. - Die Zeichen + bezeichnen scharfe, - keine scharfe Radialwandfärbung, auch nach mehreren Tagen nicht; sind dann blaue Flecke aufgetreten, so ist die Färbung meist diffus (Wände und Zell-Inhalt). Auch die Kutikula färbt sich bisweilen etwas, so z.B. bei *Hedera Helix* mit hellgrüner Farbe.

Todea Fraseri +, *Trichomanes radicans* +, *Tradescantia zebrina* +, *Tradescantia longifolia* +, *Begonia hydrocotylifolia* +, *B. asarifolia* +, *B. rubella* +, *Pellionia argentea* +, *Peperomia arifolia* +, *B. magnoliifolia* -, *Kleinia articulata* (gespeichert durch den Zell-Inhalt), *Othonna crassifolia* (ebenso), *Kleinia neritifolia* -, *Aloe cymbifolia* +, *Sedum album* (gespeichert), *Crassula arborescens* +, *C. tetragona* +, *Echeveria metaffica* +, *E. retusa* +, *E. scapophylla* (+ nach längerer Zeit), *Sempervivum tectorum* +, *Mesembrianthemum tenuifolium* +, *M. spectabile* +, *Selaginella grandis* +, *Croton variegatus* +, *Dioscorea discolor* (+ und Papillen gefärbt), *Maranta socca* (schwache Radialwandfärbung), *Majanthemum bifolium* (ebenso), *Ficus elastica* -, *Agave striata* -, *Cypripedium grande* -, *Evonymus fimbriatus* -, (diffus), *Nerium Oleander* -, *Olea chrysophylla* -, *Mahonia aquifolium* - (kaum, diffus), *Dracaena fruticosa* (ebenso), *Aucuba japonica* +, *Ruscus racemosus* +, *Ilex opaca* -, *Buxis sempervirens* -, *Myrtus communis* -, *Hedera Helix* - (diffus).

Von andern Färbungsmethoden erprobte ich die mit Goldchlorid (1:1000), die bei Crassulaceen z.B. gute Resultate ergab, und Ferrocyankupfer (getrennte Lösungen) bei verschiedenen Objekten.

2. Farbumschläge.

Verwendung von Salzsäure bei blau gefärbten Blütenblättern. - Eine Methode, gegen die sich wohl kaum Einwände erheben lassen, besteht darin, dass man blau gefärbte Blütenblätter in verdünnte Salzsäure legt und den alsbald erfolgten Farbumschlag des Anthocyans unter dem Mikroskop verfolgt: zuerst verblasst der blaue Farbstoff an den Zellgrenzen, um allmählig in eine rote Farbe umzuschlagen. Endlich greift die Färbung auf den gesamten Zellsaft über. Die Säure dringt also durch die Antiklinen ein, was sich durch den an den Zellgrenzen beginnenden Farbumschlag kundgibt. Wählt man sehr dunkel gefärbte Blüten (am besten solche mit polygonalen Epidermiszellen), so ist der Umschlag am deutlichsten. Um die Beobachtung zu erleichtern, empfiehlt es sich, vor dem Versuch die Luft aus den Interzellularen zu entfernen. Bei papillösen Epidermen beginnt die Rotfärbung auch an der Spitze der Papillen (vergl. BUSCALIONI und POLLACCI).

Wurden umgekehrt rote Blütenblätter in Ammoniakwasser gelegt, so war die Reaktion nicht so scharf.

Günstige Objekte sind blaue Blütenblätter von: *Hepatica triloba*, *Tillandsia Lindenii*, *Scilla sibirica*, *Begonia spec.*, *Onchalodes verna*, *Aubrietia deltoidea*.

Auch bei dieser Untersuchungsweise muss man bisweilen mehrere Präparate durchmustern, ehe man klare Bilder findet.

Künstlich gefärbte Blätter. - Einen andern Weg schlug ich bei Moosen ein,

bei denen die Berliner-Blau-Reaktion fast stets versagt hatte. Ich färbte die Blätter mit einem bei Säure-Zusatz einen Farbumschlag zeigenden Farbstoff und kontrollierte dann unter dem Mikroskop, von wo aus die Verfärbung beginnt. Als günstig erwies sich eine wässrige Gentianaviolett-Lösung, die bei Zusatz von Salzsäure zuerst in Blau und dann in Grün übergeht. Mit Vorteil versetzt man die Gentianaviolett-Lösung mit einigen Tropfen Ammoniak, damit die Blätter, die man so lange in der Lösung liegen lässt bis sie reichlich Farbstoff gespeichert haben, einen möglichst reinen violetten Farbton annehmen. Die Membranen sowohl wie der Protoplast pflegen Farbstoff zu speichern. Nachdem man die Blätter gründlich mit alkalisch reagierendem Wasser abgespült hat, legt man sie in verdünnte Salzsäure, um dann zu beobachten, wie sich die Radialwände zuerst blau färben; erst allmählich greift die Färbung auf den Zell-Inhalt über, bis schliesslich das ganze Blatt diffus grün gefärbt erscheint. Wie die zuletzt beschriebene Methode erfordert auch diese ein schnelles Arbeiten.

Klare Resultate ergeben die Blätter von *Atrichum undulatum*, *Mnium hornum* und besonders *Mnium undulatum*.

Wegen der Kleinheit der Zellen oder nur spärlicher Farbstoff-Speicherung eignen sich nicht alle Moose zu diesen Versuchen. Andere, aber grosszellige Blätter wie die von *Hookeria lucens*, erwiesen sich ebenfalls als ungeeignet, obwohl hier, wie auch bei den oben genannten Objekten, das Gentiana-Violett selbst schon durch die Radialwände eindringt.

3. Auspressen von Wasser. Bestäubungsmethode mit Nachtblau.

Nachdem ich die Überzeugung gewonnen hatte, dass die verschiedensten Lösungen über den Antiklinen am leichtesten eindringen, schien es mir wichtig, auch umgekehrt den Austritt des Wassers über den Radialwänden sichtbar zu machen, womöglich auf noch natürlicherem Wege, als ihn BUSCALIONI und POLLACCI sichtbar gemacht hatten.

Zu diesem Zweck überzog ich die Blätter nach einem Verfahren, wie es die Radierer zur Herstellung der Aquatinta-Töne benützen, mit einem ganz feinen Staube von dem in Wasser ungemein leicht löslichen Nachtblau.

Zur Erzeugung dieses Staubes liess ich eine Pappröhre von 2 Meter Länge und 15 cm Durchmesser herstellen, die innen mit glattem Karton ausgekleidet, oben u. unten geschlossen und in einer Höhe von etwa 10 cm über dem unteren Boden durch eine Schiebetür verschliessbaren Öffnung versehen war. Diese führte auf einen zur Aufnahme der Objekte dienenden Rost. Die Röhre wurde mit 35 g feinst im Mörser zerriebenem gut getrocknetem Pulver von Nachtblau beschickt, dann geschüttelt, aufrecht gestellt und 1/4 Stunde sich selbst überlassen, damit die gröberen Farbstoff-Partikelchen sich erst zu Boden setzten. Hierauf wurden die zu untersuchenden Objekte 1/2 bis 1 Stunde der Bestäubung unterzogen. Bei mikroskopischer Betrachtung sieht man (Fig. 8) dann das Blatt von einer feinen Schicht schwarzblauer Farbstoffkörnchen überzogen.

Anfangs wurden dicke Flächenschnitte von den zu diesen Versuchen am besten geeigneten Begonien- und Tradescantien-Blättern mit dem durchscheinenden Wassergewebe und den grossen Epidermiszellen hergestellt. Nach vorgenommener Bestäubung wurden sie auf einem Objektträger über der Bunsenflamme vorsichtig erwärmt; hierbei ist eine Temperatur erforderlich, welche die Lebensgrenze der Protoplasten weit überschreitet. Hat man gerade die richtige Temperatur getroffen, so sieht man bei mikroskopischer Betrachtung der Schnitte diejenigen Farbstoff-Partikelchen, welche den Radialwänden aufsitzen, mit hellblauer Farbe gelöst, während sie über den Frontalwänden meist vollständig ungelöst bleiben. Überschreitet man die für den Versuch günstigste Temperatur, so schmilzt der Farbstoff diffus über der ganzen Epidermis. Doch unterscheiden sich die geschmolzenen Partien von den gelösten durch ihre violette, etwas metallische Farbe deutlich.

Gute Resultate ergaben: *Begonia hydrocotylifolia* x *asarifolia*, *Impatiens Holstii*, *Begonia Rajah*, *B. Reichenheimii*, *Tradescantia zebrina*.

Je turgeszenter die Blätter vor dem Versuche sind, umso besser gelingt das

Experiment.

Wenn die Versuchsbedingungen nun auch keineswegs natürlich sind, so zeigen sie doch aufs Deutlichste, dass dem Protoplasten kein Anteil an dem Phänomen der Transpiration zukommt.

Um annähernd normale Bedingungen zu erzielen, benützte ich später ganze Blätter. Nachdem sie auf die eben beschriebene Weise überstülpt waren, wurde unter einem Quecksilberdruck von ca. $1/2$ Atm. Wasser in den Blattstiel eingepresst. Dies etwas komplizierte Verfahren hat den Nachteil, dass sich infolge des hohen Druckes leicht Risse in der Epidermis bilden (z.B. *Rumex Patientia*, *Alisma Plantago*, *Leucojum vernum*), durch die dann Wasser austritt. Durch die Benetzung der Blattspreite wird so der ganze Versuch verdorben. In andern Fällen welken die Blätter trotz Einpressen von Wasser, sodass kein Wasser aus der Epidermis austreten kann.

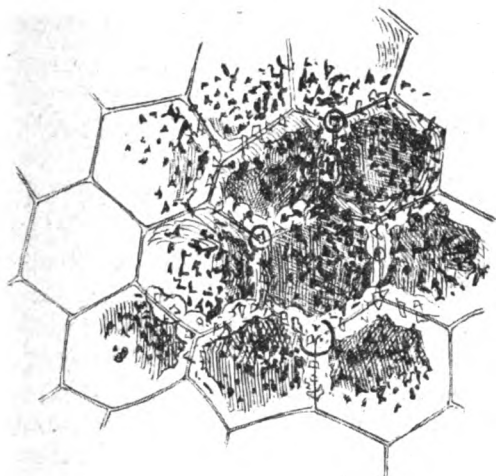


Fig. 8. Lösung des Farbstoffs über den Radialwänden; der Deutlichkeit halber sind die Partien, an denen der Farbstoff ungelöst blieb, dunkel gehalten.

Doch war es mir von Wert, wenigstens bei einem Objekte auf diese wohl noch am meisten den natürlichen Verhältnissen nahekommende Versuchsanordnung positive Resultate zu erzielen; es gelang dies in eindeutiger Weise bei 3 Versuchen mit *Tradescantia zebryna*, wo sich nach einem bis mehreren Tagen schon makroskopisch sichtbare hellbaue Flecken mehr oder weniger regelmässiger Art gebildet hatten, die bei der mikroskopischen

Betrachtung im Sonnenlicht deutlich eine Lösung des Farbstoffs an den Zellengrenzen erkennen liessen.

Doch bei keinem andern Objekt gelang mir dies Experiment. Und dies dürfte auch nicht verwunderlich, da die Molekularkräfte in den Membranen, die dem Wasseraustritt entgegen wirken, sicher sehr gross sind.

Eine andere Möglichkeit des epidermalen Transpirationsnachweises wäre noch die, Farbstofflösungen durch den Blattstiel aufsaugen zu lassen und dann zu untersuchen, wo die Färbung in der Blatt-Epidermis zuerst auftritt.

Eigene Versuche verliefen zwar ergebnislos. Dass dieser Weg aber zum Ziele führen kann, zeigt eine zufällige Beobachtung von KÜSTER (35), der Guinea-Grün durch den Blattstiel aufsaugen liess (Objekt: *Oenothera speciosa*) und dann feststellen konnte, dass sich "die Köpfchen an den Radialleisten der Epidermiszellen" tief grün gefärbt hatten. Doch wird man nicht mehr und nicht weniger aus diesem Versuch schliessen dürfen wie aus den oben unter 1. b und c beschriebenen, denn wie dort wird auch hier der Protoplast der Epidermiszellen dieselbe abschirmende Wirkung ausüben, sodass sich die Radialwände eher als die Frontalwände färben müssen. Deshalb habe ich diesen Weg nicht weiter verfolgt.

Spezialfälle. - Nur kurz möge auf einige Erscheinungen hingewiesen werden, die einem bei der Anwendung der Färbungsmethoden in die Augen springen.

Häufig färben sich die Schliesszellen blau, ohne dass die Färbung von der Atemhöhle ausgeht. Von hier aus breitet sich die Färbung diffus oder in den Membranen weiter im Blatt aus. Auch die Nebenzellen können sich bisweilen lebhaft färben (z.B. *Theobroma Cacao*). Da uns die Untersuchungen STAHLs (4) und BUSCALICINIs und POLLACCIs gezeigt haben, dass die Schliesszellen stärker transpirieren als die übrigen Epidermiszellen, dürfen wir wohl auf diese Erscheinung hinweisen und sie mit der besonders ausgeprägten Permeabilität ihrer Membranen in Zusammenhang bringen.

Bei Haaren und Borsten bemerkte ich (bei Verwendung getrennter Lösungen, die Berliner Blau erzeugen) entweder Eindringen von der Spitze aus und dann diffus, oder auf die Zellwand beschränktes Ausbreiten der Lösung oder scharfe Radialwandfärbung bei mehrzelligen Haaren, so bei *Orobancha rubens*, *Galeopsis Tetrahit*, *Erodium cicutarium*, *Tussilago fragrans*, *Senecio Doronicum*, *Cichorium Intybus*, *Calendula officinalis*. Von der Radialwand aus schritt dann die Färbung ringförmig in der äusseren Zellwand fort und zwar merkwürdiger Weise fast immer nur nach innen zu, also in polarer Ausbreitung der Lösungen. Von ähnlichem berichten TRAUBE, MENGHARINI und SCALA (36), die bei *Cladophora* polare Farbstoffspeicherung beobachteten. Ringförmiges Weiterschreiten der Lösungen in den Membranen war auch für d. hörnchenförmigen Trichombildungen am Rande mancher Moosblätter charakteristisch, so bei *Fissidens spec.* und *Mnium hornum*, wo die Lösungen an der Spitze der Trichome eingedrungen waren.

Dann zeigte sich nicht selten eine merkwürdige Erscheinung, auf die schon kurz hingewiesen wurde, nämlich dass die Epidermis über den Blattnerven besonders permeabel ist, eine Eigentümlichkeit, die schon GARREAU (1) mittels der Osmometer-Methode entdeckt hat (z.B. *Gentiana lutea*, *Dipsacus laciniatus*, *Centaurea garganica*, *Cnicus oleraceus*). Die Lösungen von Berliner Blau, Methylenblau bzw. Salzsäure dringen über den Blattnerven am schnellsten ein; Objekte: *Aristolochia Siphon*, *Theobroma cacao*, *Bergenia crassifolia*, *Cichorium Intybus*, *Acer Negundo*, *Hordeum distichum*, *Iris germanica*. Doch verhalten sich die Blätter derselben Art sowohl wie die einzelnen Partien desselben Blattes recht ungleich. Ein sehr günstiges Objekt bildet *Aristolochia*, besonders dann, wenn zuerst 10% Ferrocyanallium, dann 0,5% Ferrisulfat zur Verwendung kommt; dann quillt gleichsam der Farbstoff über den Nerven heraus.

Es wäre wohl der Mühe wert, diesen eigentümlichen Verhältnissen weiter nachzugehen.

C. THEORETISCHE ERWÄGUNGEN ÜBER DIE URSACHE DER ANTIKLINENTRANSPIRATION UND WEITERE VERSUCHE.

In den beschriebenen Versuchen kann man wohl, trotz verschiedenen Mängeln der Methoden im einzelnen, eine volle Bestätigung des von BUSCALIONI und POLLACCI aufgestellten Satzes erblicken, wonach im allgemeinen die "kutikulare" Transpiration von den Radialwänden ausgeht. Ausnahmen bilden, worauf die Forscher ausdrücklich bereits hinweisen, papillöse Blattepidermen (z.B. *Dioscorea*, papillöse Blütenblätter), bei denen neben einer Antiklinen-Transpiration auch eine, meist etwas geringere, Transpiration von der Frontalwand ausgeht. Spezialfälle stellen auch manche Wasserpflanzen dar (*Vallisneria*, *Sagittaria teres*), bei denen sich offenbar auch die Frontalwände als leicht permeabel erwiesen. Ausnahmen, aber infolge sekundärer Umstände, bilden auch nicht wenige Sklerophylle und stark kutikularisierte Sukkulente, worauf noch näher einzugehen sein wird.

1. Die Schichtung der Membranen und ihre Beziehung zur Antiklinentranspiration.

Zur Erklärung des Phänomens der Antiklinen-Transpiration greifen BUSCALIONI und POLLACCI auf die SACHSsche Theorie von der Bewegung des Imbibitionswassers in der Zellmembran zurück und sagen geradezu, dass durch ihre Entdeckung die SACHSsche Hypothese eine Bestätigung erfahren hätte.

SACHS (37) nahm bekanntlich aufgrund vieler, hier nicht näher zu erörternder Versuche an, dass das Wasser nicht nur im Lumen der Gefässe aufsteige, sondern besonders in den Membranen der Holzzellen selbst. Diesen Satz verallgemeinert er dahin: In a l l e n Geweben findet die Wasserbewegung in den Zellwänden statt.

WIESNER (38) präzisiert diese Anschauung noch, indem er klar den Unterschied betont, der sich geltend machen müsse, wenn das Imbibitionswasser in der Richtung der Membranschichten oder senkrecht zu diesen sich bewege. Senkrecht zu den

Schichten soll die Wasserbewegung auf grössere Widerstände stossen und dadurch eine Verzögerung erleiden. Auch WIESNERS Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf die Bewegung des Imbibitionswassers im Holze.

Betrachten wir die Erscheinung der Antiklinen-Transpiration unter dem Gesichtswinkel der Theorie von SACHS und WIESNER und unterziehen wir die Epidermis einer genaueren Betrachtung, so bemerken wir, dass die Schichten der Radialwände nach der Frontalwand umbiegen (Fig. 9), während eine oft stark lichtbrechende, dem Auge mehr homogen erscheinende Substanz, die sich mit Berliner Blau und Methylenblau intensiv färbt und reich an Pektinsubstanzen ist (durch Rutheniumrot färbbar), die Epidermiszellen nach aussen zu "verkittet".

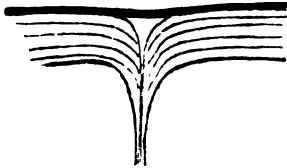


Fig. 9.

Nehmen wir nun an, wie es heute allgemein geschieht, dass die Schichtung der Membranen auf einem Wechsel wasserreicher und wasserärmerer Lamellen beruht, die ausserdem eine verschiedene chemische Zusammensetzung haben können (WISSELINGH, 39), so liegt der Gedanke nahe, dass die

Wasserteilchen parallel der Schichtung sich schneller bewegen werden (Radialwand) als wenn sie senkrecht zu der Schichtung abwechselnd wasserreichere und wasserärmere Lamellen zu passieren haben (Frontalwand). Da nun die "Kittsubstanz", wie uns das Experiment lehrte, eine starke Durchlässigkeit besitzt, so werden die Wasserteilchen von der Radialwand her die Kutikula leichter erreichen können als von der Frontalwand her; die Kutikula wird dann über den Radialwänden mit Wasser durchtränkt werden und auf diese Weise eine reichliche Wasserdampf-Abgabe über den Radialwänden ermöglichen.

Voraussetzung für diese Erklärung bleibt aber stets, dass das Imbibitionswasser in den Membranen in grösserem Massstab wandert und in der Richtung der Schichten sich schneller bewegt als senkrecht dazu. Ich glaube aber mit BUSCALIONI und POLLACCI, dass gerade in der Antiklinen-Transpiration eine teilweise Begründung der SACHSschen Theorie zu erblicken ist.

Bei dieser Erklärungsweise brauchten wir auch nicht zu der Annahme zu greifen, dass die Kutikula über den Radialwänden permeabler sei als an den andern Stellen. Denn weder auf mikroskopischem noch auf mikrochemischem Wege (durch Kochen der Schnitte mit Laugen und Säuren) liess sich eine geringere Resistenz oder eine geringere Dicke der Kutikula über den Radialwänden nachweisen.

HÖHNEL (40) hat diese Frage einer eingehenden Prüfung unterzogen. PAYEN (citiert bei HÖHNEL) hatte beobachtet, dass die Kutikula von *Cereus peruvianus* nach Behandlung mit kochender Salpetersäure, Wasser und Ammoniak unter dem Deckglas vorsichtig hin und her geschoben, in Stücke zerspringt, deren jedes dem Umriss einer Epidermiszelle entspreche. Hieraus schloss er auf eine geringere Resistenz der Kutikula über den Radialwänden. HÖHNEL beobachtete dieselbe Erscheinung; wies aber nach, dass "diese Trennung nicht etwa Folge eines chemisch verschiedenen Verhaltens der Trennungslinien der Epidermiszellen entsprechenden Stellen des Kutikular-Komplexes ist, sondern aus zufälligen (durch das Verfahren selbst verursachten) "ganz unwesentlichen mechanischen Ursachen geschieht". Im Gegenteil ist der Kutikularkomplex (infolge der Kutikularleisten) an den Zellgrenzen am resistantesten.

2. Pektinsubstanzen und Antiklinentranspiration.

Bei Benützung der Berliner-Blau und Methylenblau-Methode beobachtet man häufig eine besonders intensive Färbung der Mittel-Lamelle, während die sie begrenzenden Zellulose-Häute bisweilen gänzlich ungefärbt bleiben (z.B. bei *Iris punctata*, *Iris germanica*, *Syringa chinensis*, *Pteris aquilina*, *Elodea canadensis*). Wenn wir uns nun auch vor Augen halten wollen, dass Methylenblau sowohl wie die Metallionen von den Pektinsubstanzen adsorbiert werden, so schliesst dies doch nicht den Gedanken aus, das leichte Eindringen der Lösungen über den Radialwänden mit der besonderen chemisch-physikalischen Beschaffenheit der Pektinsubstanzen in

Beziehung zu setzen und in ihnen die wasserreichen Schichtenkomplexe der Radialwände zu erblicken, in denen das Imbibitionswasser zur Kutikula aufsteigt.

Dafür liesse sich manches ins Feld führen: besonders der spezifische physikalisch-chemische Charakter der Pektinsubstanzen, die nach CZAPEK (41) den Hemicellulosen anzureihen sind, von denen sie sich wesentlich durch ihre gallertartige Beschaffenheit unterscheiden. Wenn nun auch nicht jede typische Gallerte für Wasser leicht permeabel ist, so ist doch die Wahrscheinlichkeit nicht gering, dass die Pektinsubstanzen der Mittellamelle eine leichte Verschiebung der Wasserteilchen in ihr ermöglichen.

Dann könnte man auch aus der Art, wie die Lösungen in die Blätter eindringen, Schlüsse auf die Bedeutung der Pektinsubstanzen für die epidermale Transpiration ziehen. Der Farbstoff pflegt zuerst an den Berührungspunkten dreier Epidermiszellen einzudringen (besonders auffällig bei Begonien- und Tradescantien-Blättern), wo die "Kittsubstanz" am stärksten ausgebildet ist. Dass dies tatsächlich auch die am intensivsten transpirierenden Stellen der Epidermis sind, bewiesen die Überstäubungsversuche mit Nachtblau: da, wo sich 3 Epidermiszellen berühren, tritt oft eine besonders schnelle Lösung des Farbstoffes ein. Dann färben sich häufig die Schmalwände der langgestreckten Liliaceen-Zellen, die vor den Längswänden durch einen höheren Pekttingehalt ausgezeichnet sind, eher als die Längswände. Schliesslich sei noch auf das schnelle Weiterwandern der Berliner-Blau-Färbung an der Oberfläche der Interzellularräume hingewiesen, die auch von Pektinsubstanzen ausgekleidet werden.

Nach alledem hat es den Anschein, als ob die Pektinsubstanzen den Ort der intensivsten Wasserbewegung in der Radialwand darstellen.

Freilich ist der physikalisch-chemische Charakter der Mittellamelle bei den verschiedenen Objekten und Gewebselementen nicht derselbe, deshalb dürfte auch der Grad ihrer Permeabilität grossen Schwankungen unterworfen sein.

3. Die Bedeutung der Kutikularleisten.

Die Verstärkung der Kutikula durch Kutikularleisten ist eine namentlich bei sklerophyllen Blättern und derbwandigen Sukkulanten (*Agave*, manche *Aloe*-Arten etc.) weit verbreitete Erscheinung. Die Kutikular-Leisten treten fast ausschliesslich über den Radialwänden auf. Bei Coniferen kommen neben solchen über den Antiklinen auch kleinere über den Frontalwänden vor. Bisher ging die allgemeine Auffassung dahin, (siehe HABERLANDT, 28), dass sie dazu dienen sollten, die Kutikula mit der Epidermis fest zu verbinden, beide miteinander gleichsam zu verzahnen. Man geht dabei stillschweigend von der durch SCHWENDENER begründeten Annahme aus, dass die Kutikula in ihrer Dehnbarkeit und Elastizität weit hinter derjenigen der Epidermis-Wandungen zurückstehe. Es könnten dann durch Wassergehalts-Schwankungen oder durch mechanische Eingriffe Spannungen entstehen, die ein Loslösen der Kutikula von der Epidermis-Wandung hervorrufen würden, wenn dies nicht durch das Leistenetz verhindert würde.

Wenn nun auch die SCHWENDENERSchen Angaben noch nicht bestätigt worden sind, so hat doch diese Annahme viel Bestechendes. So kann man z.B. bei *Abies*-Arten sehen, dass sich wirklich die Kutikula leicht von der Epidermis löst. Doch kann die mechanische Deutung der Kutikular-Leisten nicht in allen Fällen befriedigen. So z.B. sind bei den grosszelligen und dünnwandigen als Wassergewebe fungierenden Epidermen vieler Sukkulanten, wo doch die Wasserschwankungen den maximalen Betrag erreichen, meist keine Kutikular-Leisten entwickelt oder sie sind so beschaffen, dass ihnen keine mechanische Bedeutung zukommen kann.

Wenn auch durchaus nicht die mechanische Bedeutung der Kutikular-Leisten bestritten werden soll, so möge doch darauf hingewiesen sein, dass sie sich zugleich ungezwungen als Transpirationsschutz-Einrichtungen deuten lassen, da ja die Radialwände den Haupt-Anteil an der "kutikulären" Transpiration haben.

Einmal wird die Fettsäure-Einlagerung an diesen Stellen genau dieselbe Wirkung haben, wie an jeder andern (vergl. auch HÜNNEL) und es ist schon a priori so gut wie sicher, auch wenn wir von der Transpiratorischen Bedeutung der

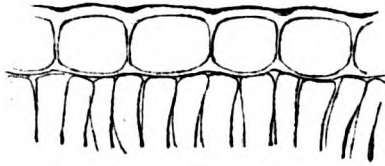


Fig. 10. Statice Limonium. Dünne radialwände.

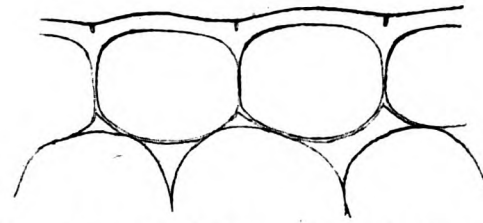


Fig. 11. Echeveria Scheideckeri. Dünne Radialwände.

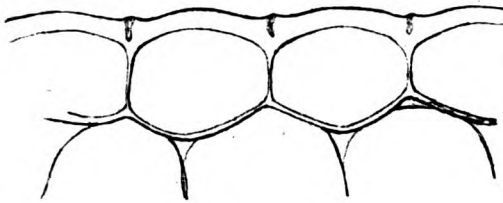


Fig. 12. Echeveria scaphophylla. Dünne Radialwände.



Fig. 13. Echeveria agavoides.

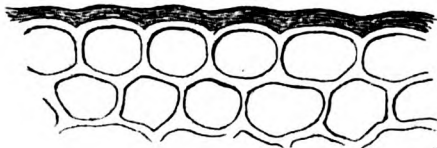


Fig. 14. Nerium Oleander.

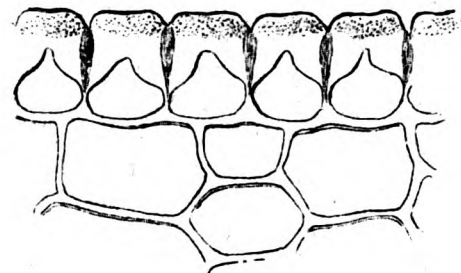


Fig. 15. Mesembrianthemum Lehmanni. "normale" Kutikula, doch stark entwickelte Leisten.

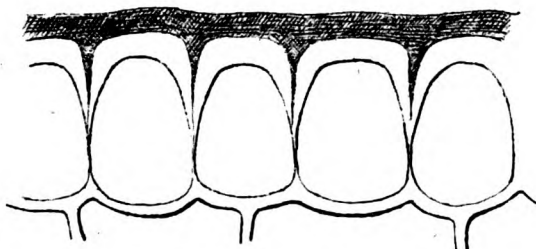


Fig. 16. Himantophyllum miniatum. Dünne Radialwände.

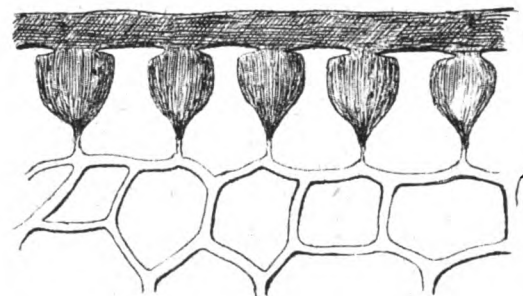


Fig. 17. Echinocactus Grusoni. Nach unten dünne Radialwände.

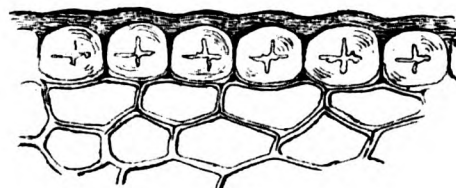


Fig. 18. Pinus austriaca Kutikularisierung bis zur 3. Zellschicht.

Verschiedene Typen von Kutikularleisten.

Antiklinen nichts wussten, dass hier die verstärkte Kutikularisierung eine transpirationshemmende Wirkung zur Folge haben muss.

Zur Begründung dieser Ansicht seien die Methylenblau-Versuche angeführt. Bei der Durchmusterung der oben gegebenen Tabelle fällt es auf, dass bei den Sklerophyllen meist keine Radialwand-Färbung zu konstatieren war, dass vielmehr überhaupt keine oder eine diffuse Färbung eintrat. Wie man aber aus der weiter unten angeführten Tabelle der Sklerophyllen ersehen kann, besitzen diese nicht nur eine dicke Kutikula, sondern fast alle auch t stark ausgeprägte Kutikular-Leisten. Besonders interessant erscheint mir deshalb das Beispiel von *Ruscus*, dessen Flachsprosse eine ziemlich dicke Kutikula, aber keine Kutikular-Leisten besitzen, bei dem aber trotzdem eine sehr scharfe und deutliche Radialwand-Färbung eintrat. *Aucuba* hat kleine Leisten und zeigte ebenfalls deutliche Färbung der Antiklinen; bei andern Objekten mit schwach entwickelten Leisten konnte ich keine Antiklinen-Färbung onstatieren. Sehr instruktiv war das Bild, das *Echeveria scaphophylla* bot, deren Blätter (mit dünner Kutikula) durch dünne, schmale Kutikular-Leisten ausgezeichnet sind: Bei der Flächenansicht zeigte sich die Färbung als unscharfe, in der Mitte heller erscheinende Linie, während, wenn keine Leisten vorhanden sind, die Linie scharf und gleichmässig dunkel gefärbt erscheint. Der Querschnitt bestätigte die Vermutung, dass das Methylenblau seitlich der Leisten eingedrungen sei.

Bei andern Objekten mit Kutikular-Leisten (*Pandanus*, *Dracaena*) war die Färbung diffus, aber die Stellen über den Radialwänden, die den Kutikular-Leisten entsprechen, deutlich heller gefärbt.

All' dies scheint mir eindeutig dafür zu sprechen, dass die Kutikular-Leisten die Permeabilität der Radialwand-Partien herabsetzen. Die Einschränkung der epidermalen Transpiration durch derartige Strukturen wird sicherlich in der Ökologie der Pflanzen eine Rolle spielen können. Denn dass die epidermale Verdunstung besonders in extrem trockenen Klimaten einen nicht zu unterschätzenden Betrag erreichen würde, wenn sie eben nicht von der Pflanze durch besondere Strukturen eingeschränkt würde, zeigen die in der Einleitung mitgeteilten Versuche von RENNERT (8) mit schwach kutikularisierten Blättern; und dass, abgesehen von der Wasser-Zufuhr, bei geschlossenen Spaltöffnungen die Resistenz eines Blattes im wesentlichen eine Funktion seiner epidermalen Verdunstungsgrösse sein muss, liegt auf der Hand.

Man könnte sich die Wirkungsweise der Kutikular-Leisten so vorstellen, dass zwischen die besonders permeablen mittleren Schichten der Radialwand eine Art Keil hineingetrieben ist. Das durch die Radialwände aufsteigende Imbibitionswasser würde dann hier abgelenkt und in die parallel zur Oberfläche des Blattes verlaufenden Schichten der Frontalwand abgeleitet, wo die Wasserteilchen einen grösseren Widerstand zu überwinden haben werden, um bis zur Kutikula zu gelangen; oder, wenn die Leisten nur schwach ausgebildet sind, wie bei *Echeveria*, kann das Imbibitionswasser seitlich davon den Anschluss zur Kutikula erreichen. Ob wir in dem letzteren Falle eine Einrichtung (etwa den Saugschuppen mancher Bromeliaceen vergleichbar, die beim Austrocknen sich fest dem Blatt auflegen) zu erblicken haben, die es der Pflanze ermöglicht, je nach Bedürfnis die Pforten des epidermalen Stoff-Austausches zu öffnen oder zu schliessen, möchte ich nicht entscheiden.

Um die vermutete Ablenkung des durch die Radialwände aufsteigenden Imbibitionswassers durch die Kutikular-Leisten experimentell nachzuprüfen, entfernte ich von einem *Clivia*-Blatt mit typischen Kutikular-Leisten nach der oben unter 1 b beschriebenen Methode die eine Epidermis und legte das Blatt in die getrennten Lösungen zur Erzeugung von Berliner Blau. Der Versuch bestätigte meine Erwartung: Die Leisten hatten wie ein Keil die in der Membran aufsteigenden Flüssigkeiten zerteilt und nach den Frontalwänden abgelenkt. Kutikula und Kutikular-Leisten blieben vollständig ungefärbt.

In wie wirksamer Weise die Kutikular-Leisten die Permeabilität der Blätter einschränken können, beweist die Resistenz der Nadeln von *Pinus austriaca* in 5% Schwefelsäure (siehe oben dargestellte Versuche). Die Nadeln der durch eine extreme Kutikularisierung ausgezeichneten Pflanze, die sich bis in die 3. Zellreihe

hinein erstreckt (in der 2. und 3. ist nur noch die Mittellamelle kutikularisiert), waren erst nach 500 Stunden abgestorben, und übertrafen so alle andern Blätter an Resistenz.

BIOLOGISCHER TEIL.

Unsere Fragestellung hatte gelautet: Welches sind die innern Faktoren, die bei der epidermalen Transpiration eine Rolle spielen? Wir waren dabei zu dem Schluss gekommen, dass, von Wachstüberzügen und Behaarung abgesehen, die Dicke der Kutikula, der Wassergehalt der Membranen und die Radialwände eine wichtige Rolle bei der epidermalen Verdunstung spielen, während wir die Dichte der Fettsäure-Einlagerung und die physikalisch-chemische Beschaffenheit der Wandungen nicht berücksichtigt und die Frage nach dem Anteil, welcher der Protoplasmahaut bei der Transpiration zukommt, ebenfalls offen gelassen haben.

Es schien mir nun interessant, bei den verschiedenen biologischen Pflanzengruppen zu prüfen, in wie weit sich die geschilderten Verhältnisse im Blattbau wieder spiegeln.

Um den ersten berücksichtigten Faktor, die D i c k e d e r K u t i k u l a, zu prüfen, wurden Blatt-Querschnitte hergestellt und mittels Sudan III gefärbt u. die Dicke der Kutikula abgeschätzt. Dabei wurden Kutikula und kutikularisierte Schichten unter dem Begriff Kutikula zusammengefasst.

Über den zweiten Faktor, den W a s s e r g e h a l t d e r M e m b r a n e n, werden wir nur Vermutungen hegen dürfen; wir waren zu dem Schluss gekommen, dass - bei gleicher und homogener Beschaffenheit - eine dünne Zellwand schneller und vollständiger austrocknen wird als eine dicke, dass also bei gleichem osmotischem Druck die Transpiration einer dünnwandigen Zelle eher eingeschränkt wird als die einer dickwandigen. Nun komplizieren sich aber die Verhältnisse durch die Schichtung der Membranen. Besitzen die einzelnen Schichten einer Zellwand annähernd gleichen Wassergehalt, so wird dieser Satz sicherlich seine Giltigkeit haben. Nehmen aber die Wassergehalts-Differenzen der Lamellen in erheblichem Masse zu, so werden sich diese Verhältnisse in sofern umkehren, als nun der Wanderung des Imbibitionswassers nach aussen oder nach dem Innern der Zelle durch die wasserärmeren Schichten beträchtliche Widerstände entgegengesetzt werden. Infolge dessen kann eine derart geschichtete Membran einen hervorragenden Transpirationsschutz für den Protoplasten bilden.

Veranschaulichen wir uns nun diese Verhältnisse an einer Blatt-Epidermis. Die Aussenwände sind gewöhnlich dicker als die übrigen Wände und von diesen wiederum sind oft die Radialwände durch besonders dünne Beschaffenheit ausgezeichnet (vergleiche die Abbildungen Seite 75).

In der Verdickung der Frontalwände pflegt man ein wirksames Transpirationsschutzmittel zu erblicken und dies dürfte in den meisten Fällen auch den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Gerade die xerophilen Pflanzen pflegen durch dicke Aussenwände ausgezeichnet zu sein. Auch kann man häufig eine deutliche Schichtung der Frontalwände erkennen (die ja gerade infolge der Wassergehalts-Differenz der Lamellen sichtbar wird) Dann spricht, worauf oben bereits hingewiesen ist, das Phänomen der Antiklinentranspiration selbst für diese Auffassung.

Andererseits ist aber auch der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, dass eine stark ausgebildete Kutikula mit gleichmässigem, hohem Wassergehalt einer zarten aber im übrigen ebenso beschaffenen Kutikula gegenüber als transpirationsfördernd anzusprechen ist. Nimmt man ferner hinzu, dass in vielen Fällen auch noch der Wassergehalt der Membranen verschieden ist, so erhellt daraus, dass die Schlüsse, die man aus der Dicke der Membranen auf ihren Wassergehalt und auf ihre Durchlässigkeit ziehen kann, mit grösster Vorsicht aufzunehmen sind. Ich werde mich deshalb im speziellen Teil mit einer Feststellung der Wanddicke der Epidermen begnügen.

Was den letzten Faktor, die R a d i a l w ä n d e d e r E p i d e r m i s, anbetrifft, so ist es einleuchtend, dass die Summe der Radialwandungen umso grösser ist, je unregelmässiger oder gebuchteter die Zellgrenzen erscheinen und je kleiner die Epidermiszellen im Längs- und Querdurchmesser werden.

Unsere Frage lautet daher kurz: Lassen sich Beziehungen feststellen zwischen dem Standort einer Pflanze einerseits und der Grösse und Dickwandigkeit ihrer Epidermiszellen und der Dicke der Kutikula andererseits?

Doch müssen wir vorher auf den Einfluss, den die Gestalt und die Grösse der Epidermiszellen auf die Summe der Radialwände hat, und auf die verschiedenen physiologischen Funktionen der Epidermis genauer eingehen.

A. ZELLGRÖSSE UND ZELLGESTALT DER BLATTEPIDERMEN IM ALLGEMEINEN.

Geschichtlicher Überblick.

Einer der ersten, der exakte Messungen über Zellgrössen (Holzzellen) anstellte, war SANIO. Eine wichtige spätere Arbeit auf diesem Gebiet stammt von AMELUNG (42), der die merkwürdige Entdeckung machte, dass verschieden grosse, doch gleichaltrige Organe derselben Pflanze gleichgrosse Zellen besitzen, dass also beispielsweise die relativen Grössen-Unterschiede von Blättern derselben Spezies nicht durch eine Vergrösserung oder Verkleinerung der Zellen, sondern durch eine Vermehrung oder Verminderung gleichgrosser Zellen hervorgerufen werden. Im Anschluss an die Untersuchungen AMELUNGS lenkte SACHS (43) seine Aufmerksamkeit auf das Vorherrschen bestimmter mittlerer Zellgrössen, das er mit der Wirkungsweise des Zellkerns in Beziehung zu setzen sucht, der seine Wirkung offenbar nur in einem bestimmten Umkreis zur Geltung bringen könne. Ausser der Arbeit STRASBURGERS (44), der auch an der Konstanz der Zellgrösse festhält, möge die Arbeit von SIERP (45) erwähnt werden (in der sich auch ein ausführliches Literatur-Verzeichnis findet). Aufgrund sehr exakter Messungen an normal entwickelten und verzweigten Pflanzen (Kümmerlinge und erbliche Zwerge) kam er im Gegensatz zu AMELUNG zu der Überzeugung, dass die Zellgrösse bei ein und derselben Pflanzenart doch nicht konstant sei; die Zellen des erblichen Zwergs sind entweder kleiner, gleich gross oder - was sehr auffällig ist - grösser als die der "normalen" Pflanzen; die Zellen des Kümmerzweriges dagegen sind stets kleiner.

Berücksichtigt man aber, dass das Verhältnis von etwa 1:2 zwischen der Zellgrösse von Zwerg und normal entwickelter Pflanze selten überschritten wurde; während die Grösse der Individuen selbst ungeheure Unterschiede aufwies, so kommt man zu dem Schluss, dass die Ergebnisse von AMELUNG, SACHS und STRASBURGER durch die SIERPschen Untersuchungen nur wenig erschüttert werden.

Über Grosszelligkeit und Kleinzelligkeit der Epidermis bei verschiedenen Pflanzen finden sich schliesslich bei SOLEREDER (19, Anhang) Angaben, desgleichen über die Ausbildung der Epidermiszell-Grenzen und der Kutikularisierung innerhalb verschiedener Pflanzengruppen.

Die Methode.

Zur Ermittlung der Zellgrösse bediente ich mich des einfachen Verfahrens von AMELUNG, der die Anzahl der Zellen, die sich auf dem Durchmesser des mikroskopischen Gesichtsfeldes zeigte, feststellte und aus dem Durchmesser des Gesichtsfeldes und der Anzahl der Zellen durch Division die absolute mittlere Grösse der Zellen berechnete. Wenn auch die von SIERP verwendete Wägungsmethode exakter sein mag, so genügte doch für meine Zwecke die AMELUNGsche Methode vollkommen, da es sich nur um eine Feststellung der Grössenordnungen handeln soll, in der sich die Epidermiszellen bei den verschiedenen Pflanzengruppen bewegen.

Da eine sehr grosse Anzahl von Messungen auszuführen war, vereinfachte ich mir das AMELUNGsche Verfahren, indem ich die Zellenzahl bei kleinerem Gesichtsfelde ermittelte, als dies AMELUNG bei seinen Messungen getan hatte.

Bei Epidermiszellen mit verschiedenem Längs- und Querdurchmesser erleichterte ich mir die Untersuchung noch dadurch, dass ich ihre Grösse nur im Querdurchmesser so genau bestimmte (mindestens je 10 Messungen für Blatt-Ober- und Unterseite). Waren die Grössenunterschiede in der Länge und Breite beträchtlich, so wurde auch die Länge der Zellen ermittelt, doch mehr schätzungsweise (je 5 Mes-

sungen). Auch die Zellgrösse der subepidermalen Schicht des Mesophylls wurde schätzungsweise bestimmt (je 5 Messungen), um ein ungefähres Bild von der durchschnittlichen Zellgrösse des ganzen Blattorgans zu gewinnen.

Die Zählungen führte ich durchweg an Flächenschnitten aus, da, wenn Epidermiszellen mit gebuchteten Seitenwänden vorliegen, auf dem Querschnitt Bilder entstehen, die dem Auge kleinere Zellen vortäuschen, als der Wirklichkeit entspricht.

Für die Messungen bediente ich mich eines ZEISSchen Mikroskops (Objektiv D, Okular 4, Tubus-Einstellung 14,3 bei allen Messungen). Der wirkliche Durchmesser des Gesichtsfeldes betrug $325\ \mu$. Die absolute mittlere Grösse der Epidermiszellen beträgt daher $325:x\ \mu$, wobei x die Anzahl der Zellen auf dem Durchmesser des Gesichtsfeldes bedeutet.

Die Schnitte wurden stets entsprechenden Stellen des Blattes entnommen: einer mittleren Partie zwischen Hauptnerv und Blattrand.

Stets kamen fertig ausgebildete Blätter von Durchschnittsgrösse zur Untersuchung und so dürfte wohl der von SIERP gemachte Einwurf gegen den AMELUNGSchen Satz von der Konstanz der Zellgrösse für diese Untersuchungen kaum Bedeutung haben, zumal auch, wie von SIERP festgestellt worden ist, die Schwankungen der Zellgrösse in den Blattorganen am geringsten sind. Denn geringe Schwankungen um $1/9$ oder $1/10$ der Durchschnittsgrösse sind für unsere Betrachtung belanglos.

Ich untersuchte fast ausschliesslich frisches Material; Herbarmaterial wurde nur von Moosen verwendet, die vor der Untersuchung in ammoniakalischem Wasser aufgeweicht wurden. Nur von den untersuchten Pflanzen der algerischen Wüste benutzte ich Alkohlmateriale.

Präzisierung der Fragestellung.

Die Beantwortung der Frage nach den Ursachen, die das Abweichen der Zellgrösse vom Mittelwert nach oben und unten hin bedingen, ist recht schwierig, da die verschiedensten Faktoren für die Ausbildung der Zellen, speziell der Epidermiszellen, massgebend sind. Da der Epidermis neben ihrer Bedeutung als Deckgewebe noch andere wichtige Funktionen zukommen, von denen bald diese bald jene in den Vordergrund treten kann, und da ferner das Vorherrschen einer bestimmten Zellgrösse auf einer erblichen Fixierung beruhen kann, so stösst man bei einer vergleichenden biologischen Betrachtung der Blatt-Epidermen hinsichtlich ihrer Zellgrösse und Zellstruktur auf grosse Schwierigkeiten.

Wenn wir einen dieser Faktoren, die epidermale Transpiration und ihre Beziehungen zu den Strukturverhältnissen der Epidermis, in den Vordergrund unserer Betrachtungen stellen wollen, so müssen wir uns darüber klar sein, welche anderen Faktoren für die Ausbildung der Epidermiszellen von Bedeutung sein können.

Erstens steht die Grösse der Epidermiszellen, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, in bestimmten Beziehungen zur Zellgrösse des ganzen Blattorgans überhaupt. Mit wachsender Grösse der Mesophyllzellen nehmen auch die Epidermiszellen an Grösse zu. Am klarsten drücken sich diese Verhältnisse bei den Sukkulente aus, bei denen alle Zellen des Blattes isodiametrisch gebildet zu sein pflagen (z.B. *Crassula*, *Sempervivum*, *Echeveria*); doch sind Ausnahmen von dieser Regel durchaus nicht selten, auch bei den genannten Sukkulente und noch mehr bei den Sklerophyllen. Verschleiert werden diese Beziehungen noch häufig dann, wenn gestreckte Palissadenzellen oder verzweigte Schwammparenchymzellen die Mitte des Blatt-Querschnittes einnehmen. Auch die Streckung der Epidermiszellen selbst kann diese Beziehungen verwischen. Leider habe ich es versäumt, bei den Zellen des Mesophylls überall anzugeben, welche physiologischen Funktionen ihnen zukommen; denn chlorophyllführende Zellen sind meist klein, Wassergewebszellen dagegen gross (vergl. Begonien und Tradescantien). - Ausnahmen von dieser Regel sind aber ebenfalls sehr häufig, besonders dann, wenn den chlorophyllführenden Zellen zugleich die Funktion der Wasserspeicherung übertragen ist (z.B. Crassulaceen).

Zweitens kann die Grösse und die Gestalt der Epidermiszellen erblich fixiert sein und uns als ein besonderer Familiencharakter entgegentreten. So z.B. ist Grosszelligkeit der Epidermis charakteristisch für die Begoniaceen, Crassulace-

en und Commelinaceen, Kleinzelligkeit (nach SOLEREDER, 19, Anhang) für Buxaceen, Capparidaceen, Myristicaceen und andere Familien. Ferner ist auch für die meisten Bryophyten extreme Kleinzelligkeit der Blätter die Regel.

Polygonale Epidermiszellen sind charakteristisch für die meisten Begoniaceen, Commelinaceen und Orchideen, soweit ich sie untersucht habe; gestreckte Epidermiszellen dagegen finden sich häufig bei Liliaceen, Bromeliaceen, Iridaceen, Gramineen, Coniferen und vielen andern. Doch fehlt es nicht an Ausnahmen, wie z.B. Alos unter den Liliaceen. Dasselbe gilt für die Moose: Bryaceen haben prosenchymatische, Mniaceen, Pottiaceen, Jungermanniaceen u.a. meist parenchymatische Zellen.

Bei einer vergleichenden biologischen Betrachtung der Blatt-Epidermen müssen wir diesen Faktor, die erbliche Fixierung der Zellstruktur, besonders im Auge behalten, da er uns manche Eigentümlichkeiten erklärlicher erscheinen lässt.

Dann müssen wir auf die verschiedenen physiologischen Funktionen der Epidermis Rücksicht nehmen, namentlich in mechanischer Hinsicht spielt sie eine hervorragende Rolle, worüber uns besonders die Untersuchungen von WEINZIERL (46) und DAMM (47) belehren. Über den Einfluss der Wellung und Rippung der Epidermiszellen auf die Erhöhung der Zugfestigkeit der Blätter hat HILLER (48) einige Versuche angestellt.

Über die Bedeutung der Zellgrösse für die Biegungsfestigkeit der Blätter habe ich nur eine beiläufige Bemerkung von SACHS (43) gefunden: mit abnehmender Zellgrösse erhöhe sich die Biegungsfestigkeit eines Organs; daher wäre bei den submersen Wasserpflanzen, bei denen im allgemeinen an die Biegungsfestigkeit keine grossen Anforderungen gestellt werden, a priori ein extrem grosszelliger Bau denkbar; eine Annahme, die aber nicht den wirklichen Verhältnissen entspricht (siehe unten).

Die Erhöhung der Biegungsfestigkeit durch Kleinzelligkeit der Epidermis lässt sich vielleicht wiederum in erster Linie auf die Pektinsubstanzen und ihre gallertartige Beschaffenheit zurückführen; je kleiner die Zellen werden, umso mehr solche elastische Pektinlamellen werden in die Epidermis eingezogen, die gleichsam wie ein elastisches Polster zwischen die nach SCHWENDENER an und für sich schon leicht und bis zu einem Fünftel ihrer Länge dehnbaren Zellulosewände eingeschoben sind.

Es wird für die im speziellen Teil folgenden Betrachtungen zweckmässig sein, wenn wir uns den Einfluss, den die Struktur der Epidermiszellen auf die mechanische Leistungsfähigkeit des Blattes haben wird, kurz veranschaulichen.

Bei sonst gleicher physikalisch-chemischer Beschaffenheit der Zellwände wird:

1. Die Festigkeit eines Blattes im allgemeinen, die es vom Turgor unabhängig macht und seine Widerstandsfähigkeit gegen Druck und Stoss steigert, durch die Kleinheit der Zellen und die Dicke ihrer Wände in erster Linie erhöht. Denn je mehr Zellulose-Material zwischen das weiche Protoplasma eingeschaltet ist, umso fester wird ein Organ (PFEFFER, 49, Band I).

2. Sehen wir vom Turgor ab, so wird die Biegungsfestigkeit eines Blattes bei lockerem Bau des Mesophylls besonders von der Beschaffenheit der lückenlos aneinanderschliessenden Epidermiszellen abhängen. Denn infolge seiner lockeren Beschaffenheit pflegt das Mesophyll leichter nachzugeben als die fest gefügte Epidermis. Schliessen auch die Mesophyllzellen dicht zusammen, so wird die Biegungsfestigkeit von der Beschaffenheit aller Zellen abhängen.

Je kleiner die Epidermiszellen werden, umso grösser wird die Biegungsfestigkeit (siehe oben).

Aus dem gleichen Grunde werden gebuchtete Epidermiszellen eine grössere Biegungsfestigkeit hervorrufen als nicht gebuchtete; denn die elastische Kittsubstanz wird durch die Wellung vermehrt.

Je dünner eine Blattspreite ist, umso grössere Anforderungen werden an ihre Biegungsfestigkeit gestellt (Gegensatz von dünnen Blattspreiten und Sukkulanten).

3. Bei gleicher Grösse und Dickwandigkeit der Epidermiszellen wird durch die Wellung der Zellgrenzen die Zugfestigkeit erhöht (siehe oben). Die Epidermiszellen werden durch die Wellung der Radialwände gleichsam miteinander verzahnt. Im Gegensatz zur Biegungsfestigkeit wird die Zugfestigkeit durch eine grosszellige

Beschaffenheit der Epidermis erhöht. Denn je weniger Radialwände eingezogen werden, umso weniger Schwächelinien sind vorhanden; es pflegen bekanntlich sich die Zellen in der Mittellamelle voneinander zu trennen. Infolge dessen wird auch die Dicke der Interzellular-Substanz eine Rolle spielen. - Aus dem gleichen Grunde wie oben sind Blätter mit langgestreckten Zellen in der Längsrichtung sehr zugest.

4. Die Strebefestigkeit eines Blattes schliesslich ist im wesentlichen eine Funktion seiner Dicke und der Anordnung der Elemente auf dem Blatt-Querschnitt (abgesehen natürlich von besonderen mechanischen Elementen). Auch bei grossen und dünnwandigen Epidermiszellen kann die Strebefestigkeit durch eine entsprechende Anordnung der Zellen in Verbindung mit dem Turgor erzielt werden, z.B. bei den Unterwasserblättern von *Sagittaria teres* (Hohlöhrenprinzip SCHWENDENERS).

Schliesslich müssen wir uns auch über die Bedeutung der Epidermis als Wassergewebe (PFITZER, 20, WESTERMAYER, 50) klar sein und uns namentlich vor Augen halten, dass Dünnwandigkeit und Grosszelligkeit der Epidermis für ihre Funktion als Wassergewebe spricht.

Wie ich zu zeigen versucht habe, sind die Radialwände wesentlich die Stellen der epidermalen Verdunstung, bzw. (bei Submersen) des epidermalen Stoffaustausches überhaupt; und da, wie wir dann folgerten, die Grösse und die Gestalt der Epidermiszellen für die Summe der Radialwandung ausschlaggebend ist, so möge nun, bei Betrachtung der verschiedenen Blattepidermen nach diesem Faktor, die Bedeutung der Radialwandung für den epidermalen Stoffaustausch in den Kreis unserer Betrachtung einbezogen werden.

Wenn wir nun besonders dieses Moment in den Vordergrund unseres Interesses rücken wollen, so liegt die grosse Schwierigkeit gerade darin, dass wir auf alle die oben skizzierten Verhältnisse Rücksicht nehmen müssen. Denn ich glaube, dass sie alle für das Verständnis des Blattbaus von hervorragender Bedeutung sind und nicht etwa die epidermale Transpiration der einzige Faktor ist, dem die Pflanze in ihrem Blattbau gerecht geworden ist. Ich bin vielmehr zu der Überzeugung gekommen, dass häufig die mechanische Inanspruchnahme der Blattoorgane für die Ausbildung der Epidermis das Primäre gewesen ist, worauf dann sekundär die Kutikula in ihrer Ausbildung reagiert haben mag (siehe Abschnitt Sklerophylle).

Wenn ich nun trotzdem die Beziehungen der Zellstruktur zum epidermalen Stoffaustausch in den Vordergrund der Betrachtung stellen will, so bin ich mir zwar bewusst, dass eine derartige Betrachtungsweise lückenhaft ist und zu einer einseitigen Deutung der Strukturverhältnisse führen kann; doch dürfte es bei derartigen Untersuchungen stets schwierig sein, einer gewissen Einseitigkeit ganz zu entgehen.

Ein unvermeidlicher Fehler entsteht dadurch, dass die Permeabilität aller Radialwände als gleich gross angenommen wurde, was aber den tatsächlichen Verhältnissen nicht voll entsprechen wird. So färben sich z.B. bei den Iridaceen die Schmalwände der Epidermiszellen schneller als die Breitseiten. Deshalb werde ich auch auf die Blatt-Epidermen mit prosenchymatischen Zellen vom Iridaceen-Liliaceen-Typ nur nebenbei eingehen, zumal bei ihnen die Beurteilung der Radialwand-Summe durch die Streckung der Zellen erschwert wird. Dann ist die Permeabilität an den Berührungspunkten mehrerer Zellen besonders stark; und bei gewellten Epidermiszellen schliesslich erwiesen sich die Stellen stärkster Krümmung als besonders permeabel.

Endlich aber - und das dürfte wohl in erster Linie zu falschen Vorstellungen führen - wissen wir infolge unserer unvollkommenen Methoden im einzelnen nicht, wie gross der Quotient aus Radialwand- und Frontalwand-Transpiration ist. Dass ein solcher Quotient vorhanden ist, kann nicht in Zweifel gezogen werden, wenn anders wir nicht der Frontalwand überhaupt jede Permeabilität absprechen wollen.

Jedenfalls bekommen wir durch die Kenntnis der Radialwand-Summe (abgesehen natürlich auch vom Wassergehalt der Membranen, Kutikularisierung etc.) nur einen ungefähren Begriff von der Durchlässigkeit einer Epidermis und dadurch wird unsere Betrachtungsweise zu einer im einzelnen leider recht lückenhaften. Daher will ich auch mehr in grossen Zügen die verschiedenen biologischen Pflanzengruppen

hinsichtlich ihrer Zellstruktur und deren Bedeutung für den epidermalen Stoffaustausch durchlaufen und nur dann auf die einzelnen Pflanzen näher eingehen, wenn ihre Epidermis eine offensichtliche Anpassung an den epidermalen Stoff-Austausch offenbart.

Einfluss der Gestalt und der Grösse der Epidermiszellen auf die Summe der Radialwandung.

Ehe wir zu unserm eigentlichen Thema kommen, müssen wir uns erst noch darüber orientieren, welchen Einfluss die Grösse und die Gestalt der Epidermiszellen auf die Summe der Radialwandung ausübt.

Die Beurteilung der Radialwand-Summe wird erschwert durch die vielfach wechselnde Gestalt der Epidermiszellen; bald besitzen sie prosenchymatischen Umriss, bald werden sie von geraden, bald von gebuchteten Seitenwänden begrenzt. Besonders dann kann man sich nur schwer ein Bild von den wirklichen Verhältnissen machen, wenn, wie z.B. bei *Sedum*-Arten, am selben Blatte verschieden gestaltete Epidermiszellen auftreten, mehr prosenchymatische Zellen mit meist geraden und (gerbstoffreiche) langgestreckte mit gebuchteten Seitenwänden. Dann setzt einen das Auftreten sekundärer Scheidewände in Zweifel, ob man auch diese mit berücksichtigen soll. Ich habe auch sie mit eingerechnet. Ferner kann das Auftreten zahlreicher Spaltöffnungen das Bild trüben. In solchen Fällen, wie zumal bei *Sedum*-Arten etc. wurden nicht, wie üblich, 10, sondern 15 - 20 Messungen ausgeführt um somit einen Durchschnittswert für die Zellgrösse und damit zugleich für die Radialwand-Summe zu gewinnen.

1. Radialwandung und Gestalt der Epidermiszellen.

Von grösstem Einfluss auf die Summe der Radialwandungen ist in erster Linie die Streckung der Epidermiszellen, wie sie uns beispielsweise bei den Iridaceen, Liliaceen und Coniferen häufig entgegentritt. Desgleichen haben auch manche Wasserpflanzen gestreckte Epidermiszellen. Je länger die Zellen gestreckt sind, um so mehr vermindert sich die Summe der Radialwandungen. Vielleicht steht damit auch in Zusammenhang, dass die Blätter vieler auch schwach kutikularisierter Iridaceen, Liliaceen u. dergl. nur schwer ihr Wasser abgeben, was man beim Trocknen derselben für's Herbar unangenehm empfindet. In erster Linie steht diese Streckung mit derjenigen der Blattorgane selbst im Zusammenhang und wieder vor allem deren Zugfestigkeit zu erhöhen.

Lang gestreckte Blätter brauchen aber nicht immer auch gestreckte Epidermiszellen zu haben, was in auffälliger Weise z.B. das Blatt von *Cypripedium grande* demonstriert (die polygonalen Zellen sind ein Familiencharakter der Orchideen, also wohl erblich fixiert!).

Bei den Blättern mit parenchymatischen, nicht gebuchteten Epidermiszellen kann man zwei Haupttypen unterscheiden: solche mit quadratischen und solche mit polygonalen Epidermiszellen, letztere häufig von hexagonalem Umriss. Wie die Gestalt hier auf die Summe der Radialwandungen einwirkt, möge Fig. 19 zeigen. Es sind gleichgrosse Zellen dargestellt, die einen mit quadratischem, die andern mit hexagonalem Umriss; die Summe der Radialwandungen wurde empirisch mit dem Zirkel bestimmt. Dabei ergab sich zwischen den hexagonalen und quadratischen Zellen ein Verhältnis von 1:1,07, also ein nur geringer Unterschied. Hexagonale Zellen kommen sehr häufig vor, weniger häufig pentagonale; hexagonale z.B. bei den Begonien und vielen andern Gewächsen, bei denen die Epidermis als Wassergewebe dient. Quadratische und rechteckige Zellen beobachtete ich bei einigen Orchideen und bei vielen Wasserpflanzen. Bei dem äusserst geringen Unterschied von 1:1,07 wird man diese Verhältnisse nicht wohl mit dem epidermalen Stoff-Austausch in Verbindung bringen dürfen; eher mögen mechanische Verhältnisse von Bedeutung sein.

Man sollte meinen, dass die Wellung der Zellgrenzen die Summe der Radialwandungen um ein beträchtliches erhöhen könnte. In den folgenden Figuren 20 - 22

sind drei Fälle dargestellt: schwach gewellte Zellen, wie sie eine häufige Erscheinung sind (Fig. 20), stark gewellte (Fig. 21) und sehr stark gewellte (Fig. 22). Der letztere Fall tritt in der Natur nicht allzu häufig auf. Sehr stark gewellte

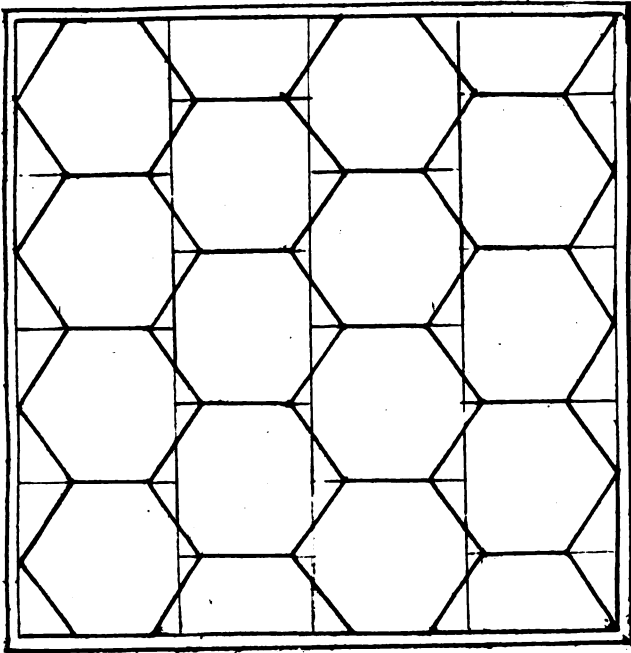


Fig. 19.

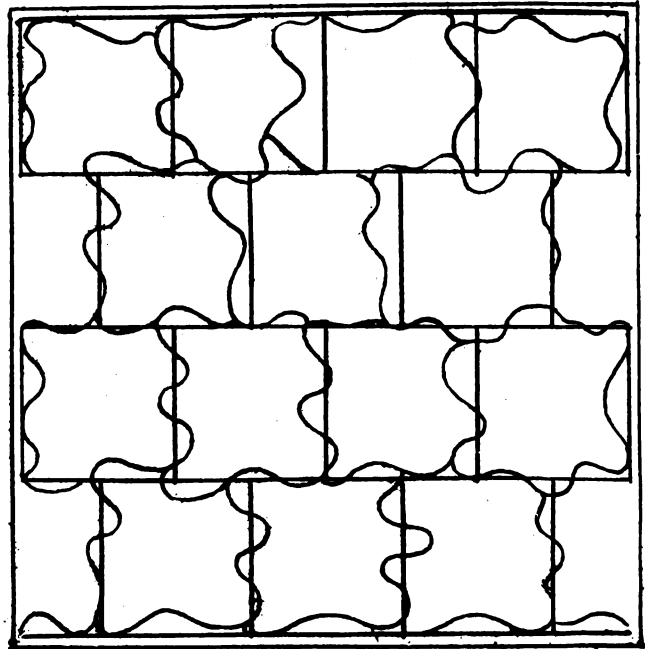


Fig. 20.

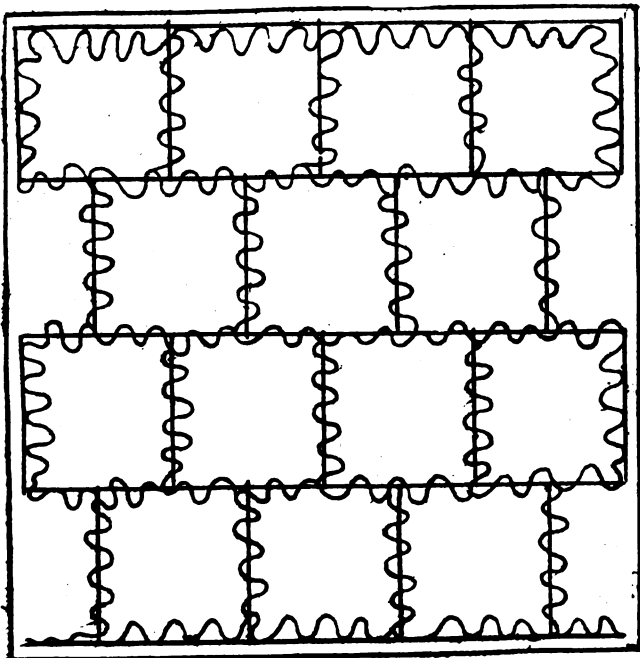


Fig. 21.

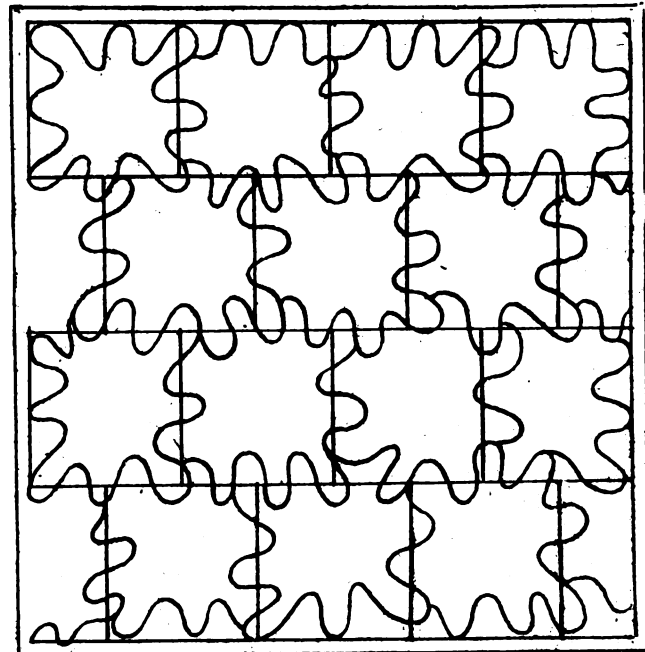


Fig. 22.

Epidermiszellen finden sich z.B. bei *Lilium Martagon* und *Cinnamomum dulce*. Das empirisch ermittelte Verhältnis zwischen der Radialwand-Summe von geradlinigen und gewellten Epidermiszellen betrug: einfach zu gewellt: 1:1,1; einfach zu

stark gewellt: 1:1,5; einfach zu sehr stark gewellt: 1:1,7.

Sowohl die Höhe der Amplituden wie auch ihre Weiten sind hierbei von ausschlaggebender Bedeutung. Je enger und je höher die Amplituden werden, umso mehr vergrößert sich die Summe der Radialwandung.

Aus den Zahlen ergibt sich, dass bei gleicher Zellgrösse eine schwache Amplitude die Summe der Antiklinen kaum erhöht. Erst durch eine starke und sehr starke Wellung wird sie in erheblichem Masse vermehrt.

Immerhin ist es interessant, bei SOLEREDER (19) zu lesen, dass nicht gewellte Zellwände, die also bei gleicher Zellgrösse, gleichem Wassergehalt, gleicher Kutikularisierung etc. eine geringere epidermale Transpiration hervorrufen werden, bei Pflanzen von trockenen Standorten vorherrschen, solche mit gebuchteten Epidermiszellen dagegen bei Hygrophyten (nicht Hydrophyten!).

Dass die Wellung der Zellgrenzen bei letzteren besonders geeignet ist, die epidermale Transpiration zu steigern, ist mir nicht wahrscheinlich, zumal die Radialwandung erst durch eine starke Wellung um ein Erhebliches vermehrt wird.

In erster Linie mögen hier wohl wieder mechanische Ansprüche inbetracht kommen. Man könnte aber den entgegengesetzten Schluss ziehen: Bei gleich starker Kutikularisierung, Zellgrösse etc. kann sich die am feuchten Standort lebende Pflanze die Festigung der Epidermis durch gewellte Zellwände gestatten, da sie der Austrocknung nicht so ausgesetzt ist wie eine trocken wachsende.

Der Grund, weshalb ich der Wellung der Epidermiszellen in erster Linie keine transpirationsfördernde Bedeutung zuschreiben möchte, liegt darin, dass dieses Mittel für die Pflanzen gleichsam ein zweischneidiges Schwert sein würde, den mit der stomatären Transpiration verglichen ist die Selbstregelung der epidermalen Transpiration (durch Austrocknen der Membranen) nur gering. Und ausserdem besitzt die Pflanze, wie noch gezeigt werden soll, ein noch viel wirksameres Mittel, um - bei sonst gleichen Umständen - die Permeabilität ihrer Epidermis zu erhöhen, nämlich die Verringerung der Zellgrösse. Auch wäre sonst zu erwarten, dass Hydrophyten durch gewellte Epidermiszellen charakterisiert sein würden, was aber nur selten der Fall ist.

Die folgenden Beispiele dürften geeignet sein, uns einen Fingerzeig in der oben angezeigten Richtung zu geben: Schattenblätter, bzw. Blätter feucht gewachsener Pflanzen besitzen häufig gewellte Epidermiszellen, Sonnenblätter und solche von trockenen Standorten dagegen seltener (vergl. KNY, 51). Das gleiche gilt oft für die Oberseite und Unterseite eines Blattes. Die verschiedentlich ausgesprochene Meinung, diese Erscheinung stehe in erster Linie mit der Festigung des Blattes in Zusammenhang, hat viel für sich. Namentlich, dass sich Ober- und Unterseite verschieden verhalten, verdient beachtet zu werden: unterseits würde d. Epidermis infolge des lockereren Baues des Schwammgewebes leicht zerreißen, wenn nicht für eine feste Verzahnung der einzelnen Bausteine gesorgt wäre; ebenso dürfte es sich mit den Schattenblättern verhalten, bei denen (STAHL, 23) das Interzellular-System stärker als bei den trocken gewachsenen Pflanzen und den Sonnenblättern entwickelt ist. Ausserdem sind die Schattenblätter häufig dünn, an die Biegefestigkeit ihrer Epidermis wird daher grössere Anforderung gestellt.

Einen erheblichere Bedeutung für die epidermale Transpiration möchte ich den nicht gewellten Zellmembranen d. Xerophyten zuschreiben, da bei diesen der gesamte anatomische Bau deutlich von der Tendenz nach Einschränkung der epidermalen Transpiration beherrscht wird. Doch haben nicht alle Xerophyten einfach gestaltete Zellgrenzen, so bilden z.B. manche sklerophylle Wüstenpflanzen eine auffällige Ausnahme. Bei den Pflanzen mit epidermalem Wassergewebe lässt sich für die Ausbildung der polygonalen Gestalt der Epidermiszellen noch ein anderer Gesichtspunkt geltend machen: Gerade Radialwände werden dem Mechanismus der Wasserzellen, dem Kollabieren, besser entsprechen als gebuchtete, die deren Spiel erschweren würden; doch kommen auch hier Ausnahmen vor, so hat z.B. *Echeveria nuda* gewellte Zellgrenzen. Aber dennoch: wäre es nicht recht gut denkbar, dass der Bau einer Pflanze den verschiedensten Verhältnissen zugleich gerecht werden könnte?

Dass die biologische Deutung der Gestalt der Epidermiszellen auch auf mechanischem Gebiete gesucht werden kann, möge zum Schluss noch folgende Betrachtung

zeigen. Durchlaufen wir die verschiedenen biologischen Gruppen inbezug auf ganz oder annähernd isodiametrische Epidermiszellen, so ist es auffällig, dass bei den submersen Pflanzen quadratische oder rechteckig umrissene Epidermiszellen recht häufig vorkommen, ein Typus, der in mechanischer Hinsicht sicher der wenigst wirksame ist. Aber, worauf schon SACHS (siehe oben) hingewiesen hat, die mechanische Inanspruchnahme der Wasserpflanzen in stehendem Wasser ist im allgemeinen nicht gross. Verfolgen wir dann diese Verhältnisse bei den Landpflanzen mit dünnwandigen Epidermiszellen weiter, so können wir als nächste Gruppe die der schwach kutikularisierten Sukkulanten anschliessen, bei denen infolge der Sukkulenz an d. Biegungsfestigkeit noch keine so grossen Ansprüche gestellt werden wie bei dünnen Blattspreiten. Hier haben wir die mechanisch schon wirksamere Konstruktion der polygonalen, einfachen Epidermiszellen. Die wirksamste Struktur der gebuchteten oder verzahnten Epidermiszellen schliesslich finden wir am häufigsten bei den dünnen und dünnwandigen Blattspreiten vieler hygrophiler und mesophiler Pflanzen.

2. Radialwandung und Grösse der Epidermiszellen.

Während die Wellung der Epidermiszellen erst in extremen Fällen einen wesentlichen Einfluss auf die Summe der Radialwandung gewinnt, ist dagegen ihre Grösse für diese von hervorragender Bedeutung.

Bei gleich gestalteten Epidermiszellen ist die Summe der Radialwandung der Grösse der Zellen direkt proportional, was ja aus den einfachsten mathematischen Gründen selbstverständlich erscheint; z.B. bei Zellgrösse 6 zu Zellgrösse 8 verhält sich die Summe der Radialwandung wie 3:4. - Die Figur 23 illustriert zwei extreme Fälle, wie ich sie bei Phanerogamen beobachtet habe, wobei aber die Gestalt der Zellen, die das Bild um ein geringes verschieben würde, unberücksichtigt geblieben ist. Die grossen Zellen entsprechen etwa denen von *Echeveria elegans* (Zellgrösse 2), die kleinen denen von Wasserpflanzen mit den kleinsten von mir beobachteten Epidermiszellen (Zellgrösse 24). Das Verhältnis der Radialwandung stellt sich somit auf 1:12, während sie durch eine sehr starke Wellung nur im Verhältnis 1:1,7 vermehrt wurde und das Verhältnis 1:2 in den extremsten Fällen kaum überschritten werden dürfte. Vergleichen wir aber *Echeveria elegans* mit einem extrem kleinzelligen Moos mit isodiametrischen Zellen (*Barbula unguiculata* mit der Zellgrösse

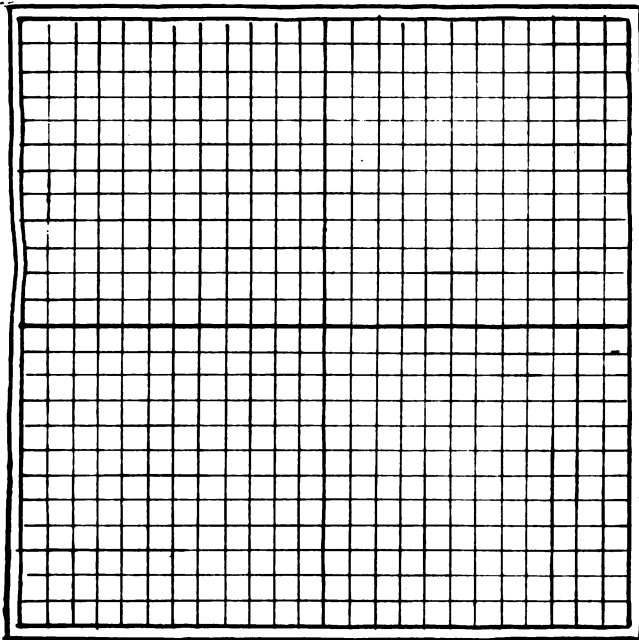


Fig. 23.

45), so stellt sich das Verhältnis auf ca. 1:22. - Die Tatsache, dass die Grösse der Zellen, bzw. die Summe der Radialwandungen in solchem Masse schwanken, legt den Gedanken nahe, dass dies von grossem Einfluss auf die epidermale Transpiration bzw. den epidermalen Stoff-Austausch überhaupt sein kann.

Wenn wir nun die Radialwandung der verschiedenen Blattyten vergleichen, so haben wir unser Augenmerk also im wesentlichen auf die Grösse und die Streckung der Epidermiszellen zu richten.

B. DIE ZELLGRÖSSEN DER EPIDERMEN VERSCHIEDENER BIOLOGISCHER PFLANZENGRUPPEN MIT BERÜCKSICHTIGUNG IHRER WANDSTÄRKE UND KUTIKULARISIERUNG.

Von vornherein war ich der Überzeugung, dass, wenn ich eine Antwort auf die

Frage nach den Beziehungen zwischen dem Standort einer Pflanze und ihrer Zellgrösse erhalten wollte, ich mich an extremen Verhältnissen angepasste Gewächse halten müsste. Denn wie immer bei solchen Fragen, erhalten wir nur dann eine klare Antwort, wenn wir uns an die extremen Vorkommnisse halten, ohne den Anspruch zu erheben, die verschiedenen Übergänge und Zwischenstufen, bei denen häufig anderweite Einflüsse mitspielen, in ihrer Mannigfaltigkeit erklären zu wollen. Ich werde es dabei im folgenden nicht ganz vermeiden können, Wiederholungen zu entgehen.

1. Mesophyten.

Der Begriff "Mesophyten" ist im weitesten Sinne des Wortes angewendet; die Pflanzen, welche keinen extremen Bedingungen angepasst sind, werden hierunter zusammengefasst. Von vornherein durfte ich kaum erwarten, dass sich bei den Mesophyten klare Beziehungen zwischen Epidermiszell-Grösse, Kutikularisierung und Standort erkennen lassen würden. Denn extreme Trockenheit ist ja unserm Klima fern; wenn daher überhaupt solche Beziehungen bestehen, so sind sie doch augenscheinlich so fein, dass erst viel umfassendere Untersuchungen zu einem abschliessenden Urteil berechtigen werden.

Besonders aber werden wir nicht erwarten dürfen, dass eine Spezies an trockenem Standort grössere Epidermiszellen ausbilde wie an einem feuchten; im Gegenteil, die trocken gewachsenen Pflanzen pflegen meist etwas kleinere Zellen zu besitzen als die feucht gewachsenen, was offenbar auf ernährungsphysiologische Momente zurückzuführen ist (SIERP, 45). Doch spricht, meiner Ansicht nach, diese Tatsache nicht gegen meine Betrachtungsweise. Denn, während ein bestimmter Zellgrössen-Typus oft mit Zähigkeit festgehalten werden kann, ist die Kutikularisierung grösseren Schwankungen unterworfen. Wie schon erwähnt wurde, ist die Kutikula bei der Trockenform stärker entwickelt als bei der feucht gewachsenen Pflanze. Die Wirkung, welche die geringe Vermehrung der Radialwandung bei der Trockenform (z.B. bei *Lysimachia Nummularia* Trockenform und feucht gewachsene Pflanze verhalten sich hierbei wie 10:9) zur Folge haben muss, wird durch die starke Ausbildung der Kutikula, Erhöhung des osmotischen Druckes u.a. Momente in vollem Masse kompensiert.

Während sich die Beziehungen zwischen Epidermis-Zellgrösse und epidermaler Transpiration bei den Mesophyten verwischen; treten bei ihnen die Relationen zwischen Epidermiszell-Grösse und der mechanischen Inanspruchnahme der Blätter umso deutlicher hervor.

Bei den untersuchten Ranunculaceen, Gentianaceen und Kompositen schwankt die Epidermiszell-Grösse um einen mittleren Wert von 8 - 10, wobei die Schwankungen recht beträchtlich sind ($4 \frac{1}{2}$ - 14). Ganz ähnlich verhalten sich Sumpfpflanzen, die den verschiedensten Familien angehören. Von den Liliaceen will ich absehen, da die Streckung der Zellen den Vergleich mit den isodiametrischen Zellen anderer Familien erschwert.

Die grössten Epidermiszellen finden sich namentlich bei den dicken Blättern von *Helleborus*, *Paeonia*, *Senecio Doronicum*, die mechanisch weniger inanspruchgenommen sind. Aber auch dünnere Blattspreiten, wie die von *Ranunculus lanuginosus* haben grosse Epidermiszellen.

Bei den dünnen Rosaceen-Blättern (auch einige baumartige Spezies eingeschlossen) schwankt die Zellgrösse von Blatt-Ober- und -Unterseite um einen mittleren Wert von 12 (Extreme: 8 und 21), bei den untersuchten Sträuchern und Bäumen anderer Familien, welche Mesophyten-Charakter tragen, einen solchen von 13 (Extreme: $8 \frac{1}{2}$ und 18).

Infolge ihrer dünnen Beschaffenheit werden aber an die Biegefestigkeit der Blätter von Bäumen und Sträuchern hohe Anforderungen gestellt, zumal sie dem Wind mehr ausgesetzt sind als die am Boden wachsenden Kräuter; die Biegefestigkeit wird ja offenbar durch eine kleinzellige Struktur der Epidermis erhöht. Die Biegefestigkeit der Blätter krautiger Gewächse wird dagegen durch die Wellungen der Zellgrenzen erhöht werden.

Zusammenfassung. - Die Mesophyten zeigen also zweierlei: einmal schwankt

die Zellgrösse der Epidermis der krautigen Gewächse um einen Mittelwert von 8 - 10, und zweitens sind die Epidermiszellen dünner Spreiten im Durchschnitt kleiner als die bei dickblättrigen Gewächsen.

2, Hygrophyten und Hydrophyten.

Die Einteilung der Wasserpflanzen in Hygrophyten und Hydrophyten ist etwas willkürlich, da ja manche Pflanzen sowohl submers als auch als Landformen leben können. Infolgedessen sind die amphibischen Pflanzen als besondere Gruppe abgeteilt worden. Doch gibt es alle Übergänge zwischen den Sumpfpflanzen, den amphibischen Pflanzen und den eigentlichen Wasserpflanzen. Da aber die Lebensweise, insbesondere der Stoff-Austausch bei den Sumpfpflanzen und bei den Submersen so prinzipiell verschieden ist, müssen wir für unsere Zwecke diese Einteilung treffen.

Bei Submersen und Schwimmpflanzen ist offensichtlich eine Tendenz nach Verkleinerung der Zellen zu erkennen, wenn auch im einzelnen grosse Unterschiede vorkommen können. Auch von den untersuchten amphibischen Pflanzen sind nicht wenige durch kleine Zellen ausgezeichnet. Während bei den krautigen Mesophyten und den Sumpfpflanzen der Querdurchmesser der Epidermiszellen um einen mittleren Wert von 8 bis 10 schwankte, schwankt er bei den Submersen und den Schwimmpflanzen um einen mittleren Wert von 15 (Extreme: 6 und 36).

Schon AMELUNG ist es bei seinen Untersuchungen über mittlere Zellgrössen aufgefallen - obwohl er nur relativ wenige Wasserpflanzen untersucht hatte -, dass diese merkwürdiger Weise kleine Zellen besitzen (besonders die Epidermiszellen pflegen klein zu sein). Doch, wie er selbst sagt, "scheinen Ausnahmen vorzukommen". - A priori sollte man eigentlich bei Wasserpflanzen grosse Zellen erwarten, da sie ernährungsphysiologisch günstig gestellt sind und an die Biegefestigkeit ihrer Blätter im allgemeinen nur geringe Anforderungen gestellt werden.

Vergleichen wir ein Schwimmblatt mit dem Blatt einer Landpflanze, so ist die passive Biegung eines Schwimmblattes durch die Wellen, mit der eines vom Sturm erfassten Luftblattes verglichen, nur gering. Desgleichen werden an die Biegefestigkeit der submersen Pflanzen eines stillen Gewässers keine grossen Anforderungen gestellt. Anders wird es sich mit den im schnell fliessenden Wasser lebenden Gewächsen verhalten, bei denen die Biegefestigkeit und mehr noch die Zugfestigkeit in höherem Masse inanspruch genommen wird. Doch pflegen die meisten Wasserpflanzen ruhige oder langsam fliessende Gewässer zu bevorzugen.

Mechanische Momente allein scheinen mir daher im allgemeinen nicht die kleinzellige Struktur der Wasserpflanzen erklären zu können. Eher liesse sich die Möglichkeit einer grosszelligen Beschaffenheit bei manchen Wasserpflanzen deuten. Bei *Trianea bogotensis*, *Sagittaria chilensis*, *S. teres* u.a. sind die Blätter überhaupt nicht biegefest gebaut, denn sie brechen sehr leicht durch. Sie sind dagegen nach dem Hohlraum-Prinzip (siehe oben) strebefest gebaut und bei dieser Festigungsart fällt Grosszelligkeit oder Kleinzelligkeit der Epidermis überhaupt nicht ins Gewicht.

Mit der Abnahme der Zellgrösse nimmt die Summe der Radialwandung zu; vergleichen wir die Wasserpflanzen mit den Sumpfpflanzen, so verschieben sich hier die Verhältnisse zugunsten letzterer, da sie meist gewellte Zellgrenzen besitzen während die Epidermiszellen der Wasserpflanzen meist einfach gestaltet und auch teilweise gestreckt sind. Doch trotzdem ist eine Tendenz nach Vermehrung der Radialwandung bei den Wasserpflanzen unzweifelhaft vorhanden.

Schon die Durchtränkung mit Wasser wird die Permeabilität aller Membranen erhöhen, besonders auch die der Frontalwände. Denn wenn alle Schichten der Frontalwand reichlich mit Wasser getränkt sind, sinkt natürlich der Filtrationswiderstand, der durch die Wassergehalts-Differenzen der einzelnen Schichten hervorgerufen wird. Das Eindringen der Lösungen, welche Berliner Blau erzeugen, durch die Frontalwand bei *Vallisneria*, *Sagittaria teres*, *Potamogeton spec.*, *Heteranthera zosterifolia* u.a. bildet eine experimentelle Bestätigung dieser Ansicht.

Da bei vielen Submersen ein beträchtlicher Teil des Stoff-Austausches und auch der Nährstoff-Aufnahme (vergl. SCHENCK, 52, GOEBEL, 53) durch die Blattspreite erfolgt, wird die Imbibierung aller Membranen eine hervorragende Rolle im Leben der Submersen spielen. Aber als zweiter Faktor glaube ich der Vermehrung der Radialwandungen eine nicht unwesentliche Rolle bei dem Stoff-Austausch zuschreiben zu dürfen; doch haben nicht alle Wasserpflanzen diesen Weg, um die Permeabilität ihrer Epidermen zu erhöhen, eingeschlagen.

Besonders interessant sind die Pflanzen mit Unter- und Über-Wasserblättern, bzw. Schwimmblättern.

Bei den untersuchten Sumpfpflanzen unterschieden sich die Über- und Unter-Wasserblätter nicht (*Galium*, *Mentha*) oder nur wenig (*Veronica Anagallis*) in der Grösse ihrer Epidermiszellen. Bei *Mentha aquatica* verhielten sich die Wasserblätter und Überwasserblätter in der Grösse wie etwa 1:5, die Epidermiszellen zeigten aber trotzdem gleiche Grösse, ein Umstand, der mir besonders für die im allgemeinen gültige AMELUNGsche Regel von der Konstanz der Zellgrösse zu sprechen scheint. Diese Gewächse sind augenscheinlich wenig plastisch. Ferner wissen wir aber auch nicht im einzelnen, in wie grossem Masse die Epidermis hier am Stoff-Austausche beteiligt ist.

Bei den Pflanzen mit typischer Heterophyllie sind die Wasserblätter entweder mit grösseren (!) Zellen ausgestattet, als die Überwasserblätter (oder Schwimmblätter), so bei *Nymphaea rubra*, *Sagittaria chilensis*, oder die Wasserblätter (resp. Schwimmblätter) haben viel kleinere Zellen als die Überwasserblätter (*Hippuris*, *Polygonum amphibium*, *Cardamine pratensis*, letztere nach einer zufälligen Beobachtung von SCHENCK, 54). Den Wasserpflanzen werden eben wieder beide Möglichkeiten offen stehen, die Durchlässigkeit der Epidermis zu erhöhen: entweder durch die Imbibierung aller Membranschichten mit Wasser oder durch die Einziehung vieler Radialwände oder durch Kombination beider Mittel.

Merkwürdig ist die Erscheinung, dass die Schwimmblätter, im Gegensatz zu den Blättern der Landpflanzen, auf der Blatt-Oberseite kleinere Zellen aufweisen als auf der Blatt-Unterseite. Man könnte hierin ein Mittel zur Verstärkung der epidermalen Transpiration erblicken.

Wennschon diese nicht so reguliert werden kann, wie die stomatäre Verdunstung, so wird sich die Pflanze doch ohne Schaden dieses Mittels bedienen können, da ja stets ein reichlicher Nachschub von Wasser erfolgen kann.

Dann möge noch auf die kleinzelligen Gewebe an der Unterseite der Blätter von *Limnathemum* und *Aponogeton* hingewiesen sein, die sich als besonders permeabel erwiesen und die offenbar dem Stoff-Austausch dienen (*Aponogeton*: durchschnittl. Zellgrösse d. Unterseite 10, des kleinzelligen Gewebes 19; *Limnathemum*: durchschnittl. Zellgrösse der Unterseite 16, des kleinzelligen Gewebes 24).

Also auch hier eine deutliche Vermehrung der Radialwandung, die sicherlich im Dienst des Stoff-Austausches steht, wofür auch die deutliche Radialwand-Färbung spricht.

Zusammenfassung. - Sehen wir von allen Komplikationen ab, so ergibt sich: Die Wasserpflanzen, die sich aus den verschiedensten Familien rekrutieren, lassen eine Tendenz nach Reduktion der Zellgrösse und zugleich nach Erhöhung der Radialwand-Summe erkennen.

3. Bryophyten.

Untersucht wurden thallöse, foliöse Lebermoose und Muscineen; um einen Vergleich von xerophyten und hygrophyten Arten zu erleichtern, seien die Muscineen der Gestalt der Zellen nach in solche mit polygonalen und gestreckten Zellen eingeteilt; innerhalb der einzelnen Gruppen ist zwischen Hygrophyten, Xerophyten und Mesophyten zu unterscheiden.

Die Kleinheit der Zellen der Moosblätter übertrifft durchschnittlich noch beträchtlich diejenige der submersen Phanerogamen. Wie wichtig für die foliösen Moose eine leichte und schnelle Wasser-Aufnahme durch die Blätter sein muss, liegt auf der Hand, da die meisten Muscineen fast ausschliesslich durch die Blätter

ihr Wasser beziehen. Dass bei den foliösen Moosen die Radialwand-Summe noch grösser zu sein pflegt als bei den submersen Phanerogamen, obwohl ihre Blätter fast stets nur aus einer einzigen Zellschicht bestehen, liesse sich bei meiner Betrachtungsweise dadurch erklären, dass sie in der Deckung ihres Wasserbedarfs viel ungünstiger gestellt sind als die Submersen. Durch die Einziehung vieler Radialwände wird aber leicht und schnell Tau und Regenwasser aufgenommen werden können.

Es soll freilich nicht behauptet werden, dass die Wasser-Aufnahme durch die Radialwände der einzige bestimmende Faktor für die Reduktion der Zellgrösse gewesen sei. Sicherlich wird die Kleinheit der Zellen dem ganzen Blatte eine grössere Festigkeit verleihen. Dann wird auch die Kleinheit und Dickwandigkeit der Zellen von Wichtigkeit sein beim Austrocknen der Blätter, da sich hierbei der Protoplast von der Zellwand zurückzieht; kleine und dickwandige Zellen bilden aber ein besseres Widerlager als grosse und dünnwandige Zellen.

Einen deutlichen Unterschied in der Zellgrösse von Hygrophyten und Xerophyten habe ich nicht konstatieren können.

Man wird aber auch bei den xerophyten Moosen keine grosszellige Struktur erwarten dürfen, da ja diese einen besonders weitgehenden Wasserverlust ohne Schädigung vertragen können (IRMSCHER, 55). Im Gegenteil wird den Radialwänden der Xerophyten eine umso grössere Bedeutung zukommen, als nach MÜLLER (56) die Membranen der Moosblätter auch Wasserdampf in beträchtlicher Masse aufzunehmen vermögen. Ich halte es aber nicht für unwahrscheinlich, dass auch die Frontalwände mancher Moosblätter analog denen mancher Wasserpflanzen für Wasser leicht permeabel sein können.

GOEBEL unterscheidet nach der Art der Wasseraufnahme zwei Gruppen von Moosen: die einen, die das Wasser fast ausschliesslich durch die Haarwurzeln beziehen u. mit einer ausgeprägten Kutikula überzogen sind - die Marchantiaceen - und die anderen, die das Wasser vornehmlich durch die Blätter aufsaugen. Zu dieser letzteren Gruppe gehören die übrigen Lebermoose und die Laubmoose.

Soweit ich es untersucht habe, läuft dem in geradezu überraschender Weise die Zellgrösse parallel, wenn wir die Mittelwerte ins Auge fassen; wir hätten dann in den foliösen Lebermoosen gleichsam den Übergang zu den Laubmoosen in der Anpassung zur Wasseraufnahme durch die Blätter aufzufassen:

Bei den thallösen Lebermoosen schwankt die Zellgrösse um einen Mittelwert von ca. 10 (Extreme: 5 1/2 - 15); bei den foliösen Lebermoosen um ca. 15 (Extreme: 12 - 26); bei den Laubmoosen um 32 (Extreme: 7 - 47).

Der einfachen Verhältnisse halber sind bei den Laubmoosen nur die mit polygonalen Zellen berücksichtigt worden. Die Epidermiszellen der thallösen Lebermoose sind etwas gestreckt; daher vermindert sich die Summe ihrer Radialwandung in Wirklichkeit noch etwas.

Zusammenfassung. - Die Moose haben durchschnittlich die kleinsten Zellen u. übertreffen hierin meist noch die Wasserpflanzen. Die relativ grössten Zellen besitzen die thallösen Lebermoose, die kleinsten die Muscineen, zwischen beiden stehen die foliösen Lebermoose.

4. Sukkulente Xerophyten.

Interessant schien mir die Prüfung der Frage, ob nun umgekehrt auch bei den Xerophyten, die ja bekanntlich von der Tendenz nach Einschränkung der epidermalen Transpiration beherrscht werden, eine Vergrösserung der Epidermiszellen zu konstatieren sei, beziehentlich ob sich bei ihnen Beziehungen zwischen Zellgrösse und Kutikularisierung ermitteln liessen.

Bei der Betrachtung der Sukkulanten sei nochmals auf die Bedeutung ihrer Epidermis als Wassergewebe hingewiesen; ferner werden infolge der Sukkulenz an die Biegefestigkeit keine hohen Ansprüche gestellt und es ist a priori schon ein grosszelliger Bau der Epidermis denkbar. Eine starke Stachelbewehrung hingegen wird einen festen Bau des Hautgewebes bedingen müssen, um den Stacheln ein geeignetes Widerlager zu geben.

Die Sukkulanten lassen sich für unsere Zwecke in zwei Gruppen einteilen: in

die mit grossen Epidermiszellen und im allgemeinen schwach entwickelter Kutikula und in solche mit einer kleinzelligen, aber stark kutikularisierten Epidermis. Zum ersteren Typus gehören fast alle untersuchten Arten von *Mammillaria*, *Sedum*, *Sempervivum*, *Crassula*, *Echeveria*, ferner *Umbilicus*, *Cineraria vestita*; zum letzteren *Epiphyllum*, *Cereus* z.T., *Euphorbia* und *Agave*. Grosse und dabei doch stark kutikularisierte Epidermiszellen besitzt *Gasteria maculata* (Grösse der Epidermiszellen $4\frac{1}{2}$); desgleichen die untersuchten *Echinocactus*-Arten ($5\frac{1}{2}$, 7, $7\frac{1}{2}$) mit einer enorm starken Kutikularisierung. Es scheint mir nun trotzdem eine deutliche Beziehung zwischen der Grösse der Epidermiszellen und der Kutikularisierung zu bestehen, in dem Sinne, dass die Kutikularisierung umso mehr zunimmt, je grösser die Summe der Radialwandung mit abnehmender Grösse der Epidermiszellen wird. Es gibt, wie nicht anders zu erwarten, auch Ausnahmen. Wenn, wie bei *Echinocactus*, sowohl die Epidermiszellen ziemlich gross sind, als auch die Kutikula besonders stark ausgebildet ist, so scheint mir dies doch nicht gegen meine Betrachtungsweise zu sprechen, denn der Grad der Xerophilie kann natürlich bei den verschiedenen Gewächsen verschieden stark ausgeprägt sein und ausserdem, worauf ausdrücklich hingewiesen sein möge, können wir nicht alle Faktoren berücksichtigen, die einen transpirationshemmenden Einfluss ausüben. Die Zellgrösse schwankt innerhalb einer Gattung oft recht beträchtlich (z.B. *Crassula* $2\frac{1}{2}$ bis 11, *Echeveria* von 2 - $7\frac{1}{2}$), doch herrscht bei diesen Gewächsen der grosszellige Typus vor (ca. bis 7), wünschön die Epidermiszellen von *Crassula patagonica* (9, 11) durchaus in das Gebiet der mittleren Zellgrössen eingereiht werden müssen.

Besonders instruktiv sind die Fälle, bei denen innerhalb einer Gattung Arten mit verschiedenen grossen Epidermiszellen vorkommen. Bei *Echeveria* und *Crassula* und anderen treten dabei keine Unterschiede in der Kutikularisierung auf.

Dagegen sieht man bei *Aloe*, *Mammillaria*, *Mesembrianthemum* und *Agave*, wie mit abnehmender Zellgrösse eine Tendenz zur Verstärkung der Kutikularisierung verknüpft ist. Das Beispiel von *Cereus* ist nicht brauchbar, da hier die teilweise Wellung der Zellgrenzen das Bild trübt. Ausserdem pflegt mit steigender Zellgrösse die Dicke der Zellwände abzunehmen, z.B. innerhalb der Gattungen *Agave*, *Mammillaria*, *Cereus*. Doch es fehlt nicht an Ausnahmen (*Mesembrianthemum*).

Das eine geht jedenfalls mit Sicherheit aus der Untersuchung der Sukkulente hervor, dass bei einer kleinzelligen Epidermis die Kutikula (mit sehr geringen Ausnahmen) stark ausgeprägt ist, während eine grosszellige Struktur der Epidermis nicht immer, aber häufig mit einer schwachen Kutikularisierung Hand in Hand geht. Und ich glaube, dass in der Reduktion der Radialwandung eine der Ursachen zu erblicken ist, die den geringen Wasserverlust der schwach kutikularisierten Sukkulente verständlich erscheinen lassen. Vergleicht man z.B. die Radialwandung der schwach kutikularisierten Sklerophyllen, so ergibt sich dabei deutlich, dass die Radialwandung bei den Sukkulente durch die Grösse ihrer Epidermiszellen nicht unerheblich reduziert wird. Es wurden Durchschnittswerte für die Epidermiszell-Grösse dieses Sukkulente-Typus ermittelt (als $5\frac{1}{2}$), desgleichen die der Sklerophyllen (als 15) und unter Berücksichtigung der typischen Gestalt - auch als Durchschnittswert berechnet - aufgezeichnet und empirisch die Radialwand-Summe beider ermittelt. Dabei ergab sich ein Verhältnis von 1:3. Diese Reduktion der Radialwandung dürfte doch schon einen beträchtlichen Einfluss auf die Verringerung der epidermalen Transpiration ausüben. Denn durch die Wirkung der geringen osmotischen Drucke (FITTING, 57, Mc. DOUGAL, 31) lässt sich die geringe Transpirationsgrösse der schwach kutikularisierten Sukkulente nicht erklären. Auch möge nochmals hervorgehoben werden, dass die dünne Kutikula der grosszelligen Sukkulente in wassergetränktem Zustand relativ leicht permeabel ist, so dass wir auch ihr nicht allein den transpirationshemmenden Einfluss zuschreiben können. Dagegen erblicke ich in der dünnen Beschaffenheit der Radialwände ein weiteres Moment, das in Verbindung mit der grosszelligen Struktur der Epidermis die geringe epidermale Transpiration dieser Sukkulente verständlich macht. Schon ein geringer osmotischer Druck wird ausreichen, um die dünnen Radialwände auszutrocknen. Die Frontalwände dagegen sind häufig verdickt. Ausserdem werden Wachsoberzüge, die für viele der von mir untersuchten Arten charakteristisch waren, ihre

transpirationshemmende Wirkung sicher nicht verfehlen. Es wird jedenfalls durch das Zusammenwirken einer ganzen Kette von Faktoren die geringe epidermale Transpirationsgrösse der schwach kutikularisierten Sukkulanten zu erklären sein.

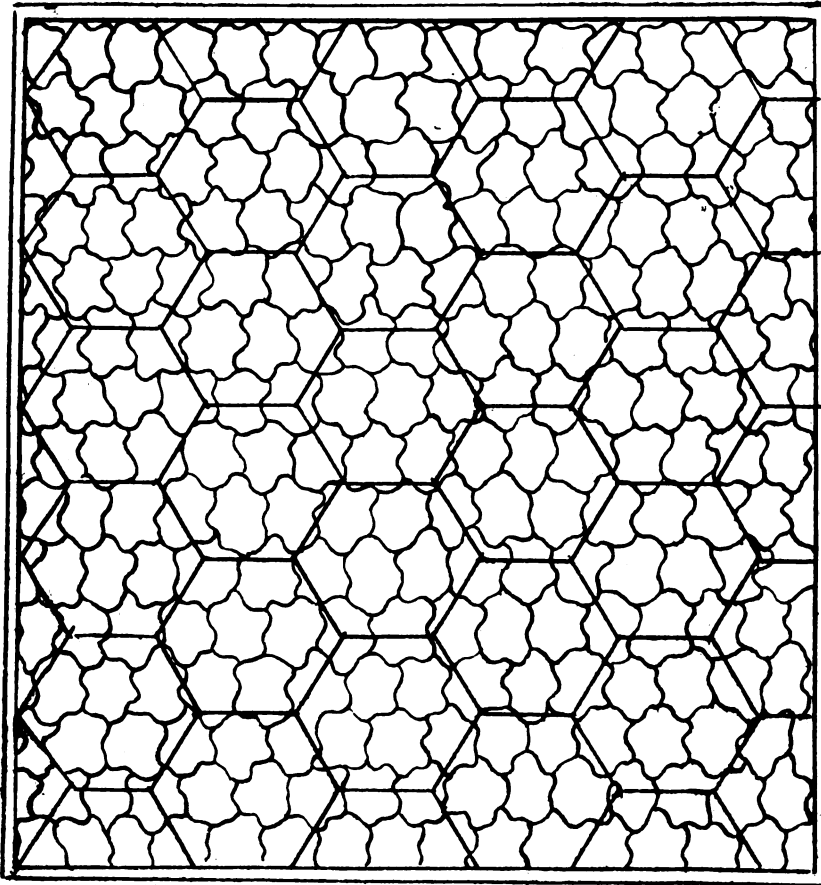


Fig. 24. Sukkulanten und Sklerophylle.

durchgängig durch eine dicke Kutikula geschützt zu sein; die mit grossen Epidermiszellen haben häufig (aber nicht immer) eine dünne Kutikula. Kombiniert mit einer dünnen Kutikula treten zugleich dünne Radialwände auf, doch gilt dies nicht auch für die Frontalwand.

5. Sklerophylle.

Bei den Sklerophyllen herrscht der kleinzellige Typus vor. Wir finden hier Zellgrössen, die denen der submersen Gewächse durchaus an die Seite zu stellen sind. Auch die Mesophyll-Zellen zeichnen sich meist durch ihre Kleinheit aus. Offenbar sind es wiederum mechanische Faktoren, die bei der Ausbildung der Epidermis mitgesprochen haben. Infolge ihrer Lebensdauer haben die Blätter der Immergrünen mehr als die der Sommergrünen äusseren Einflüssen zu trotzen, denen sie bei einem grosszelligen und dünnwandigen Bau der einzelnen Elemente nicht widerstehen könnten.

Infolge dessen würde aber die epidermale Transpiration gross sein können, wenn nicht eine dicke Kutikula die Blätter überzüge. Besonders unsere einheimischen Immergrünen müssen vor einer intensiven epidermalen Transpiration geschützt sein, da während der Fröstperioden die Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln unterbunden ist. Die mediterranen Immergrünen haben dagegen die Dürre des regenarmen Sommers zu überstehen. Abgesehen von der dicken Beschaffenheit der Kutikula sind auch Kutikularleisten häufig. - Wie gesagt, pflegen die Epidermiszellen nicht nur klein zu sein, sondern auch dickwandig; meistens sind auch die Radial-

Bei manchen der untersuchten Gattungen konnte ich beobachten, wie mit zunehmender Bewehrung die Grösse der Epidermiszellen der ganzen Blätter bzw. der Sprosse abnimmt, womit eine Verdickung der Epidermiswände Hand in Hand zu gehen pflegt; z.B. bei *Agave*, *Aloe*, *Mammillaria* und *Cereus*. Dadurch wird offenbar ein geeignetes Widerlager für die Bewehrung geschaffen. Es wäre nun recht gut denkbar, dass die Reduktion der Epidermiszell-Grösse aus mechanischen Gründen das primäre in der Entwicklung gewesen und dass die Pflanze darauf dann sekundär mit einer Verstärkung der Kutikula reagiert hätte.

Mechanische Prinzipien und die Ausbildung der Kutikula scheinen mir in engstem Zusammenhang zu stehen (vergl. den nächsten Abschnitt).

Zusammenfassung. - Die Sukkulanten mit kleinen Epidermiszellen pflegen fast

wände erlativ dick. Die Kombination von dickwandigen (also schwer trocken zu haltenden) und kleinen Zellen einerseits und dicker Kutikula andererseits ist also wiederum auffällig. Auf die einzelnen Pflanzen will ich nicht näher eingehen; in einzelnen existieren zwar grosse Unterschiede und Abweichungen (die Zellgrösse schwankt in weiten Grenzen), doch ist der oben beschriebene Typus der Sklerophyllen trotzdem scharf umrissen.

Zusammenfassung. - Die Sklerophyllen besitzen kleine und meist dickwandige Epidermiszellen und eine meist dicke Kutikula.

6. Verschiedene stark und schwach kutikularisierte Blätter.

Die im folgenden zu behandelnden Pflanzen sind weniger nach biologischen Gesichtspunkten zusammengestellt, wenn es sich auch zum grössten Teil um Epiphyten handelt. Vielmehr sollen hier verschiedene Blatt-Typen abgehandelt werden, die durch schwache epidermale Verdunstung ausgezeichnet sind; die einen, bei denen d. Epidermis als Wassergewebe dient mit dünner Kutikula, die andern mit dicker Kutikula.

Dass die schwach kutikularisierten Begonien und Tradescantien durch eine geringe epidermale Transpiration charakterisiert zu sein pflegen, wurde schon im ersten Teil meiner Arbeit betont. Von den gleichfalls schwach kutikularisierten einheimischen Orchideen sind jedenfalls die *Orchis*- und *Ophrys*-Arten wirksam vor einer intensiven epidermalen Transpiration geschützt, denn wie jeder, der Pflanzen gepresst hat, weiss, geben sie ihr Wasser nur schwer ab. Dasselbe gilt für *Pellionia argentea*.

Von einigen Begonien abgesehen, herrscht bei allen diesen Gewächsen der grosszellige Typus vor und damit wieder kombiniert dünne Wände (nicht Aussenwände) und eine dünne Kutikula. Was für die schwach kutikularisierten Sukkulente gesagt wurde, möge darum auch hier wiederholt sein, dass in der Reduktion der Radialwand-Summe und in der dünnen Beschaffenheit der Radialwände, die durch einen schwachen osmotischen Druck schon trocken gehalten werden können, eine der Ursachen zu erblicken ist, welche die geringe epidermale Verdunstung dieser Gewächse verständlich erscheinen lässt.

Bei den stark kutikularisierten Blättern treten, ähnlich wie bei den stark kutikularisierten Sukkulente, teilweise kleine, teilweise grosses und grosse Zellen auf. Leider habe ich mir nur bei einigen von den tropischen Orchideen Notizen über die Dicke der Radialwandung gemacht. Doch sieht man schon aus wenigen Beispielen, dass mit der starken Kutikularisierung zugleich eine Verdickung der Wände Hand in Hand zu gehen pflegt. Man könnte wieder den Schluss ziehen, dass die Verdickung der Zellwände, speziell der Radialwände, aus mechanischen Gründen, mit der nicht selten eine Reduktion der Zellgrösse Hand in Hand geht, sekundär eine Verdickung der Kutikula hervorgerufen hat.

7. Meist sklerophylle Wüstenpflanzen der algerischen Wüste.

Von Wüstenpflanzen stand mir nur Alkohol-Material zu Gebote, das ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. BEESSEL-HAGEN verdankte. Da der Alkohol die wachsartigen Körper teilweise extrahiert haben konnte, war es mir leider unmöglich, ein klares Bild über die Kutikularisierung zu gewinnen. Die Blätter sind fast durchgehend sklerophyll gebaut. Haarfilze oder Wachse bedecken oft in reichlicher Ausbildung die Epidermis. Die Kutikula ist augenscheinlich meist stark entwickelt. Bezüglich der Zellgrösse der Epidermis lassen sich die Wüstenpflanzen den Mesophyten an die Seite stellen, nur dass hier nicht gewellte Zellgrenzen vorherrschen. Doch treten auch Arten mit kleinen Epidermiszellen auf. Vergleichen wir aber die Wüstenpflanzen mit den Sklerophyllen vom mediterranen Typus, denen wir sie wohl anschliessen dürfen, so ergibt sich eine Tendenz zur Vergrösserung der Zellen.

Wenn man auch absolut genommen die Zellgrössen dem mittleren Typus und in

einigen Fällen sogar dem kleinen Typus angehören, so wird auf der andern Seite der Wassergehalt der Membranen (trotz ihrer Dicke) durch die enormen osmotischen Drucke (bis über 100 Atm. bei Wüstenpflanzen) auf ein Minimum herabgedrückt werden und in Verbindung mit den andern Faktoren, wie Wachs-Überzüge, Haarfilze, Kutikularisierung etc. einen ganz hervorragenden Schutz gegen starke epidermale Transpiration bilden.

Mehr der Kuriosität halber möge hervorgehoben sein, dass die Blätter der Wüstenpflanzen meist eine sehr geringe Grösse besitzen, aber relativ grosse Epidermiszellen, die Sklerophyllen vom mediterranen Typus dagegen kleine Zellen und häufig grosse Blätter. Es soll dies nur zeigen, was von ADELUNG schon betont ist, dass die Zellgrösse von der Organgrösse unabhängig ist.

LITERATURVERZEICHNIS.

- (1) GARREAU, Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfaces aériennes des plantes, in Ann. Sci. nat. Bot. 3. sér. XIII, 1849. - (2) EDER, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen, in Sitzungsber. Akad. Wien LXXII, 1. Abt., 1875. - (3) MERGET, Sur les fonctions des feuilles. Rôle des stomates dans l'exhalation et dans l'inhalation des vapeurs aqueuses par les feuilles, in Compt. rend. LXXXVII, 1878. - (4) STAHL, Einige Versuche über Assimilation und Transpiration, in Bot. Ztg. LII, 1894. - (5) UNGER, Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen, in Sitzungsber. Akad. Wien XLIV, 1862. - (6) KOHL, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung der pflanzlichen Gewebe, Braunschweig 1886. - (7) N.J.C. MÜLLER, Über den Durchgang von Wasserdampf durch die geschlossene Epidermiszelle, in Pringsh. Jahrb. VII, 1869-70. - (8) RENNER, Beiträge zur Physik der Transpiration, in Flora C, 1910. - (9) BUSCALIONI e POLLACCI, L'applicazione delle pellicole di Collodio etc., in Atti Istit. Botanico Pavia 1902. - (10) BUSCALIONI e POLLACCI, Ulteriori ricerche etc. l.c. - (11) PFEFFER, Osmotische Untersuchungen (Leipzig 1877). - (12) RUHLAND, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Protoplasmahaut, in Pringsh. Jahrb. XLVI, 1909. - (13) CZAPEK, Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Protoplasmahaut von Pflanzenzellen (Jena 1911). - (14) HANSTEEN-CRANNER, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen III., in Pringsh. Jahrb. LIII, 1914. - (15) RUHLAND, Studien über die Aufnahme von Colloiden durch die pflanzliche Plasmahaut, in Pringsh. Jahrb. LI, 1912. - (16) NEGER und LAKON, Studien über den Einfluss von Abgasen auf die Lebensfunktion der Bäume, in Mitt. Sächs. forstl. Versuchsanst. Tharandt 1914. - (17) BENECKE, Giftwirkungen (in Lafar, Handb. techn. Mycologie I, 1904. - (18) SCHROEDER, Über den Verlauf des Welkens und die Lebensfähigkeit der Laubblätter, Diss. Göttingen 1909. - (19) SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotylen, Stuttgart 1899. - (20) PFITZER, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen III, in Pringsh. Jahrb. VIII. - (21) BURGERSTEIN, Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904. - (22) DELF, Transpiration in Succulent Plants, in Annals of Botany XXVI, 1912. - (23) STAHL, Über den Einfluss des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter, in Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XVI, 1883. - (24) WIESNER, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen, in Sitzungsber. Akad. Wien LXXXVI, 1882. - (25) HABERLANDT, Das Austrocknen abgeschnittener und benetzter, sowie abgeschnittener und nicht benetzter grüner Blätter und Pflanzenteile, in Wissensch. pr. Unters. auf dem Gebiet des Pflanzenbaus II, Wien 1877; Ref. Bot. J. V, 531. - (26) DETMER in Forsch. Geb. d. Agrikulturphysik I, 1878. - (27) SCHWENDENER, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, in Abh. Berlin. Akad. d. Wissensch. 1882. - (28) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 1904. - (29) LIVINGSTON and BROWN, Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves, in Bot. Gaz. 1912. - (30) LIVINGSTON, The Relation of Osmotic-Pressure in Plants of arid habitats, in The Plant World 1911. - (31) Mc. DOUGAL, The Water-balance of Desert Plants, in Annals of Botany 1912. - (32) MOLISCH, Über lokale Membranfärbung durch Manganverbindungen bei einigen Wasserpflanzen, in Sitzungsber. Akad. Wien

CXVIII, 1909. - (33) DEVAUX, Sur la coloration des composés pectiques, in Proc. verb. Soc. Linnéenne Bordeaux 1901, nach TUNMANN, Mikrochemie. - (34) STRASBURGER, das grosse Botanische Praktikum. - (35) KÜSTER, Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen, in Pringsh. Jahrb. I, 1912. - (36) TRAUBE, MENGHARINI, SKALA, in Biochem. Zeitschr. I, 1906. - (37) SACHS, Lehrbuch der Botanik, 3. ed. - (38) WIESNER, Untersuchungen über die Bewegung des Imbibitionswassers im Holz und in den Membranen der Pflanzenzelle, in Sitzungsber. Akad. Wien 1875. - (39) Van WISSELINGH, Über die Zellwand von Glosterium, in Zeitschr. f. Bot. 1912. - (40) v. HÖHNEL, Einige Bemerkungen über die Kuitkula, in Österr. bot. Ztschr. XXVIII (1878). - (41) CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, Jena 1905. - (42) AMELUNG, Über mittlere Zellgrössen, in Flora 1893. - (43) SACHS, Über einige Beziehungen der spezifischen Grösse der Pflanzen zu ihrer Organisation, in Flora 1893. - (44) STRASBURGER, Histologische Beiträge, Heft V, 1893. - (45) SIERP, Über die Beziehungen zwischen Individuengrösse, Organgrösse und Zellgrösse, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses, in Pringsh. Jahrb. LIII, 1913. - (46) WEINZIERL, Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Gewebe und Organe, in Sitzungsber. Akad. Wien LXXVI, 1877. - (47) DAMM, Über den Bau mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen, in Beih. Bot. Centralbl. XI, 1901/02. - (48) HILLER, Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter, in Pringsh. Jahrb. XV, 1884. - (49) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Leipzig 1897. - (50) WESTERMAIER, Bau und Funktion der pflanzlichen Hautgewebe, in Pringsh. Jahrb. XIV. - (51) KNY, Botanische Wandtafeln, 12. Abt. Text zu Tafel 113-114. - (52) SCHENCK, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse, in Bibl. Bot. I, 1886. - (53) GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen, Marburg 1889. - (54) SCHENCK, Über Strukturänderungen submers vegetierender Pflanzen, in Ber. D. Bot. Ges. II, 1884. - (55) IRMSCHER, Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte, in Pringsh. Jahrb. I, 1912. - (56) MÜLLER, Untersuchung über die Wasseraufnahme durch Moose u. versch. andere Pflanzen u. Pflanzenteile, in Pringsh. Jahrb. XLVI, 1909. - (57) FITTING, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wistepflanzen, in Zeitschr. f. Bot. III, 1911.

NACHWORT.

Der Verfasser dieser Arbeit, welche von STAHL besonders geschätzt und speziell zur Drucklegung empfohlen war, CONRAD RUDOLPH wurde am 27. Juni 1891 zu Niederlössnitz bei Dresden als Sohn des Gymnasial-Oberlehrers Dr. RUDOLPH geboren, besuchte 9 Jahre das VITZTHUMSche Gymnasium zu Dresden, das er Ostern 1910 nach wohl bestandener Reifeprüfung verliess. Hierauf widmete er sich der Naturwissenschaften, insbesondere der Botanik, und zwar zuerst in Dresden, Leipzig und München, die letzten 5 Jahre vor dem Kriege in Jena, wo er sich hauptsächlich an STAHL anschloss. Hier promovierte er mit der nun gedruckten Arbeit. - Den Rest seines Lebens diente er als Soldat seinem Vaterlande, und zwar im Dresdener Schützenregiment nr. 108, in das er als Freiwilliger eintrat, zuletzt als Leutnant und Führer der 11. Compagnie. Nach einer Verwundung, die eine dauernde Lähmung der linken Hand zur Folge hatte, freiwillig zur Front zurückgeeilt, fiel er am 18. August 1918 im Gefecht von Beugny, als er den Seinen zu einem Sturmangriff voranellte.

So starben die Ehrliebenden und Tüchtigen. Was übrig blieb, machte Revolution und liess Deutschland in Schmach und Schande untergehen. Exoriare ex ossibus ultor!

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: 1925

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Rudolph Konrad

Artikel/Article: [Epidermis und epidermale Transpiration 49-94](#)