Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen.

Von

G. Voss, Bonn.

Mit 164 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Neben zahlreichen Angaben über das bloße Vorkommen von Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Laubblätter von Dikotyledonen finden sich in der Literatur auch vereinzelte, meist jedoch beiläufige Bemerkungen über Unterschiede im anatomischen Bau und in der Lagerung der Spaltöffnungen auf Blattober- und Blattunterseite.

Solche Unterschiede sind z. B. nach A. Tschirch bei *Sedum acre* und *Sempervivum tectorum* vorhanden. Eingehender befaßt sich G. Haberlandt mit den Unterschieden und deren Deutung bei *Populus pyramidalis* und *Plantago major*. Nach Haberlandt ist bei *Populus pyramidalis* bei der Mehrzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite „die äußere Atemhöhle in Form seichter Trichter ausgebildet. Auf der Unterseite ist die Einsenkung der Spaltöffnungen kaum angedeutet.“ Haberlandt schreibt weiter: „Bei *Plantago major* fand ich auf der Blattoberseite die Vorhöfe meist beträchtlich weiter als auf der Blattunterseite. Man sieht also, daß auf jener Blattseite, auf welcher erhöhte Beleuchtung und Erwärmung die Transpiration ansehnlich steigern, die entsprechenden Schutzeinrichtungen der Spaltöffnungen sich entschiedener ausprägen.“ Buck gibt an, daß bei *Primula elatior* und *Primula officinalis* „die Stomata der Blattunterseite nur durch Zusammentreten der äußeren Hörnchen“, dagegen viele Spaltöffnungen der Oberseite sich außerdem noch durch Zusammentreten der Bauchwände schließen und daß bei *Onobrychis sativa* die größeren Schließzellen der Unterseite kaum, die oberseitigen aber tiefer eingesenkt und mit „feinerer Öffnung der Mündungskanäle der Gase“ versehen sind.

Während meiner Untersuchungen über diesen Gegenstand erschienen noch im Jahre 1912 eine Arbeit von Warncke und zwei von Hryniewiecki, welche ebenfalls Angaben über Unterschiede der beiderseitigen Spaltöffnungen enthalten.

Nach Warncke sind die einander sehr ähnlichen Spaltöffnungen bei *Tussilago Farfara* oberseits „etwa um ihre halbe Höhe" eingesenkt, auf der stärker behaarten Unterseite emporgehoben und bei *Petasites niveus* die Schließzellen der weniger behaarten Oberseite „gewöhnlich etwas größer und tiefer eingesenkt" als auf der Unterseite.

Hryniewiecki gibt, abgesehen davon, ob die Spaltöffnungen der beiden Laubblattseiten dem von ihm gefundenen Trichtertypus oder einem anderen angehören, an, daß an beiderseits Spaltöffnungen tragenden Blättern die Schließzellen unterseits bei *Bergenia crassifolia* L., *Potentilla atrosanguinea* Lodd., *Althaea rosea* Cav. etwas, bei *Heuchera pilosissima* Fisch. et May und *Inula helenium* L. stark emporgehoben sind, wogegen die Spaltöffnungen der Oberseite hier in der Epidermisebene liegen. Nur bei *Templetonia retusa* R. Br. sind die Spaltöffnungen unterseits ein wenig vertieft, oberseits dagegen in der Höhe der Epidermis gelegen. Auf der Oberseite sind nach ihm die Spaltöffnungen eingesenkt bei *Sanguisorba alpina* Bunge, *Rosa canina* L., *Lupinus luteus* L., *Anthyllis Vulneraria* L., *Galega officinalis* L., *Coronilla varia* L., *Pisum sativum* L. Bei diesen Pflanzen liegen die Schließzellen unterseits in der Epidermisebene. Oberseits eingesenkt und unterseits emporgehoben sind nach Hryniewiecki die Stomata bei *Phaseolus multiflorus* Willd., *Rheum Emodi* Wall. und *Rheum palmatum* L. Bei *Peltiphyllum peltatum* Engl. fand Hryniewiecki unterseits einen weiteren trichterförmigen Porus als oberseits und bei *Saxifraga pennsylvanica* L. oberseits einen Übergangstypus mit sehr hohem Vorhof, auf der Unterseite aber den ausgesprochenen Trichtertypus.

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen hauptsächlich mit den anatomischen Unterschieden der Spaltöffnungen auf beiden Seiten des gleichen Laubblattes beschäftigt und versucht, den Einfluß dieser Unterschiede auf den Gasaustausch klarzustellen.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat meist nach Handschnitten entworfen; nur in einzelnen Fällen wurden die Objekte nach dem üblichen Einbetten in Paraffin mit dem Minotschen Drehmikrotom geschnitten.

Gefärbt wurde dann mit Kongorot, seltener mit Hämatoxylin-Eosin-Nelkenöl oder Methylviolett-Lichtgrün; zur Feststellung des Kutikularverlaufes wurde in vielen Fällen außer der Behandlung mit Chlorzinkjod noch die Reaktion mit Schwefelsäure vorgenommen, da diese sichere Resultate liefert.

Für die Zahlenangaben wurde nach der von A. Weiß angegebenen Methode die Anzahl der Spaltöffnungen in 20—40 Gesichtsfeldern mit einem Zeißschen Mikroskop (Okular 2, Objektiv D, nur bei wenigen Objekten mit höherer Vergrößerung) gezählt und dann für 1 mm^2 berechnet.

Das Material stammt teils aus dem Universitätsgarten zu Berlin, teils aus dem Königlichen Botanischen Garten in Dahlem, zum Teil wurde es auf Exkursionen in der Umgebung Berlins gesammelt. Es wurde teils frisch, teils nach Fixierung durch absoluten Alkohol untersucht.

In terminologischer Hinsicht folge ich der von Haberlandt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie durchgeführten Bezeichnungsweise. Unter Porus verstehe ich im herkömmlichen Sinne die eigentliche Spalte von der Eisodial- bis zur Opisthialöffnung; er besteht demnach aus der Eisodialöffnung, dem Vorhof, der Zentralspalte, dem Hinterhof und der Opisthialöffnung.

Im folgenden sollen zunächst die von mir studierten Spaltöffnungsapparate kurz beschrieben werden.

II. Spezielle Untersuchungen.

Salicaceae.

Salix retusa L.

Die in den Alpen heimische Pflanze hat unbehaarte Blätter. Die Verdickungsleisten der Schließzellen sind nicht sehr stark, nur die Vorderhörnchen mächtig entwickelt. Diese stoßen auf der Blattoberseite (Fig. 1) selbst bei offener Spalte fest zusammen, lassen

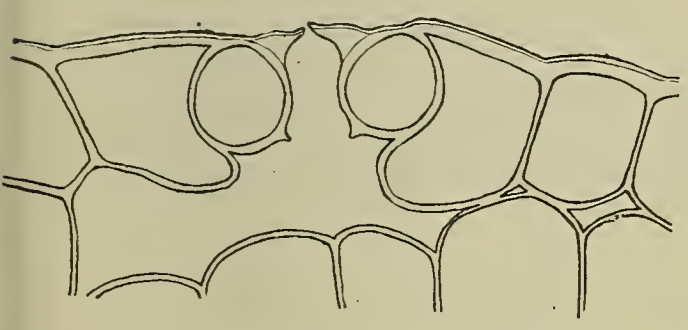

Fig. 1. Vergr. ca. 785.

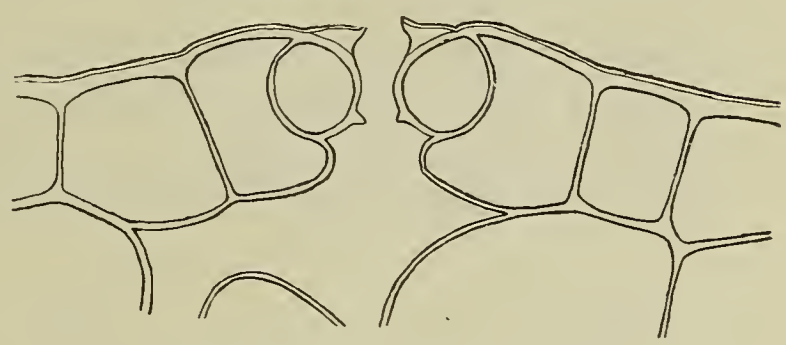

Fig. 2. Vergr. ca. 785.

unterseits (Fig. 2) aber eine weite Eisodialöffnung frei. Der Porus ist auf der Oberseite höher, Hinterhof und Opisthialöffnung weiter als unterseits. Die Kutikula ließ sich mit Sicherheit nur bis zu den Vorderhörnchen verfolgen; diese sind kutinisiert.

Oberseits treten auf 1 mm² 78, unterseits 134 Spaltöffnungen auf; es besteht also das Verhältnis 1 : 1,7.

Bei *Salix repens* L. und *Populus alba* L. fand ich oberseits keine Stomata.

Betulaceae.

Carpinus Betulus L.

Auf der Oberseite (Fig. 3) der unbehaarten Blätter sind die Spaltöffnungen etwas eingesenkt und haben einen höheren Porus als unterseits, wo sie etwas emporgehoben sind. Beiderseits ist die Höhe des Vorhofes größer als die des Hinterhofes, die Weiten beiderseits gleich.

Auf einem Stück der oberseitigen Epidermis von 0,6434 mm² und von 0,5629 mm² fand ich je eine Spaltöffnung, auf einem Stück von 0,4825 mm² und 0,4021 keine; die Anzahl der Stomata ist oberseits also nur gering. Unterseits (Fig. 4) beträgt sie 238 auf 1 mm².

Auf der Blattoberseite von *Corylus avellana* L. und *Betula alba* L. konnte ich keine Spaltöffnungen finden.

Polygonaceae.

Unterfam. *Rumicoideae.*

Rumex scutatus L.

Die Spaltöffnungen der unbehaarten Blätter schließen sich beiderseits nur mittels der stark entwickelten Vorderhörnchen,

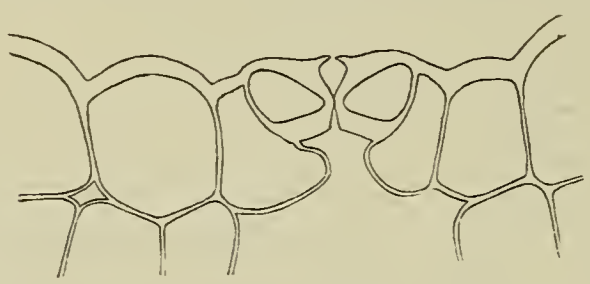

Fig. 3. Vergr. ca. 520.

Fig. 4. Vergr. ca. 520.

welche sich über- oder aneinander legen. Die inneren Verdickungsleisten bilden häufig keine scharfen Ecken, sondern sind mehr oder minder abgerundet (Fig. 7), so daß die Spaltöffnungen lebhaft an den von Haberlandt beschriebenen Schwimmblattypus erinnern.

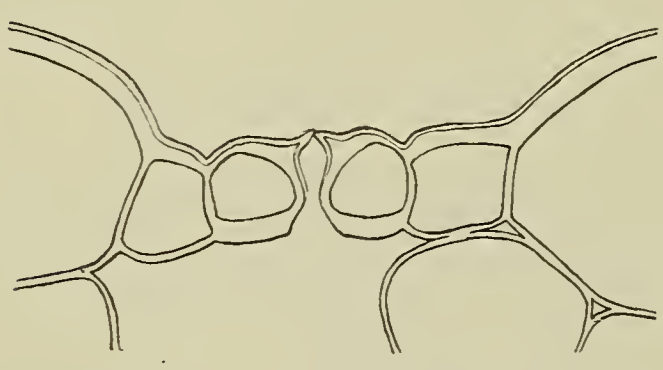

Fig. 5. Vergr. ca. 785.

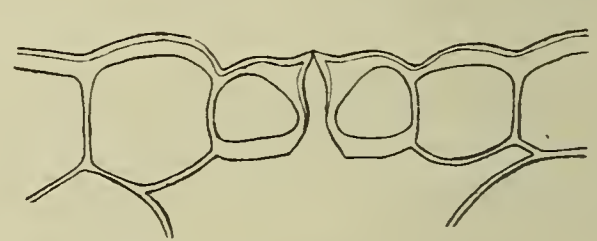

Fig. 6. Vergr. ca. 785.

Die Weiten der Zentralspalten sowie der Vorder- und Hinterhöfe variieren stark. Ich fand aber nie eine Zentralspalte völlig geschlossen. Auffällig ist, daß die abgerundeten inneren Leisten stets geringere Stärken aufweisen als die eckigen. Der Porus ist beiderseits gleich hoch.

Die Stomata der Oberseite (Fig. 5) sind ziemlich tief eingesenkt und in einer Anzahl von 68 auf 1 mm² vorhanden. Die Unterseite (Fig. 6) weist nicht eingesenkte Spaltöffnungen und zwar 91 für 1 mm² auf. Das Verhältnis stellt sich auf 1 : 1,3.

Unterf. *Polygonoideae.*

Polygonum viviparum L.

Auf der Oberseite (Fig. 8) der unbehaarten Laubblätter finden sich Spaltöffnungen, deren Vorderhörnchen schräg nach außen stehen und zu dünnen Zipfeln ausgezogen sind. Diese stoßen fast zusammen. Die Schließzellen der Unterseite (Fig. 10) sind viel niedriger und haben viel kleinere, spitze Vorderhörnchen. Diese

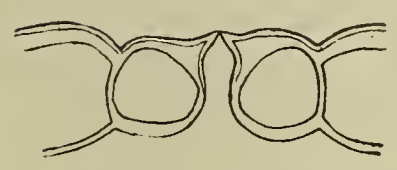

Fig. 7. Vergr. ca. 785.

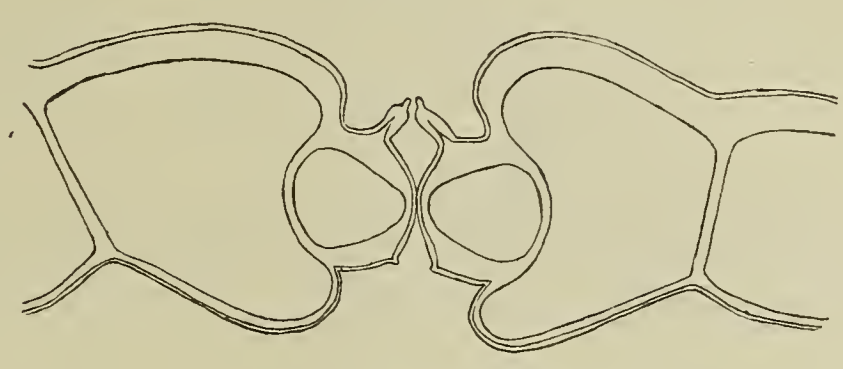

Fig. 8. Vergr. ca. 785.

stehen ebenfalls schräg nach außen, lassen aber eine weite Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist auf der Oberseite weiter, der Hinterhof enger als auf der Unterseite. Schwache äußere Gelenke sind beiderseits vorhanden. Kommen auf der Oberseite zufällig

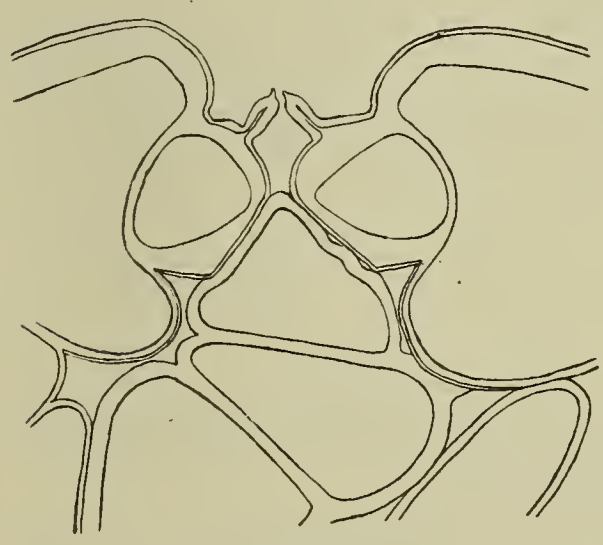

Fig. 9. Vergr. ca. 785.

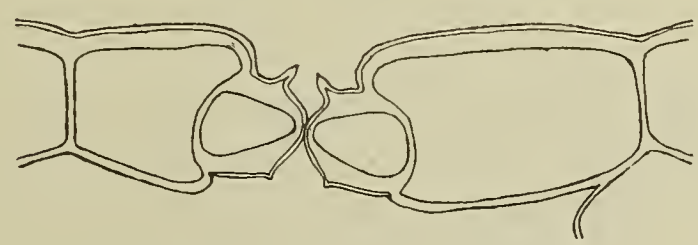

Fig. 10. Vergr. ca. 785.

Spaltöffnungen über mechanischen Rippen zu liegen, so werden sie durch mechanische Zellen, die in den Hinterhof hineinwachsen, mehr oder weniger deformiert (Fig. 9) und außer Funktion gesetzt. Die Kutikula füllt beiderseits die vorderen Hörnchen fast aus, reicht aber unterseits nur bis zu den Nebenzellen, während sie oberseits auch deren freie Innenwände und auch die benachbarten Epidermiszellen überzieht. Die Stomata der Oberseite sind ziemlich tief eingesenkt, die der Unterseite etwas weniger. Oben zählt man 17, unten 164 auf 1 mm². Das Zahlenverhältnis ist 1 : 9,6.

Polygonum Bistorta L.

Die unbehaarten Blätter dieser Wiesenpflanze besitzen Spaltöffnungen, welche im Bau denen von *P. viviparum* L. sehr ähneln. Nur sind oberseits (Fig. 11) die Vorderhörnchen dicker und kürzer, die Hinterhörnchen spitzer und länger. Ferner fand ich den Porus aller Stomata auf der Oberseite durch eine wachsartige Masse fast völlig ausgefüllt; manchmal reichte der Pfropf in die innere Atem-

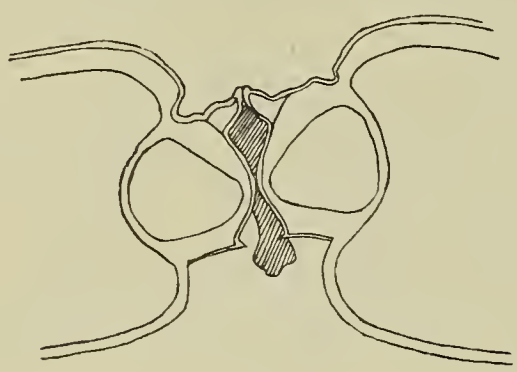

Fig. 11. Vergr. ca. 785.

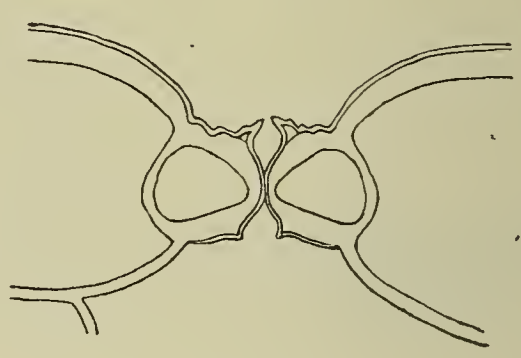

Fig. 12. Vergr. ca. 785.

höhle hinein. Die Frage, ob diese Verstopfung eine Folge der Standortsverhältnisse im Botanischen Garten zu Dahlem war, muß ich unentschieden lassen.

Die Kutikula reicht nicht über die Innenwände der Neben-

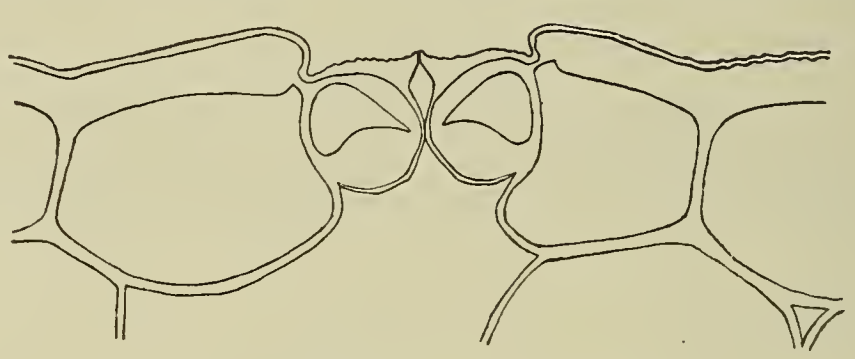

Fig. 13. Vergr. ca. 785.

zellen hinweg und füllt nicht wie bei *P. viviparum* die Vorderhörnchen fast aus. Doch sind sie kutinisiert.

Oberseits sind die Stomata weniger tief eingesenkt als bei *P. viviparum* und von ihnen 8 auf 1 mm² vorhanden. Da sich auf der Unterseite (Fig. 12) 137 Spaltöffnungen auf 1 mm² finden, beträgt das Verhältnis 1 : 17,1.

Caryophyllaceae.

Unterf. *Silenoideae.*

Gypsophila repens L.

Diese Felsen bewohnende Pflanze hat unbehaarte, schmale, nadelförmige Blätter, welche deutlich dorsiventralen Bau zeigen. Die Vorderhörnchen sind mächtig entwickelt und völlig kutinisiert Hintere Hörnchen fehlen fast ganz.

Beiderseits finden sich scharf ausgeprägte äußere Gelenke. Der Porus besitzt auf der Oberseite (Fig. 13) eine größere Länge und außerdem findet hier bei den meisten Stomata ein völliger Verschluß der Zentralspalte statt; auf der Unterseite (Fig. 14) wird

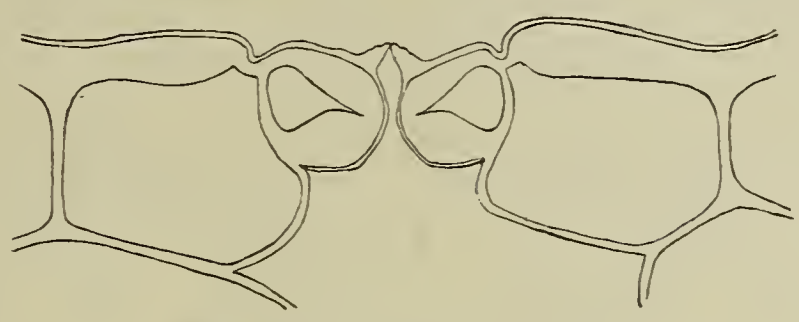

Fig. 14. Vergr. ca. 785.

der Schluß nur durch das Zusammentreten der Vorderhörnchen bewirkt. Dieser ist jedoch auch stets auf der Oberseite vorhanden.

Die starke Kutikula wird an den Bauchwänden sehr zart und

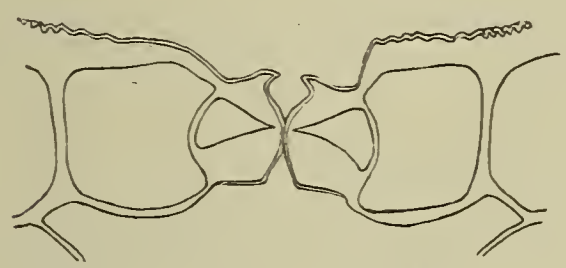

Fig. 15. Vergr. ca. 550.

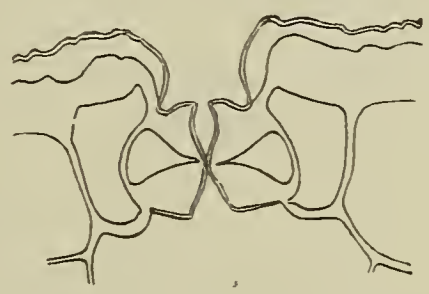

Fig. 16. Vergr. ca. 550.

reicht bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände; eine Schichtung in den Vorderhörnchen konnte ich nicht beobachten.

Die Spaltöffnungen sind kaum eingesenkt; ihre Anzahl beträgt

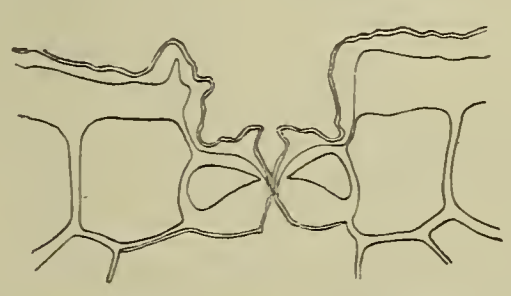

Fig. 17. Vergr. ca. 550.

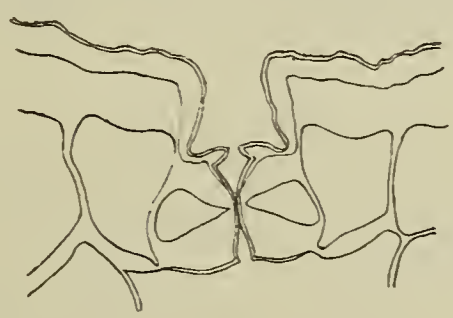

Fig. 18. Vergr. ca. 550.

auf der Oberseite 115, auf der Unterseite 99 auf 1 mm², somit das Verhältnis 1 : 0,8.

Dianthus caryophyllus L.

Eines der untersuchten Blätter stammte vom zweiten Knoten unterhalb der Blüte und lag dem Stengel fast dicht an. Bei diesem Blatt sind die Stomata der Unterseite (Fig. 16) (— außen —) tief eingesenkt, dagegen auf der Oberseite (Fig. 15) (— innen —) kaum eingesenkt; auch haben sie dort eine engere Eisodialöffnung und einen engeren Vorhof, aber weiteren Hinterhof. Bei einem Blatt

vom fünften Knoten, das etwa im Winkel von 45° vom Stengel abstand, waren die Spaltöffnungen auf der Oberseite (Fig. 17) ebenso tief eingesenkt wie auf der Unterseite (Fig. 18), jedoch war die äußere Atemhöhle oberseits etwas weiter.

Die Kutikula reichte bei allen Spaltöffnungen bis zu den Innenwänden der Nebenzellen. Bei den tiefer eingesenkten sind

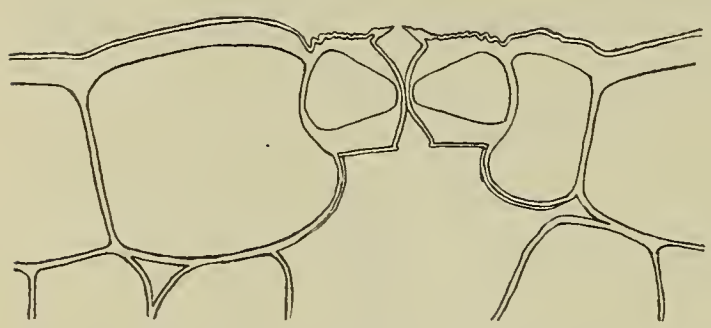

Fig. 19. Vergr. ca. 785.

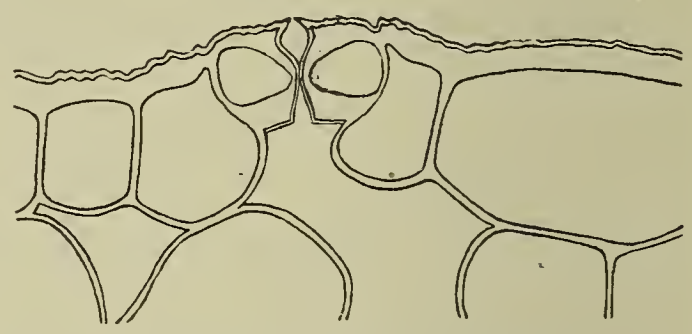

Fig. 20. Vergr. ca. 785.

die Außenwände der Epidermiszellen in beträchtlicher Ausdehnung kutinisiert.

Die Anzahl der Stomata beträgt nach Thomson beiderseits 55 auf 1 mm².

Saponaria officinalis L.

Die höheren Schließzellen auf der Blattoberseite (Fig. 19) lassen meist einen weiteren Vor- und Hinterhof und eine höchstens

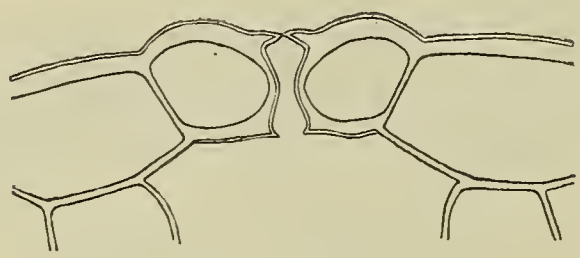

Fig. 21. Vergr. ca. 550.

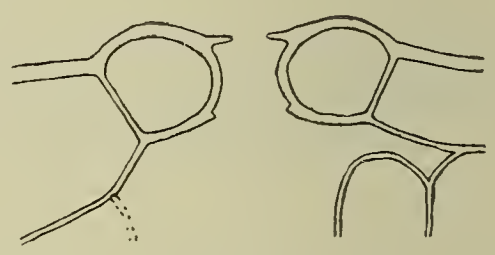

Fig. 22. Vergr. ca. 550.

ebenso weite Eisodialöffnung zwischen sich frei als die unterseitigen (Fig. 20.)

Über den Außenwänden der Schließzellen und zum Teil auch der Epidermiszellen ist die Kutikula gewellt; sie reicht auf der Oberseite über die Innenwände der Nebenzellen hinweg, unterseits aber nur bis an diese heran.

Auf 1 mm² finden sich oberseits 16, unterseits 222 Spaltöffnungen, demnach im Verhältnis 1 : 13,8.

Ranunculaceae.

Caltha palustris L.

Die unbehaarten Blätter zeigen auf der Oberseite (Fig. 21) Spaltöffnungen, deren gut entwickelte Vorderhörnchen nur manchmal zusammenstoßen (Fig. 22). Zuweilen finden sich ganz auffallend weit geöffnete Stomata, deren Verdickungsleisten geringere

Stärke als gewöhnlich aufweisen, und deren Eisodialöffnung eine beträchtliche Weite erreicht Einen Verschluß durch die Zentralspalte konnte ich nie beobachten. Unterseits (Fig. 23) sind Vor- und Hinterhof sowie Zentralspalte, wenn man von diesen hier über-

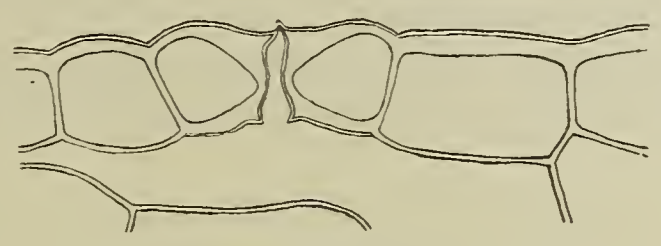

Fig. 23. Vergr. ca. 550.

haupt sprechen darf, enger als auf der Oberseite; ferner legen sich auf der Unterseite meist die Vorderhörnchen nach auswärts aneinander.

Fig. 24. Vergr. ca. 550.

Die Kutikula reicht beiderseits bis zu den inneren Ansatzstellen der Nebenzellwände.

Für Ober- und Unterseite beträgt die Anzahl der Stomata auf 1 mm² 78.

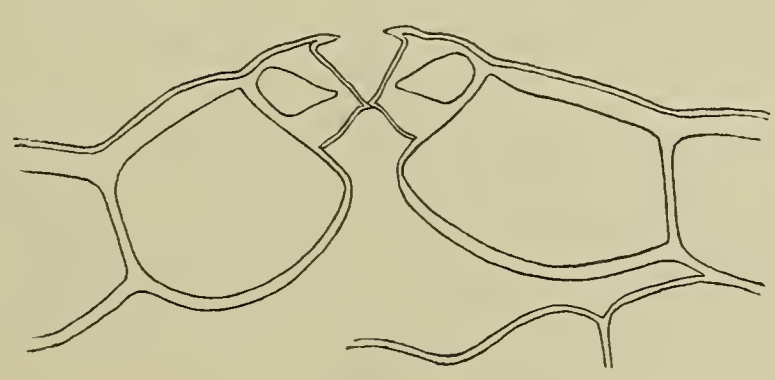

Fig. 25. Vergr. ca. 550.

Anemone hepatica L.

Die Spaltöffnungen gehören dem von Hryniewiecki aufgestellten Trichtertypus an und sind auf der nur wenig behaarten Unterseite (Fig. 25) meist etwas höher emporgehoben als auf der glatten Oberseite des Blattes. Hier sind die Vorderhörnchen gut entwickelt (Fig. 24) und die lichte Weite, meist auch die Eisodial-

öffnung, nur halb so groß als auf der Unterseite. Auf dieser ist der Porus niedriger und sind die vorderen Hörnchen spitzer.

Die Kutikula reicht beiderseits bis in die innere Atemhöhle hinein.

Es finden sich auf der Oberseite 15 Stomata auf 1 mm², unterseits 74, also im Verhältnis 1 : 4,9.

Keine Spaltöffnungen fand ich auf der Laubblattoberseite von *Aconitum variegatum* L., *Anemone silvestris* L. und *Clematis Vitalba* L.

Cruciferae.

Iberis sempervirens L.

Auf der Oberseite (Fig. 26) haben die Stomata stark entwickelte Vorderhörnchen, welche schräg nach außen stehen, und

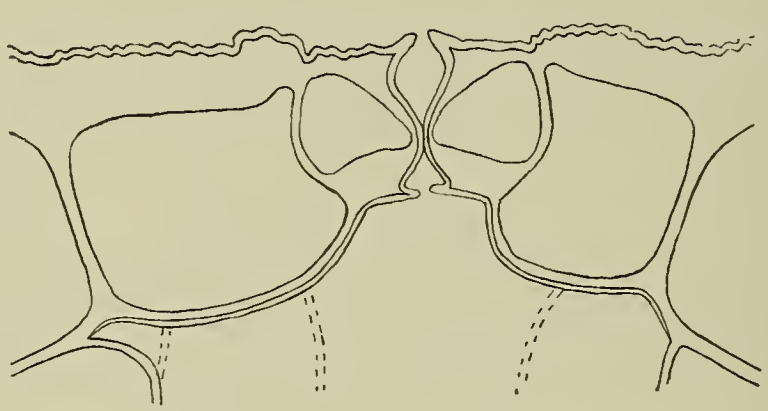

Fig. 26. Vergr. ca. 785.

gut ausgebildete Hinterhörnchen. Unterseits (Fig. 27) laufen die gedrungenen Vorderhörnchen in dünne Zipfel aus; Eisodialöffnung

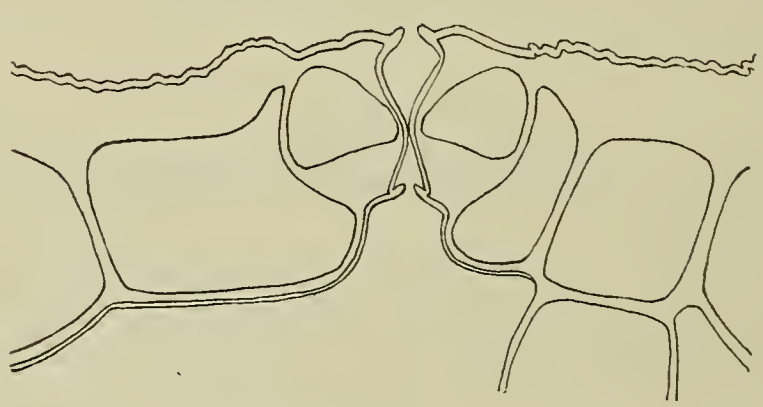

Fig 27. Vergr. ca. 785.

und Vorhof sind weiter, der Hinterhof meist enger als auf der Oberseite.

Die starke Kutikula verdickt sich noch etwas in den Vorderhörnchen und überzieht die freien Wände der Epidermiszellen innerhalb der inneren Atemhöhle.

An dem unbehaarten Blatt fand ich oberseits 99, unterseits 100 Spaltöffnungen auf 1 mm². Letztere ragen um ein Weniges über die Epidermis vor.

Arabis alpina L.

Diese Geröllpflanze besitzt beiderseits dicht behaarte Blätter. Auf der Oberseite (Fig. 28) haben die stark entwickelten Vorderhörnchen dünnere Fortsätze, welche schräg nach auswärts stehen; hintere Hörnchen werden nur schwach ausgebildet. Unterseits (Fig. 29) fehlen den Vorderhörnchen die Fortsätze; sie lassen eine drei- bis viermal so weite Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist

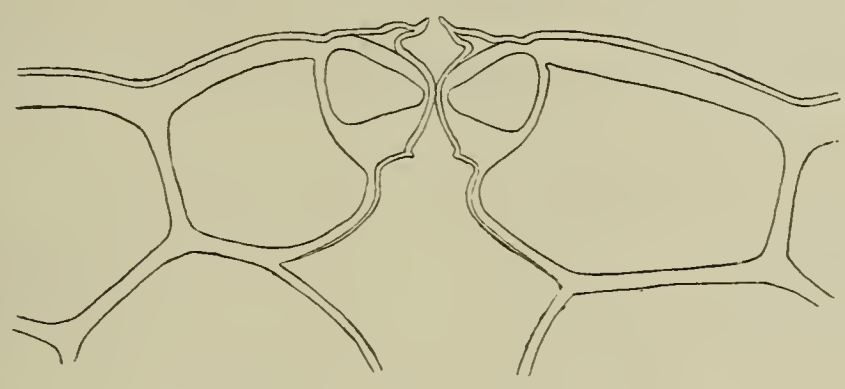

Fig. 28. Vergr. ca. 750.

kaum weiter, aber höher, der Hinterhof enger und niedriger als oberseits.

Die Kutikula bedeckt auf beiden Seiten in gleicher Stärke die Wände der Schließzellen. Von hier ab wird sie dünner und

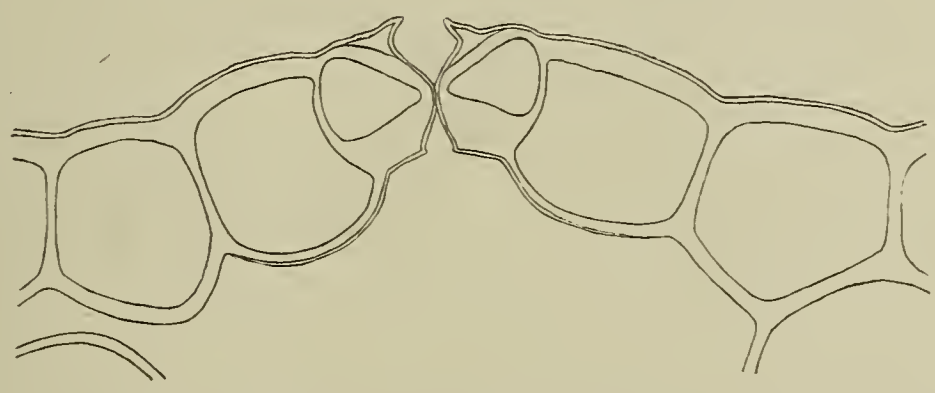

Fig. 29. Vergr. ca. 750.

überzieht noch die Innenwände der Nebenzellen. Die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Oberseits finden sich auf 1 mm² 95 etwas emporgehobene Spaltöffnungen, unterseits 239 stärker emporgehobene. Das Verhältnis der Anzahl stellt sich also auf 1 : 2,5.

Cheiranthus Cheiri L.

Die Stomata der Laubblattoberseite (Fig. 30) liegen in flachen Mulden und besitzen gut entwickelte Vorderhörnchen sowie einen Vor- und Hinterhof von etwa gleicher Weite. Unterseits (Fig. 31) sind die Vorderhörnchen nur schwach ausgebildet, so daß sie eine viel weitere Eisodialöffnung frei lassen als die oberseitigen. Vor- und Hinterhof zeigen etwa die gleichen Weiten wie oberseits.

Auf der behaarten Oberseite sind die wenig zahlreichen Sto-

mata unregelmäßig verteilt; auf der ebenfalls behaarten Unterseite finden sich auf 1 mm² 199.

Reihe Rosales.

Unterreihe *Saxifragineae.*

Saxifragaceae.

Saxifraga Aizoon Jacq.

Die Blätter dieser Gebirgspflanze haben beiderseits ganz gleich gestaltete Stomata mit stark entwickelten Vorderhörnchen,

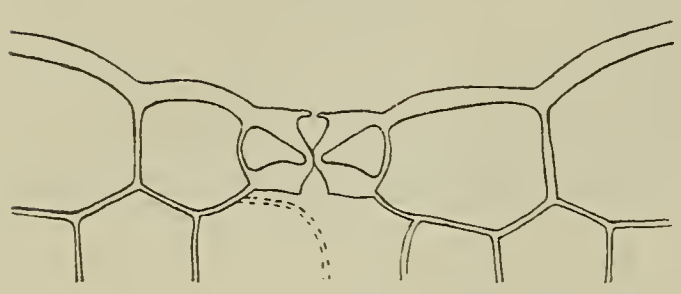

Fig. 30. Vergr. ca. 550.

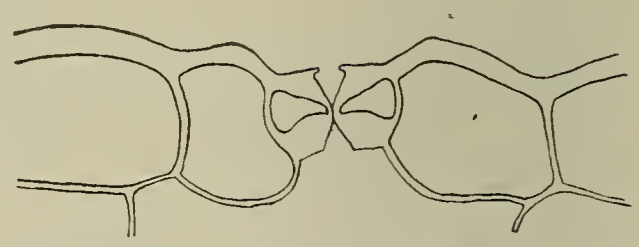

Fig. 31. Vergr. ca. 550.

die mit kleinen dünnen Zipfeln endigen. Nur die Länge des Porus ist auf der Oberseite (Fig. 32) größer als auf der Unterseite (Fig. 33).

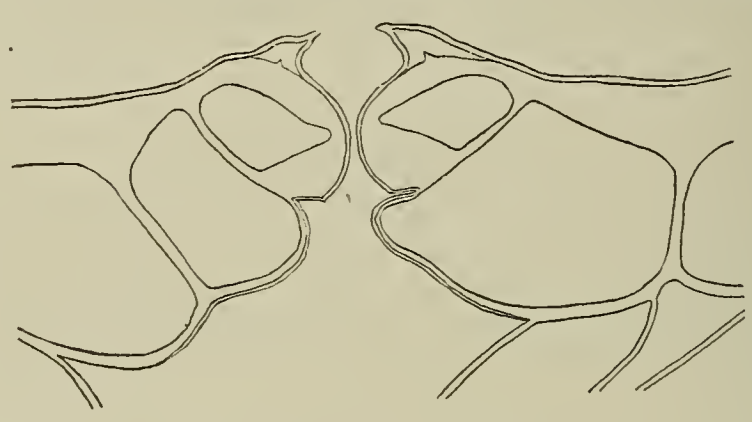

Fig. 32. Vergr. ca. 785.

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen, welche gut ausgebildete äußere und innere Gelenke besitzen, hinweg.

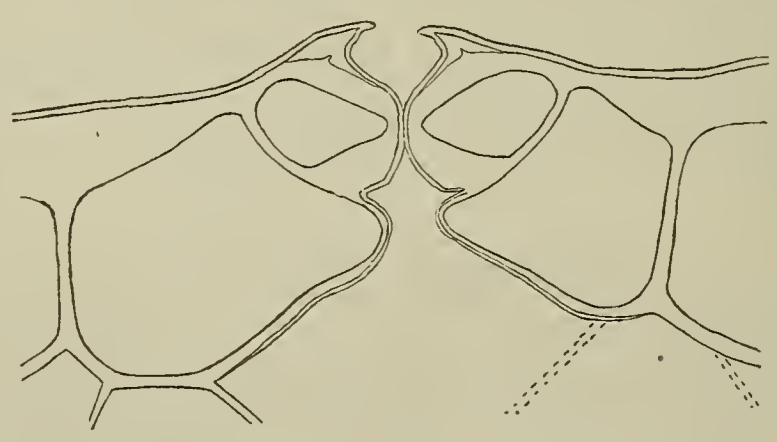

Fig. 33. Vergr. ca. 785.

Bei *Ribes alpinum* L., *R. nigrum* L. und *R. rubrum* L. fand ich auf der Laubblattoberseite keine Stomata.

Unterreihe *Rosineae.*

Rosaceae.

Unterf. *Pomoideae.*

Bei den untersuchten: *Pirus aucuparia* L., *P. Malus* L. und *P. torminalis* L. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen

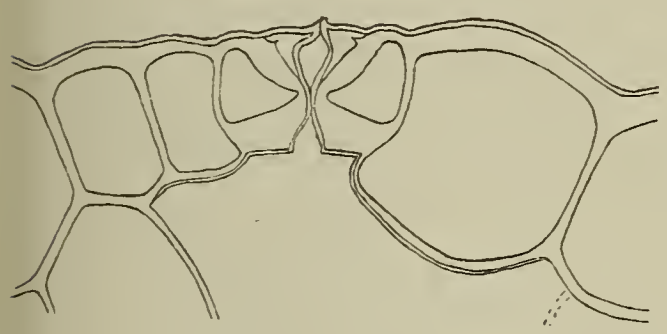

Fig. 34. Vergr. ca. 785.

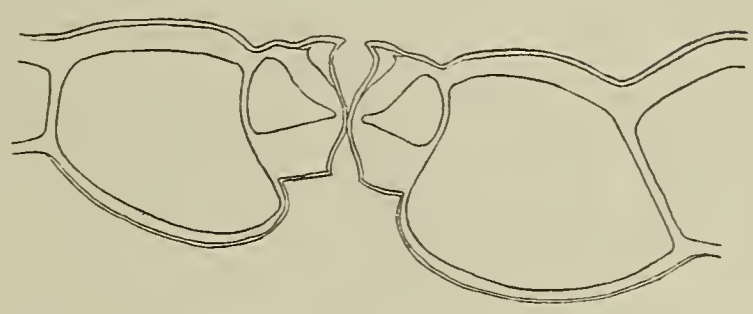

Fig. 35. Vergr. ca. 785.

Unterf. *Rosoideae.*

Potentilla aurea L.

Die gut ausgebildeten Vorderhörnchen der oberseitigen Stomata (Fig. 34) werden zu Zipfeln ausgezogen, welche sich nach

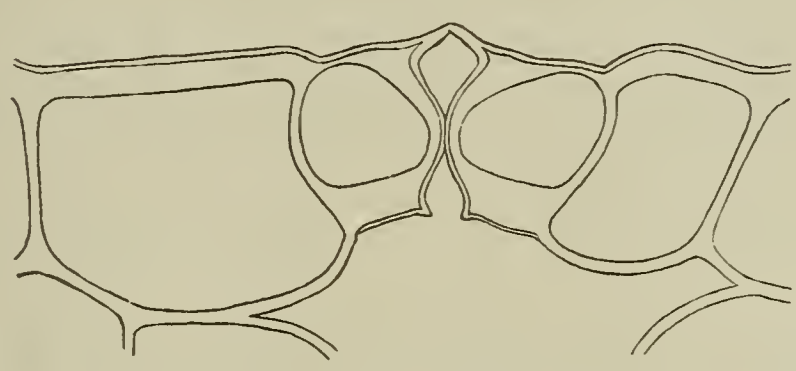

Fig. 36. Vergr. ca. 1130.

außen aneinander legen, dagegen stoßen die stumpf keilförmigen Vorderhörnchen der Unterseite (Fig. 35) nur vereinzelt aneinander,

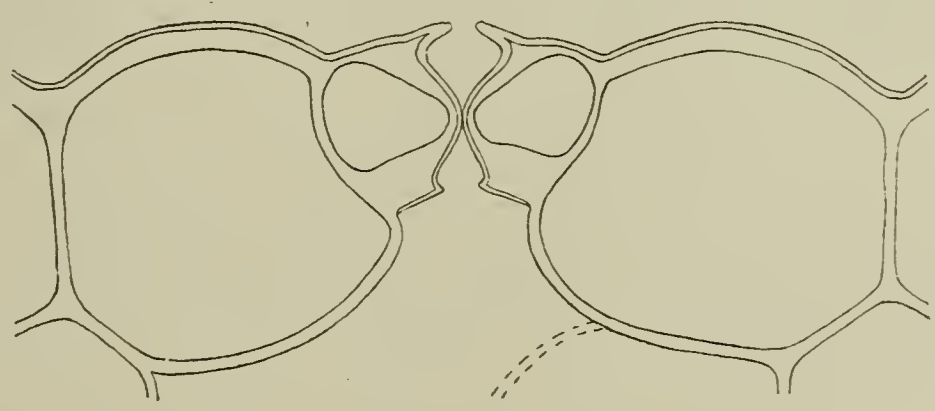

Fig. 37. Vergr. ca. 1130.

meist lassen sie eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhof sind unterseits etwas weiter.

Die äußeren Gelenke sind nur wenig, die inneren besser entwickelt

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg, die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Oberseits finden sich 20 Stomata auf 1 mm², unterseits 230, also ist das Verhältnis 1 : 11,5.

Geum rivale L.

Die Schließzellen der Oberseite (Fig. 36) sind höher und breiter als auf der Unterseite (Fig. 37). Die Vorderhörnchen stehen schräg nach außen und stoßen zusammen, während sie unterseits sich nicht berühren. Ferner sind Vor- und Hinterhof, sowie Opisthialöffnung unterseits weiter.

Die Kutikula verdickt sich in den Vorderhörnchen und geht bis über die Innnenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite stehen die Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven viel dichter als auf der übrigen Blattfläche; ihre Gesamtzahl ist aber nur gering. Unterseits stehen die Stomata viel dichter, jedoch läßt sich infolge der vielen Nerven nur schwer ein Durch-

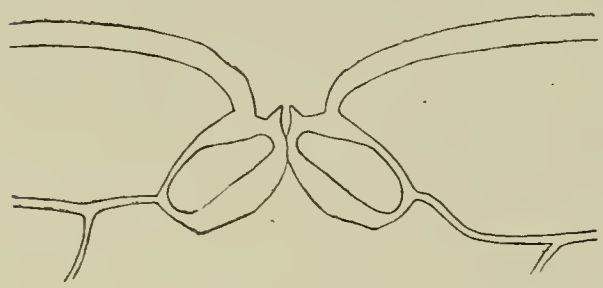

Fig. 38. Vergr. ca. 750.

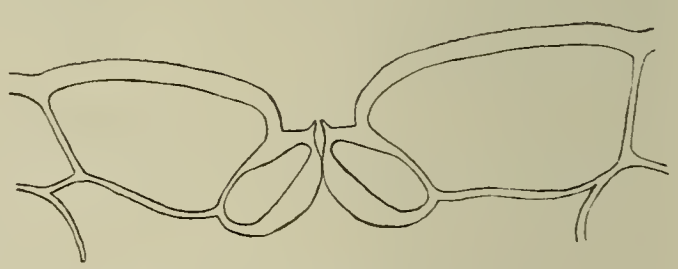

Fig. 39. Vergr. ca. 750.

schnitt berechnen. Annähernd sind 350 Stomata auf 1 mm² unterseits vorhanden.

Alchimilla vulgaris L.

besitzt auf beiden Blattseiten ungefähr gleich tief eingesenkte Spaltöffnungen, welche in ihrem ganzen Bau an die von Schellenberg bei *Iris germanica* gefundenen erinnern. Die Vorderhörnchen stehen fast senkrecht nach außen, der Vorhof ist schmal und niedrig, der Hinterhof dagegen sehr weit und hoch. Die unterseitigen Stomata (Fig. 39) unterscheiden sich von der Oberseite (Fig. 38) im wesentlichen nur durch die geringere Größe der Schließzellen und den dadurch bedingten kürzeren Porus, auch die inneren Hörnchenspitzen fehlen unterseits.

Die ziemlich derbe Kutikula reicht bis zu den Innenwänden der Nebenzellen.

Die Anzahl der Spaltöffnungen beträgt für die Oberseite 67, für die Unterseite 157 auf 1 mm², also im Verhältnis 1 : 2,3.

Bei *Alchimilla alpina* L. und der verwandten *Sanguisorba officinalis* L. fand ich auch auf der Blattoberseite keine Spaltöffnungen, ebensowenig bei den zur Unterfamilie *Prunoideae* gehörigen *Prunus avium* L. und *Prunus Padus* L.

Leguminosae.

Unterf. *Mimosoideae.*

Acacia melanoxylon R. Br.

Auf der Oberseite der unbehaarten Fiederblättchen sind die Stomata durch Hervorwölben der Nebenzellaußenwände etwas tiefer eingesenkt als unterseits. Die Vorderhörnchen legen sich oberseits (Fig. 40 und 41) meist übereinander, selten stoßen sie nur mit den

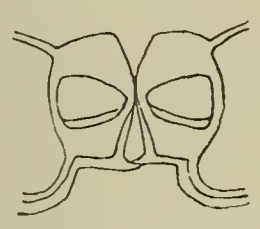

Fig. 40. Vergr. ca. 1185.

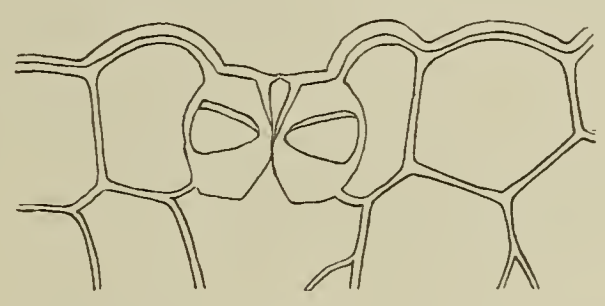

Fig. 41. Vergr. ca. 1185.

Spitzen zusammen. Unterseits (Fig. 42) lassen sie eine enge Eisodialöffnung frei, vereinzelt stoßen sie auch hier zusammen.

Die starke Kutikula verjüngt sich von den Vorderhörnchen an nach innen. Eigentümlich sind gewisse Schichten oberhalb des Lumens der Schließzellen, welche weder typische Cellulose- noch Holz- oder Kutinreaktion geben. Die chemische Natur dieser Sub-

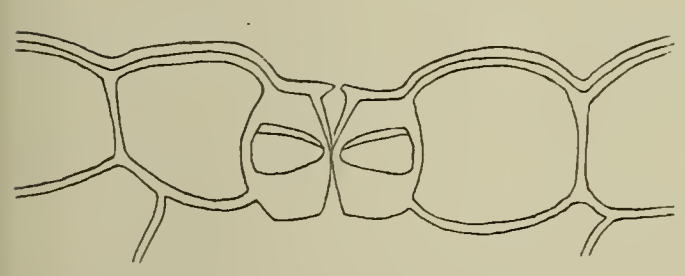

Fig. 42. Vergr. ca. 1185.

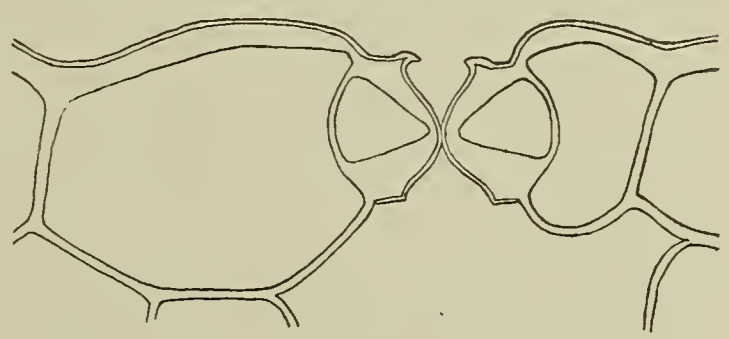

Fig. 43. Vergr. ca. 785.

stanz möge daher vorläufig dahingestellt bleiben. Die Anzahl der Stomata beträgt oberseits 188 für 1 mm², unterseits 135, das Verhältnis 1 : 0,7.

Cercis siliquastrum L.

Die unbehaarten Blätter tragen auf der Oberseite (Fig. 43) nur vereinzelte Spaltöffnungen, deren Vorderhörnchen nicht sehr entwickelt sind und eine ziemlich weite Eisodialöffnung frei lassen. Unterseits (Fig. 44 und 45) sind die Schließzellen niedriger, die Vorderhörnchen noch weniger entwickelt, der Vorhof weiter und der Hinterhof stets enger als oberseits.

Die Stomata der Oberseite sind kaum eingesenkt. Auf der Unterseite (Fig. 46) finden sich regellos neben mehr oder weniger eingesenkten auch ziemlich hoch emporgehobene Spaltöffnungen.

Die Kutikula endigt an der Ansatzstelle der Nebenzellinnenwände an die Schließzellen.

Für die Oberseite ließ sich die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm² nicht feststellen, da die Mehrzahl der Gesichtsfelder

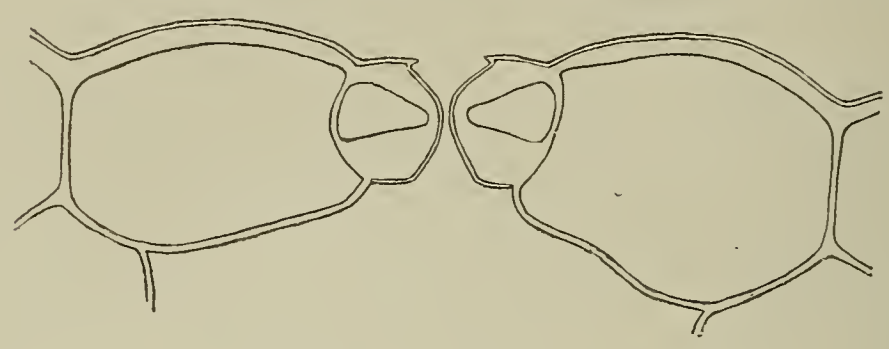

Fig. 44. Vergr. ca. 785.

keine oder nur vereinzelte (1 bis 2) aufwiesen; unterseits betrug sie 157 für 1 mm².

Unterf. *Papilionatae.*

Cytisus hirsutus L.

Die stark behaarte, sonnige Hügel bewohnende Pflanze hat fast isolateral gebaute Blätter. Der ganze Spaltöffnungsapparat ist

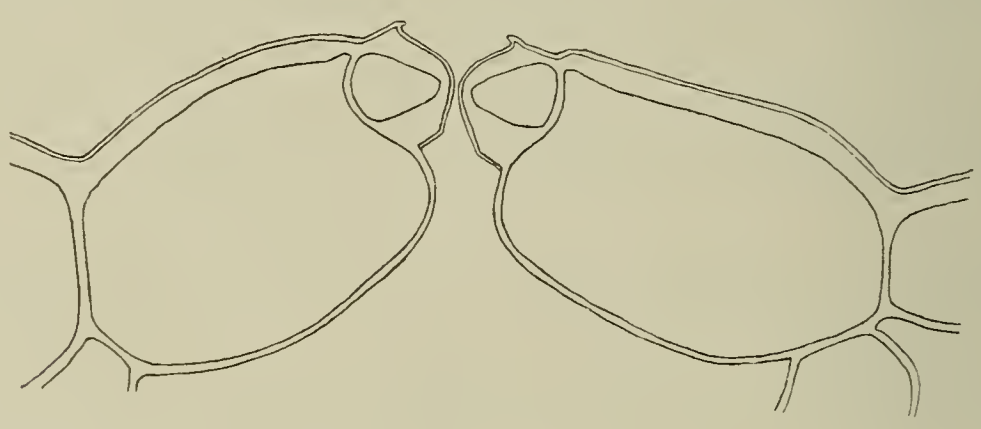

Fig. 45. Vergr. ca. 785.

oberseits ein wenig, unterseits nicht emporgehoben. Auf beiden Seiten entsteht durch Vorwölben der Nebenzellaußenwände eine mehr oder minder flache Mulde. Auf der Oberseite (Fig. 47) stehen die mächtig entwickelten Vorderhörnchen schräg nach auswärts und legen sich eine Strecke weit aneinander. Auf der Unterseite

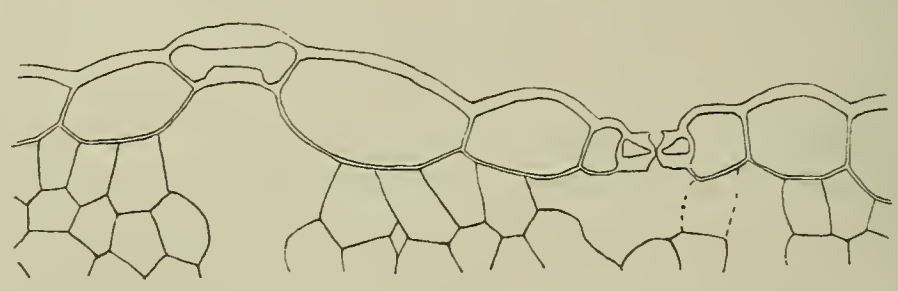

Fig. 46. Vergr. ca. 190.

(Fig. 48) berühren sich die weniger starken Vorderhörnchen nur mit ihren Spitzen. Außerdem sind Vor- und Hinterhof hier bedeutend weiter als dort.

Die starke Kutikula überzieht auch die Innenwände der Schließzellen. Die Vorderhörnchen sind völlig kutinisiert.

Auf der Oberseite liegen die Stomata längs der Nerven, auf der Unterseite 210 auf 1 mm².

Cytisus scoparius Link.

Die Blätter dieser in sandigen, sonnigen Wäldern heimischen Pflanze sind ebenfalls fast isolateral. Über den Spaltöffnungen

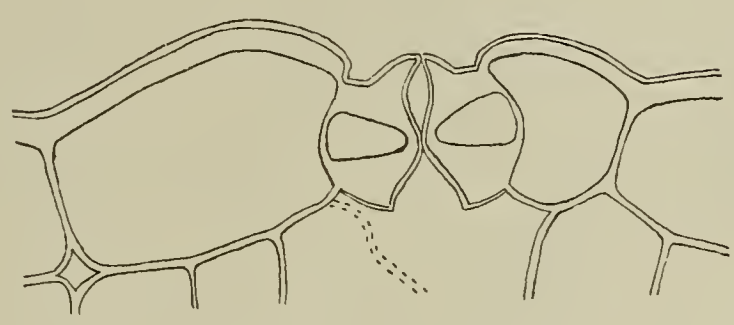

Fig. 47. Vergr. ca. 785.

werden auf gleiche Weise wie bei *C. hirsutus* flache Mulden gebildet. Diese sind aber auf der Oberseite (Fig. 49) tiefer. Die Vorderhörnchen stehen gleichfalls schräg nach außen, sind aber

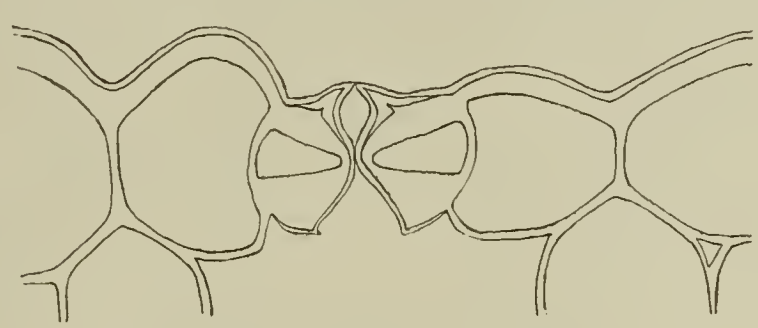

Fig. 48. Vergr. ca. 785.

nicht entfernt so stark entwickelt wie bei *C. hirsutus* und lassen eine beiderseits gleichweite Eisodialöffnung frei. Auf der Unterseite (Fig. 50) ist der Porus länger und der Vorhof weiter als oberseits.

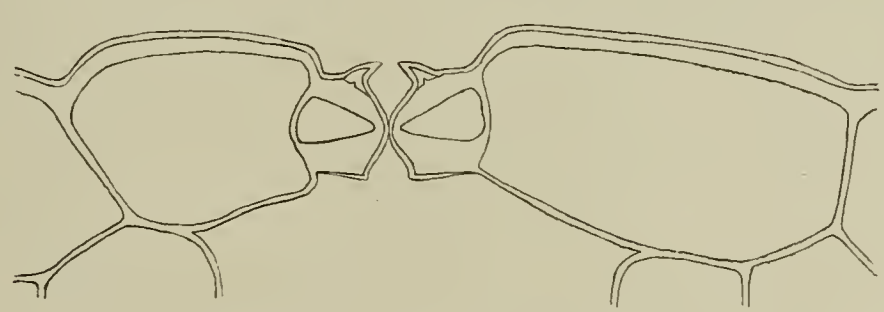

Fig. 49. Vergr. ca. 770.

Der Verlauf der Kutikula ist der gleiche wie bei *C. hirsutus*. Beiderseits finden sich 123 Stomata auf 1 mm².

Cytisus sessilifolius.

Das Blatt ist mehr dorsiventral gebaut als bei den beiden vorhergehenden Arten. Die Vorderhörnchen sind ziemlich stark entwickelt, stehen fast wagerecht und lassen unterseits (Fig. 52) eine

weitere Eisodialöffnung frei als oberhalb. Ebenfalls weiter sind Vor- und Hinterhof unterseits. Die Schließzellen der Unterseite sind höher als die oberseitigen, obgleich die Epidermiszellen der Oberseite (Fig. 51) viel höher als auf der Unterseite sind.

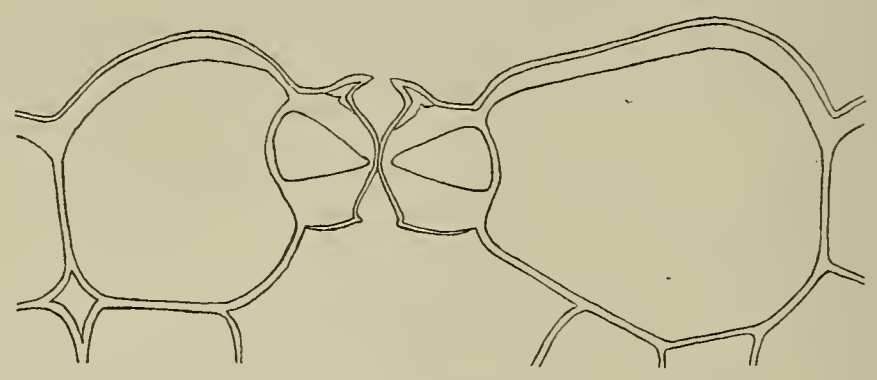

Fig. 50. Vergr. ca. 770.

Die Innenwände der oberen Epidermiszellen waren z. T. verschleimt. Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg; die Vorderhörnchen sind kutinisiert. Beiderseits sind die

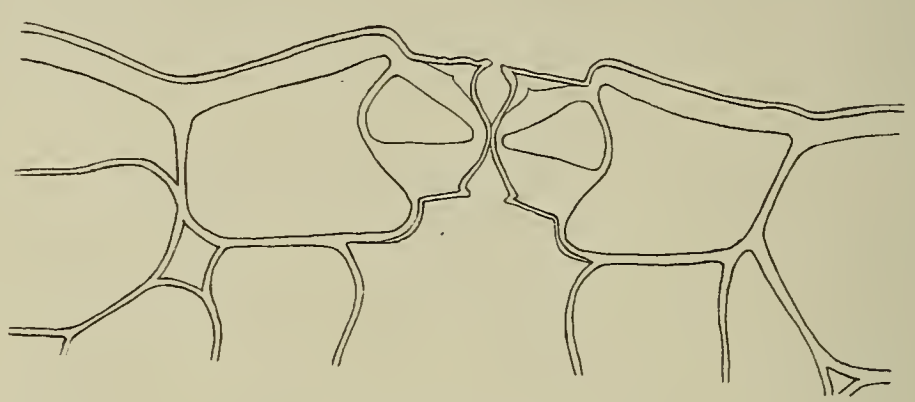

Fig. 51. Vergr. ca. 770.

Spaltöffnungen z. T. etwas emporgehoben. Auf der Oberseite sind 69, auf der Unterseite 125 Stomata auf 1 mm² vorhanden; es finden sich also die Spaltöffnungen im Verhältnis 1 : 1,8.

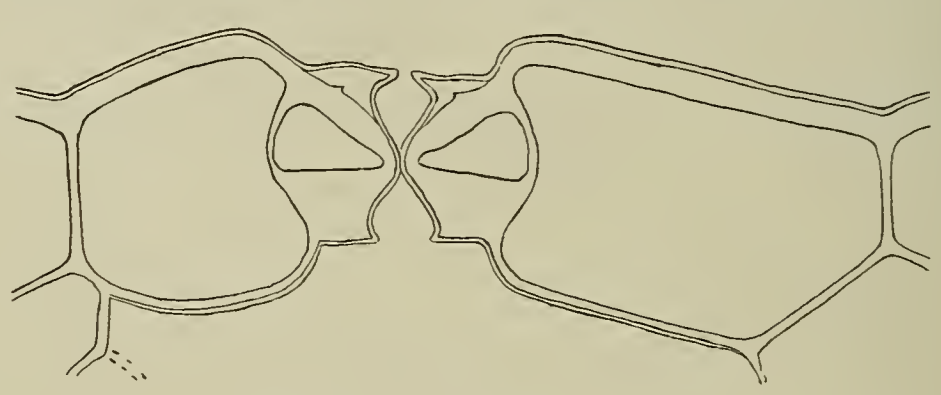

Fig. 52. Vergr. ca. 770.

Bei den Blättern von *Laburnum alpinum* Griseb. fand ich auf der Oberseite keine Stomata.

Vicia Cracca L.

hat auf der unbehaarten Blattoberseite (Fig. 53) eingesenkte Spaltöffnungen, deren kleine spitze Vorderhörnchen steil nach außen

stehen und eine weite Eisodialöffnung freilassen. Die Schließzellen der wenig behaarten Unterseite (Fig. 54) sind doppelt so hoch, aber schmaler als oberseits und haben starke, wagerechte Vorderhörnchen, welche sich fast berühren. Vor- und Hinterhof sowie die Opisthialöffnung sind unterseits enger. Ferner zeigen die hinteren Hörnchen eine stärkere Ausbildung als auf der Oberseite.

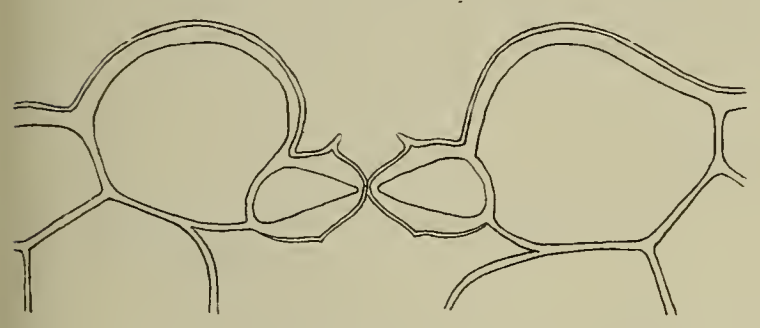

Fig. 53. Vergr. ca. 510.

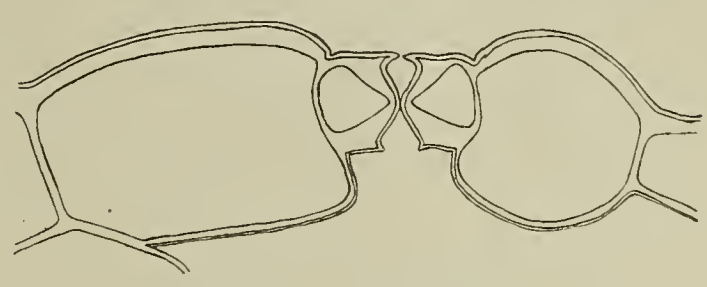

Fig. 54. Vergr. ca. 510.

Oberseits ließ sich die Kutikula nur bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände verfolgen, unterseits dagegen reicht sie über die freien Innenwände der Neben- und Epidermiszellen hinweg.

Die Anzahl der Spaltöffnungen betrug auf der Oberseite 128

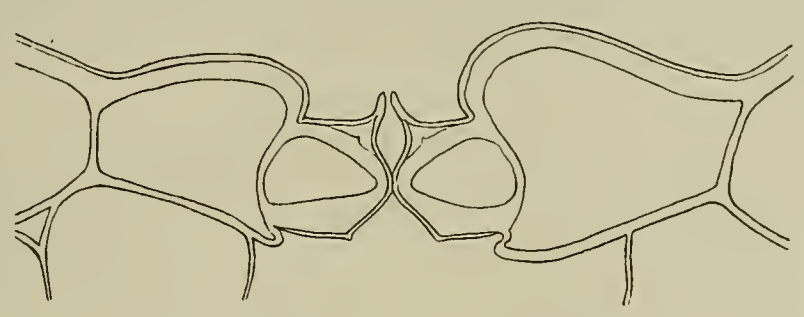

Fig. 55. Vergr. ca. 770.

auf 1 mm², auf der Unterseite aber nur 21, also das Verhältnis 1 : 0,2.

Lathyrus silvester L.

Dieser Bewohner trockener Wälder hat auf der Oberseite (Fig. 55) seiner unbehaarten Blätter eingesenkte Spaltöffnungen

Fig. 56. Vergr. ca. 770.

mit dünnen, langen Vorderhörnchen, welche steil nach außen stehen und eine enge Eisodialöffnung freilassen. Auf der Unterseite (Fig. 56 und 57) liegen die Stomata teils in, teils über der Epidermisebene und haben dicke Vorderhörnchen, welche meist stumpf, selten in kleine, auswärts stehende Spitzchen endigen. Die Eisodialöffnungsweite ist beiderseits ungefähr die gleiche. Oberseits

ist der Vorhof enger und der Hinterhof weiter. Nur selten erreicht der Porus auf der Unterseite die gleiche Länge wie oberseits. Die Hinterhörnchen werden unterseits etwas besser ausgebildet.

Auf der Oberseite finden sich 57 Stomata auf 1 mm², auf der Unterseite 67, also im Verhältnis 1 : 1,2.

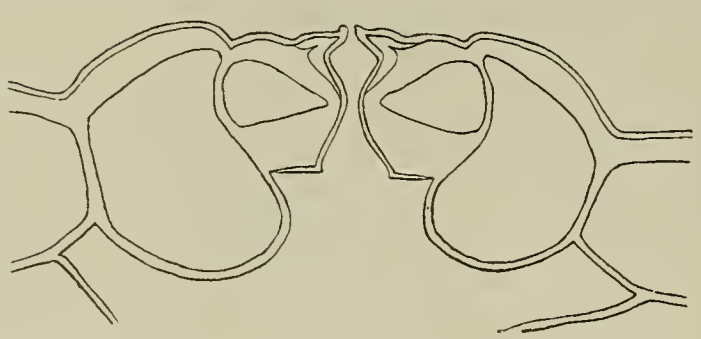

Fig. 57. Vergr. ca. 770.

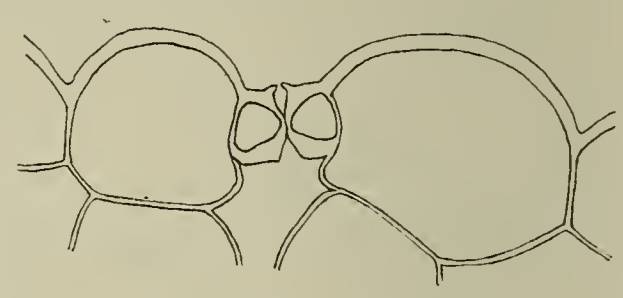

Fig. 58. Vergr. ca. 550.

Bei *Lathyrus vernus* Bernh. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen.

Phaseolus vulgaris L.

Die Blätter besitzen oberseits (Fig. 58) etwas mehr eingesenkte Stomata als unterseits (Fig. 59). Die Vorderhörnchen stehen schräg nach außen und lassen auf der Oberseite nur eine enge

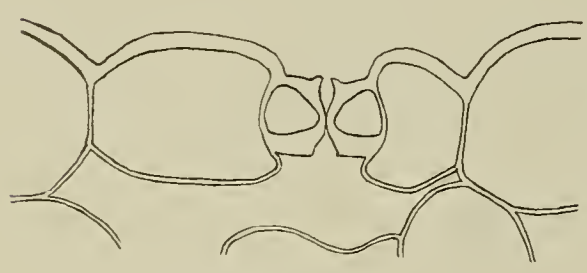

Fig. 59. Vergr. ca. 550.

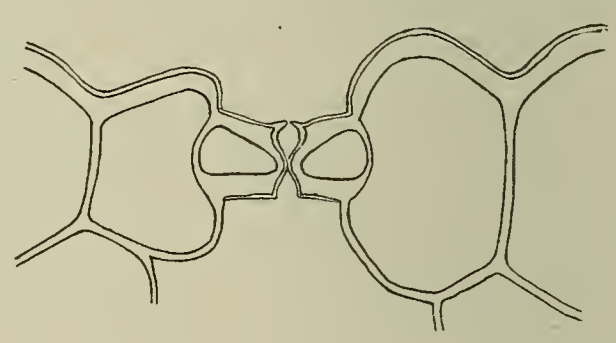

Fig. 60. Vergr. ca. 770.

Eisodialöffnung frei; Vor- und Hinterhof sowie Opisthialöffnung und die Länge des Porus sind beiderseits gleich.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Oberseits sind auf einer Fläche von 1 mm² 82, unterseits 107 Spaltöffnungen vorhanden, also im Verhältnis 1 : 1,3.

Reihe Sapindales.

Unterreihe *Balsaminineae.*

Balsaminaceae.

Impatiens Balsamina L.

Auf der Oberseite (Fig. 60) des Laubblattes sind die Spaltöffnungen etwas eingesenkt und haben nur schwach ausgebildete Vorderhörnchen. Auf der Unterseite (Fig. 61) liegen die Stomata in Höhe der Epidermis und gleichen denen der Oberseite, nur die Eisodialöffnung ist hier meist etwas weiter.

Auch der Kutikularverlauf ist auf beiden Seiten der gleiche, nur beträgt die Anzahl der Spaltöffnungen oberseits auf 1 mm² 165, unterseits aber 387, das Verhältnis also 1 : 2,3.

Impatiens glanduligera Lindl.

Diese Pflanze findet sich an Bachrändern und hat wie *I. Balsamina* bekanntlich unbehaarte Blätter. Die oberseitigen (Fig. 62)

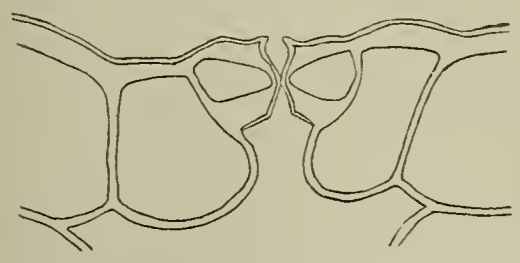

Fig. 61. Vergr. ca. 770.

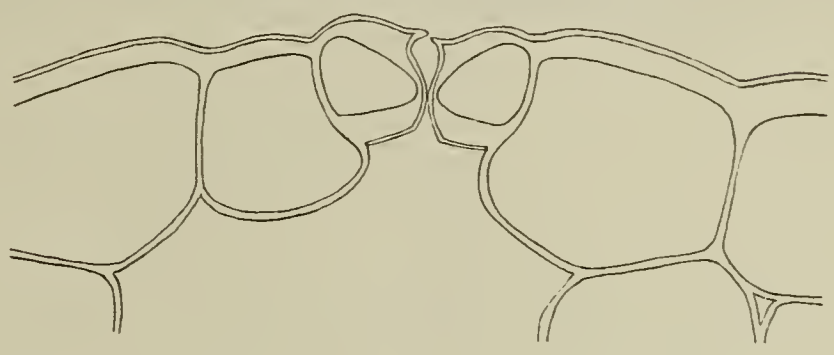

Fig. 62. Vergr. ca. 1130.

Stomata sind wenig, die der Unterseite (Fig. 63) aber stark emporgehoben. Im allgemeinen sind die Schließzellen auf beiden Seiten ziemlich gleich gebaut, nur der Vorhof ist auf der Unterseite weiter

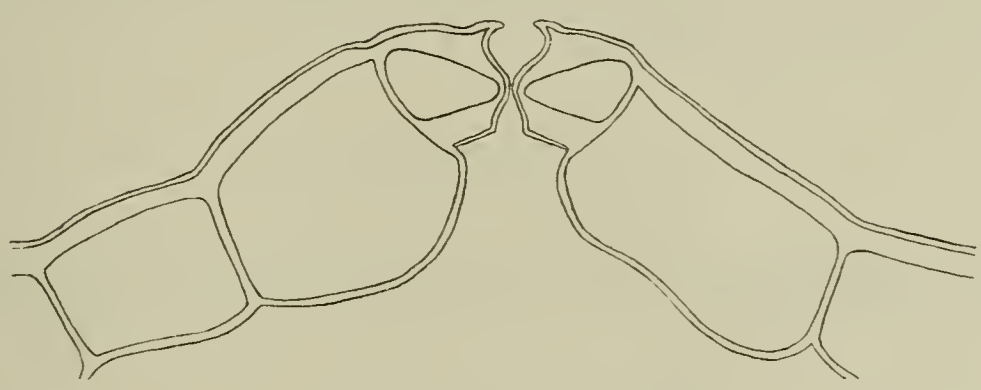

Fig. 63. Vergr. ca. 1130.

und die Vorderhörnchen stärker entwickelt. Sie lassen aber eine viel weitere Eisodialöffnung frei als die schwächeren der Oberseite, welche einen nahezu völligen Verschluß bewirken.

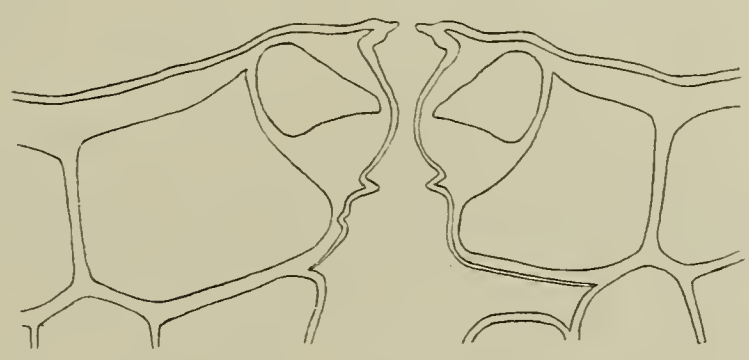

Fig. 64. Vergr. ca. 770.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite sind auf 1 mm² 185 Stomata vorhanden, auf der Unterseite 246. Das Verhältnis stellt sich demnach auf 1 : 1,3.

Rhamnaceae.

Rhamnus pumilus L.

Diese Pflanze mit ihren unbehaarten Blättern lebt auf den Kalkfelsen der Alpen. Auf beiden Seiten ist der Spaltöffnungsapparat etwas emporgehoben und besitzt äußere Gelenke. Die Schließzellen der Oberseite (Fig. 64) sind höher und ihre Vorder- und Hinterhörnchen stärker entwickelt als auf der Unterseite (Fig. 65). Die Eisodialöffnung ist hier stets weiter als oberseits.

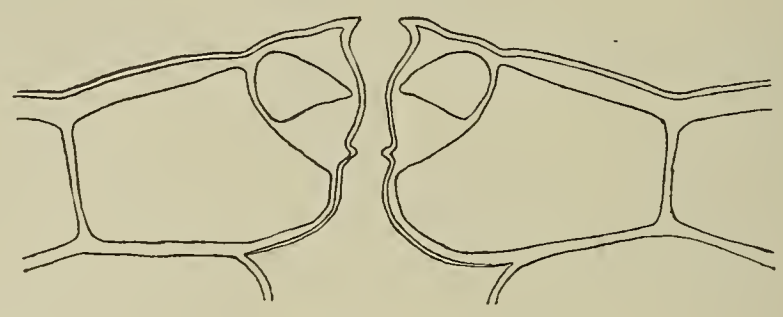

Fig. 65. Vergr. ca. 770.

In den Vorderhörnchen verdickt sich die Kutikula. Sie verläuft bis über die freien Innenwände der Nebenzellen.

Es sind auf 1 mm² oberseits 83, unterseits 159 Spaltöffnungen vorhanden, also im Verhältnis 1 : 1,9.

Malvaceae.

Kitaibelia vitifolia W.

Die Spaltöffnungen der Oberseite (Fig. 66) des ganz schwach behaarten Laubblattes haben höhere Schließzellen als auf der Unter-

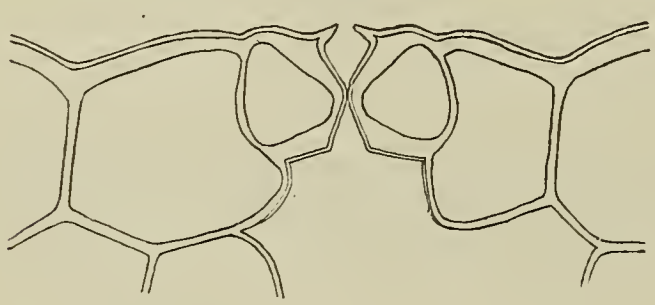

Fig. 66. Vergr. ca. 785.

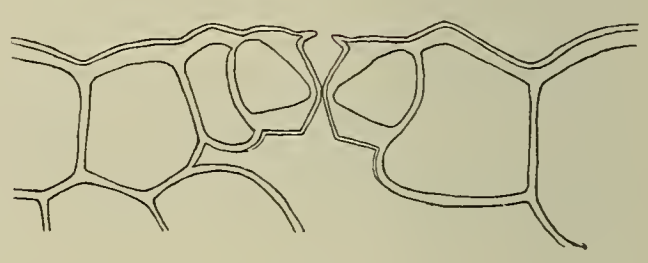

Fig. 67. Vergr. ca. 785.

seite (Fig. 67). Die Vorderhörnchen sind beiderseits gut ausgebildet, jedoch stehen die oberen schräg nach außen, die unteren aber fast wagerecht. Die Eisodial- und Opisthialöffnungen sowie die Hinterhöfe sind beiderseits etwa gleich weit.

Die Kutikula reicht auf der Oberseite wohl meist weiter in die innere Atemhöhle hinein.

Die Zahlen betragen für 1 mm² oben 102, unten 273, stehen also im Verhältnis wie 1 : 2,7.

Lavatera thuringiaca L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 68) sind die Spaltöffnungen etwas über die Epidermisebene emporgehoben, vielfach jedoch

niedriger als in der Zeichnung; auf der Unterseite nur selten in Höhe der Epidermis (Fig. 69), z. T. noch höher als in der Zeichnung. Die Vorderhörnchen sind auf der Oberseite lang und nicht

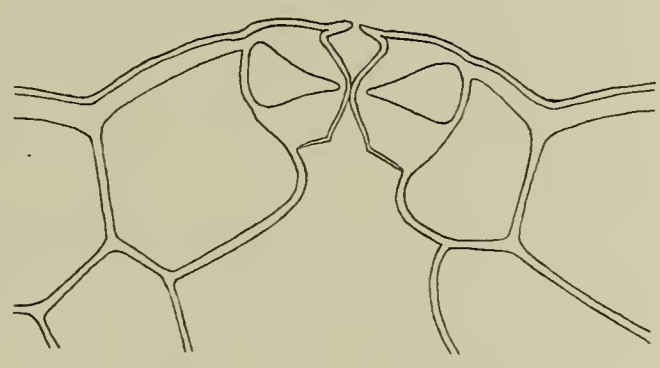

Fig. 68. Vergr. ca. 770.

sehr stark. Auf der Unterseite sind sie viel kürzer, so daß die Eisodialöffnung, zumal der Vorhof auch noch etwas weiter ist, hier eine viel größere Weite besitzt als dort.

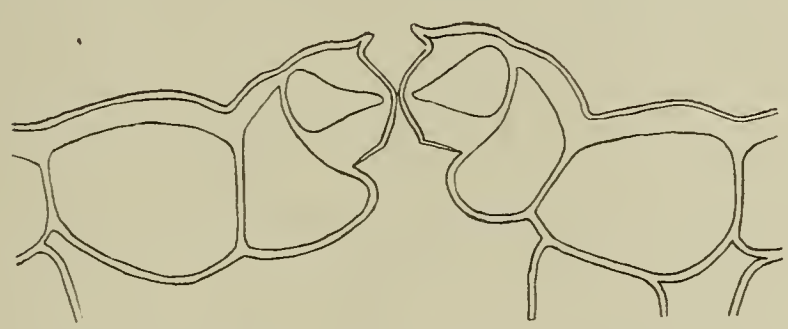

Fig. 69. Vergr. ca. 770.

Die vorderen Hörnchen werden von der Kutikula, welche bis über die Innenwände der Schließzellen reicht, fast ausgefüllt.

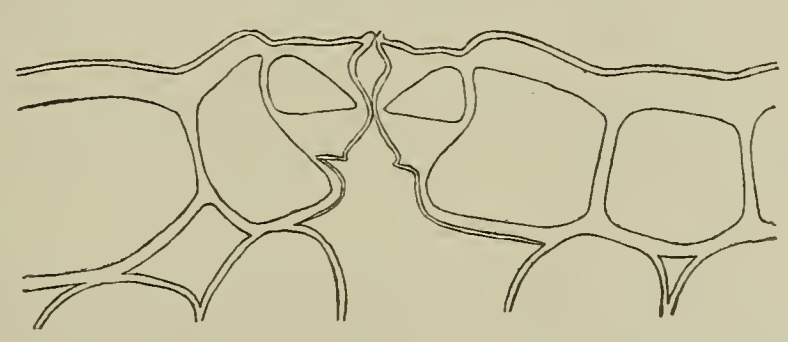

Fig. 70. Vergr. ca. 785.

Es finden sich oberseits 124, unterseits 312 Stomata auf 1 mm², demnach stellt sich das Verhältnis auf 1 : 2,5.

Reihe Parietales.

4. Unterreihe *Cystineae.*

Cistaceae.

Helianthemum vulgare Gärtn.

Die nur wenig emporgehobenen Spaltöffnungen der Laubblattoberseite (Fig. 70) besitzen starke Vorderhörnchen, deren dünnere

Zipfel sich nach auswärts aneinanderlegen. Unterseits (Fig. 71) sind die Spaltöffnungen verschieden hoch emporgehoben und haben schwächer entwickelte Vorderhörnchen, welche nie zusammenstoßen. Die Höhe des Porus ist oberseits stets größer.

Beiderseits sind innere und äußere Gelenke vorhanden und reicht die Kutikula über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.

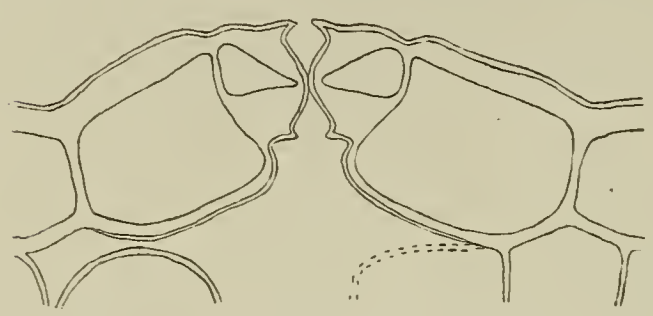

Fig. 71. Vergr. ca. 785.

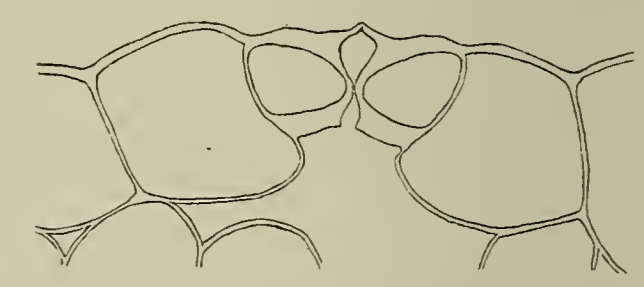

Fig. 72. Vergr. ca. 550.

Auf der Oberseite befinden sich 143 Stomata auf 1 mm², auf der stärker behaarten Unterseite 414, also im Verhältnis 1 : 2,9.

6. Unterreihe *Flacourtiineae.*

Violaceae.

Viola tricolor L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 72) sind die Spaltöffnungen kaum, unterseits dagegen nicht emporgehoben. Die langen dünnen

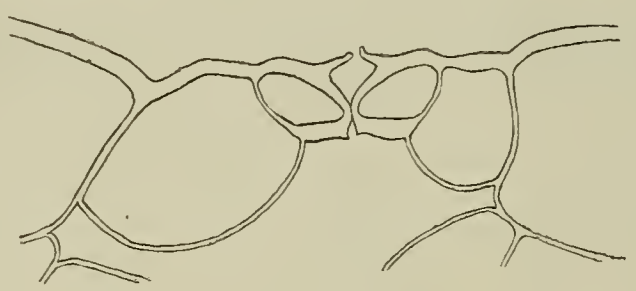

Fig. 73. Vergr. ca. 550.

Vorderhörnchen stehen mit ihren Spitzen nach außen. Diese berühren sich oberseits meistens, unterseits (Fig. 73) nie. Die Weite

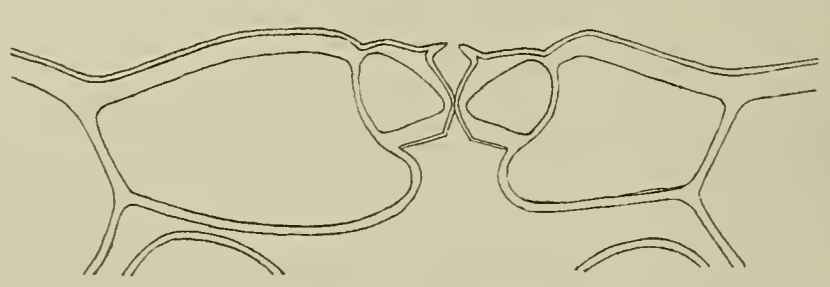

Fig. 74. Vergr. ca. 770.

des Vorhofes und der Opisthialöffnung ist etwa die gleiche, jedoch ist oberseits der Hinterhof weiter, der Porus aber länger als unterseits.

Die Kutikula füllt die Vorderhörnchen fast aus und endet an den inneren Ansatzstellen der Nebenzellwände an die Schließzellen.

Reihe Umbelliflorae.

Umbelliferae.

Unterf. *Hydrocotyloideae.*

Hydrocotyle vulgaris L.

Die Stomata auf der Oberseite (Fig. 74) des unbehaarten Blattes haben höhere Schließzellen und einen meist engeren Hinter-

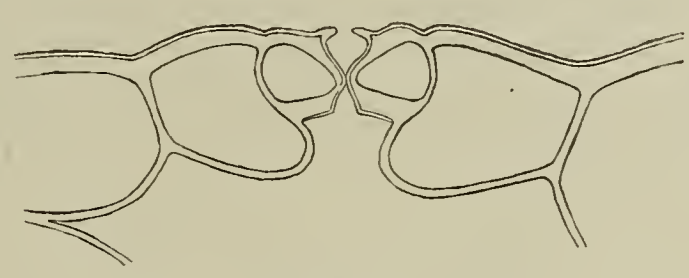

Fig. 75. Vergr. ca. 770.

hof. Die gut entwickelten Vorderhörnchen lassen eine beiderseits gleiche, nicht sehr weite Eisodialöffnung frei; der Vorhof ist ebenfalls beiderseits gleich weit (Fig. 74 und 75).

In den Vorderhörnchen verstärkt sich die Kutikula und bekleidet dann die freien Schließzellwände.

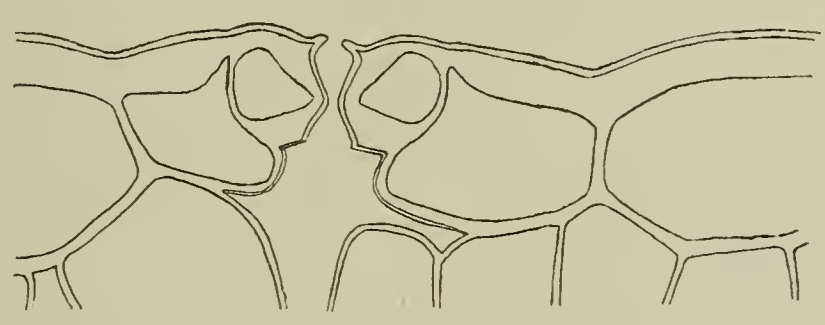

Fig. 76. Vergr. ca. 770.

Die Spaltöffnungen liegen auf beiden Blattseiten in der Höhe der Epidermis; jedoch finden sich oberseits 37 auf 1 mm², unterseits aber 117. Das Verhältnis stellt sich also auf 1 : 3,1.

Unterf. *Saniculoideae.*

Eryngium alpinum L.

wächst auf Alpentriften und hat unbehaarte Blätter. Bei den Spalt-

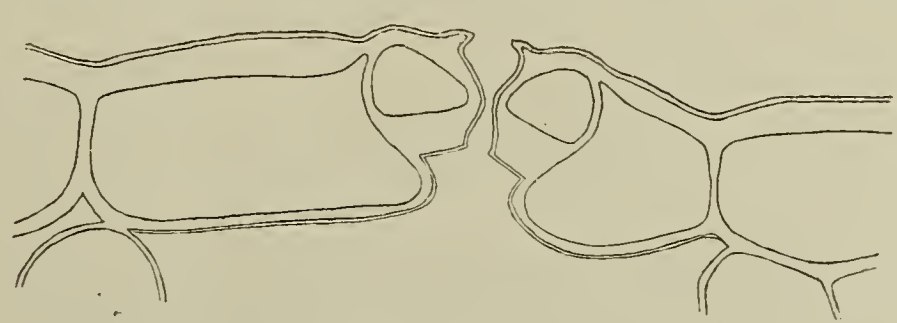

Fig. 77. Vergr. ca. 770.

öffnungen der Oberseite (Fig. 76) sind die Vorderhörnchen dünner, Eisodialöffnung und Vorhof viel enger, Hinterhof und Opisthial-

öffnung aber weiter und die Schließzellen niedriger als auf der Unterseite (Fig. 77).

Die Nebenzellen besitzen beiderseits auffallende äußere Gelenke; die Kutikula reicht über die freien Innenwände der Neben- und Epidermiszellen.

Auf der Oberseite finden sich 117 Spaltöffnungen auf 1 mm², auf der Unterseite 242 etwas emporgehobene, also im Verhältnis 1 : 2,1. Unterseits nimmt die Anzahl der Stomata von der Mitte des Blattes nach dem Rande hin zu.

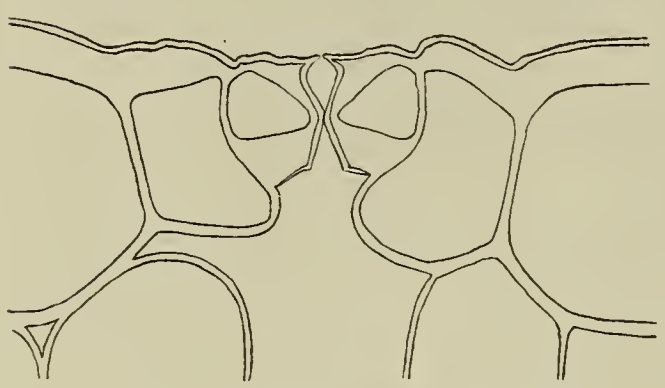

Fig. 78. Vergr. ca. 770.

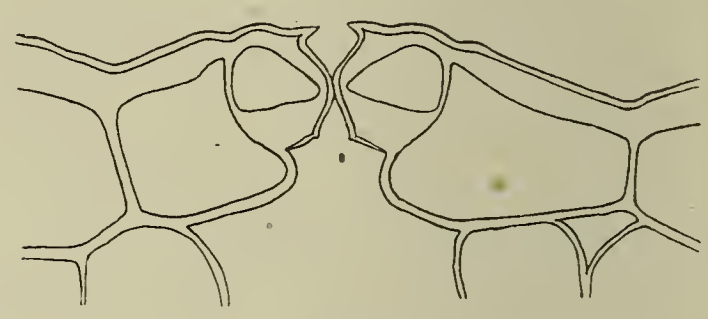

Fig. 79. Vergr. ca. 770.

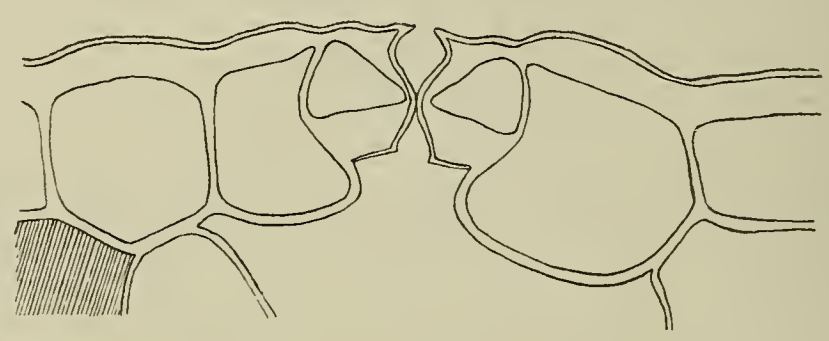

Fig. 80. Vergr. ca. 770.

Eryngium planum L.

kommt auf sandigen Triften und Flußufern vor und hat gleichfalls unbehaarte Blätter. Die oberseitigen Spaltöffnungen (Fig. 78 und 79) sind nicht oder kaum, die unterseitigen (Fig 80 und 81) aber stets etwas emporgehoben Die Schließzellen gleichen im Bau und Größenverhältnissen denen von *E. alpinum,* jedoch variiert die Ausbildung der Vorderhörnchen und die Weite des Vorhofs ungewöhnlich stark, sodaß sich besonders oberseits neben ganz engen Eisodialöffnungen sehr weite finden (Fig. 78—81).

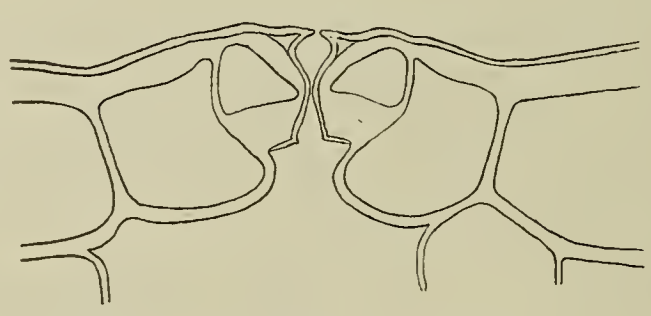

Fig. 81. Vergr. ca. 770.

Die Anzahl der Stomata beträgt oberseits 87 auf 1 mm², unterseits 201, das Verhältnis also 1 : 2,3.

Unterfam. *Apioideae.*

Bupleurum falcatum L.

Durch das Vorwölben der Außenwände der Nebenzellen sind die Spaltöffnungen mit mehr oder minder flachen äußeren Atemhöhlen versehen. Die Nebenzellen haben scharf ausgeprägte innere und äußere Gelenke. Die Vorderhörnchen sind oberseits (Fig. 82)

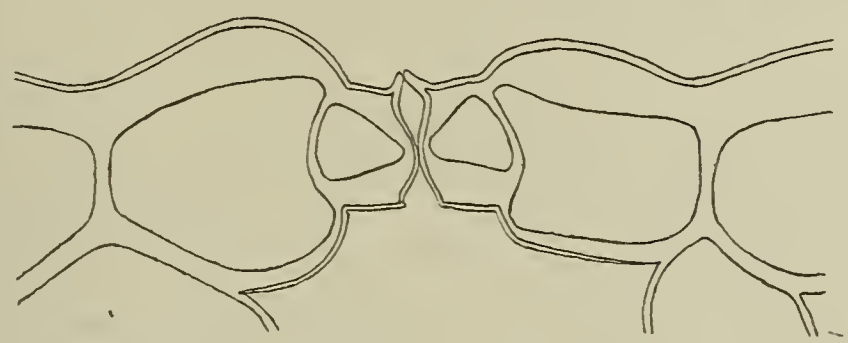

Fig. 82. Vergr. ca. 1130.

zwar dünner, stehen aber schräg nach außen und stoßen stets zusammen; unterseits (Fig. 83) stehen sie wagerecht und lassen eine enge Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist oberseits enger, Hinterhof und Opisthialöffnung sind weiter, der Porus aber kürzer als auf der Unterseite.

Die Kutikula greift über die freien Innenwände der Neben- und auch der Epidermiszellen.

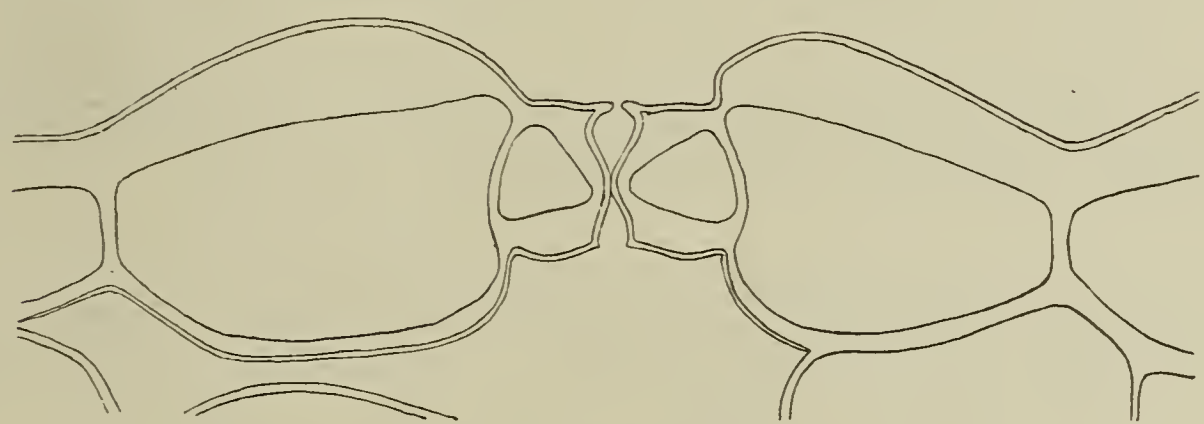

Fig. 83. Vergr. ca. 1130.

Für die Oberseite ergeben sich 132, für die Unterseite 271 Stomata auf 1 mm², für das Verhältnis also 1 : 2,0.

Apium graveolus L.

Die Spaltöffnungen sind oberseits (Fig. 84 und 85) meist etwas weniger emporgehoben und haben geringere Vorhofweite und höhere Schließzellen als unterseits (Fig. 86). Die Vorderhörnchen sind meist etwas länger und stoßen bei einer großen Anzahl von Spaltöffnungen auf der Oberseite zusammen (Fig. 84).

Beiderseits gleich ist die Weite des Hinterhofs und der Verlauf der Kutikula bis über die Innenwände der Schließzellen.

Oberseits beträgt die Anzahl der Stomata auf 1 mm², 142, unterseits 251, mithin das Verhältnis 1 : 1,7.

Heracleum Sphondylium L.

Die Vorderhörnchen der höheren Schließzellen auf der Oberseite sind stärker entwickelt (Fig. 87) und stoßen mit ihren Spitzen

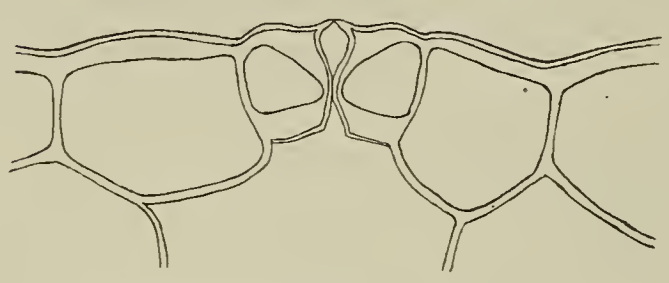

Fig. 84. Vergr. ca. 770.

Fig. 85. Vergr. ca. 510.

zusammen; auf der Unterseite (Fig. 88) zeigen sie eine verschieden starke Entwicklung, lassen aber stets eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhof sind oberseits stets enger.

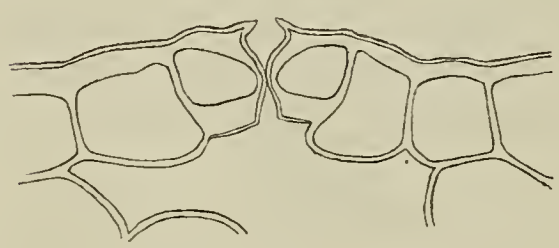

Fig. 86. Vergr. ca. 770.

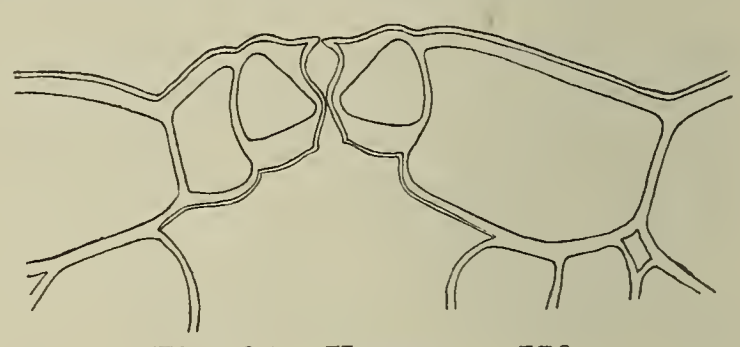

Fig. 87. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite überzieht die Kutikula die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen; daß dies auf der Unterseite gleichfalls stattfindet, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

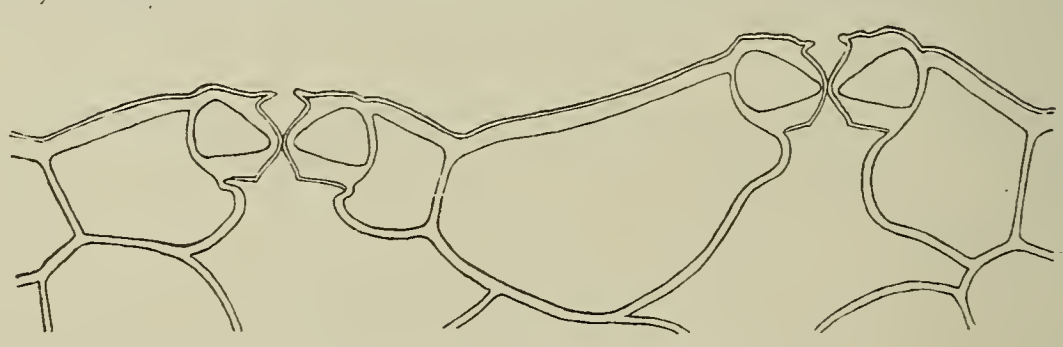

Fig. 88. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite finden sich 58 Spaltöffnungen auf 1 mm², auf der Unterseite 338, im Verhältnis also 1 : 5,8.

Laserpitium latifolium L.

Die höheren Schließzellen der Oberseite (Fig. 89) haben stark entwickelte Vorderhörnchen, die Hinterhörnchen sind gleichfalls gut ausgebildet, und der Vorhof etwa doppelt so weit wie der

Hinterhof. Auf der Unterseite (Fig. 90 und 91) lassen die wenig entwickelten Vorderhörnchen eine meist weitere Eisodialöffnung frei; jedoch kann diese sich in ihrer Weite der Oberseite nähern,

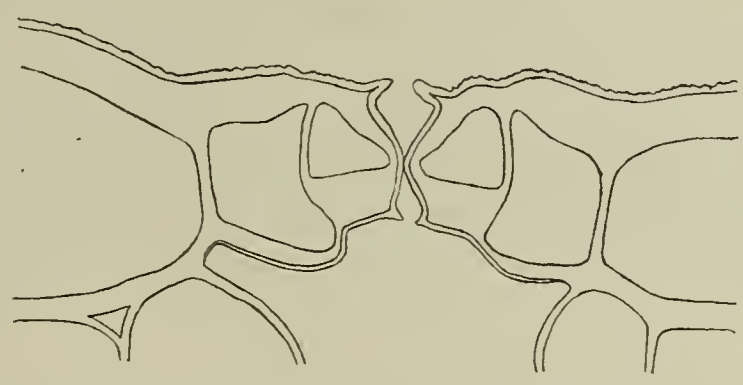

Fig. 89. Vergr. ca. 770.

da der Vorhof zwar oft ebenso weit, aber vielfach auch viel enger als auf der Oberseite ist. Der Hinterhof ist durchgehends oberseits weiter, die Opisthialöffnung ebensoweit oder enger als unterseits.

Die Kutikula verläuft beiderseits über die freien Innenwände von Neben- und Epidermiszellen.

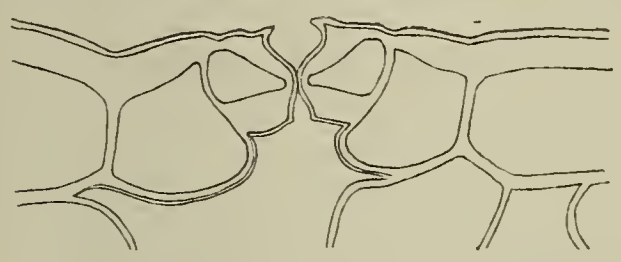

Fig. 90. Vergr. ca. 770.

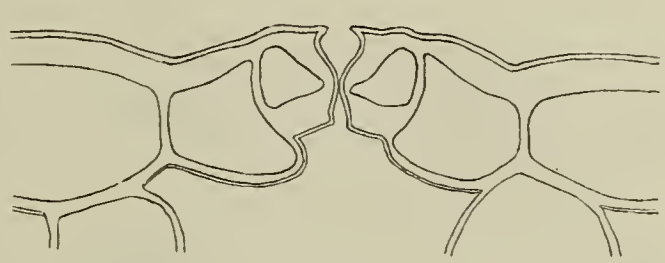

Fig. 91. Vergr. ca. 770.

Das unbehaarte Blatt hat auf der Oberseite 67 Stomata auf 1 mm², auf der Unterseite 312, also im Verhältnis 1 : 4,6.

Reihe Primulales.

Primulaceae.

Anagallis arvensis L.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 92) sind die Spaltöffnungen etwas weniger emporgehoben und die höheren Schließzellen haben

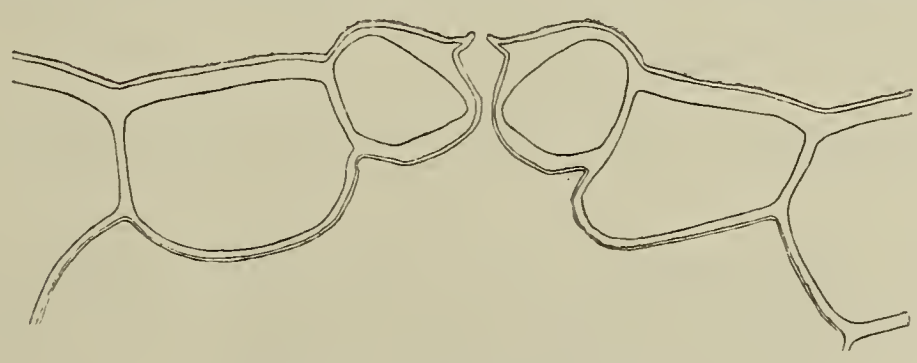

Fig. 92. Vergr. ca. 785.

stärker entwickelte Vorderhörnchen, deren Zipfel nur eine schmale Eisodialöffnung frei lassen. Der Vorhof ist enger und höher, der Hinterhof weiter und niedriger als auf der Unterseite (Fig. 93).

Dort bilden die Vorderhörnchen nur kleine spitze Vorsprünge. Die Opisthialleisten sind beiderseits sehr schwach entwickelt.

Das Lumen der Schließzellen der Oberseite ist etwas anders gestaltet. Die an die benachbarten Epidermiszellen angrenzenden Partien ihrer Außenwände sind etwas verdünnt.

Die Kutikula kleidet die innere Atemhöhle beiderseits soweit aus, als sie von Innenwänden der Epidermiszellen begrenzt wird.

Für die Oberseite ergaben sich 25, für die Unterseite 63 Spaltöffnungen auf 1 mm², demnach für das Verhältnis 1 : 2,5.

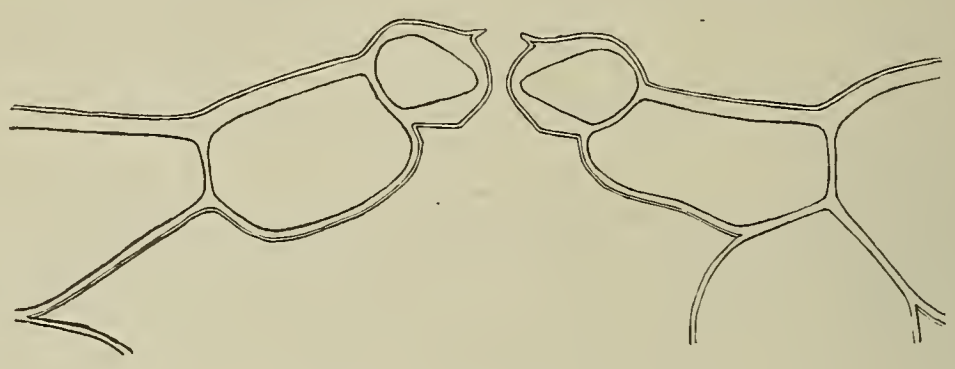

Fig. 93. Vergr. ca. 785.

Bei *Lysimachia vulgaris* L. und *L. nemorum* L. fand ich auf der Oberseite keine Stomata.

Reihe Contortae.

2. Unterreihe *Gentianineae.*

Asclepiadaceae.

Unterf. *Cynanchoideae.*

Cynanchum vincetoxicum R. Br.

Auf der Oberseite (Fig. 94) erscheinen die Spaltöffnungen stets etwas eingesenkt. Die Vorderhörnchen stehen beiderseits

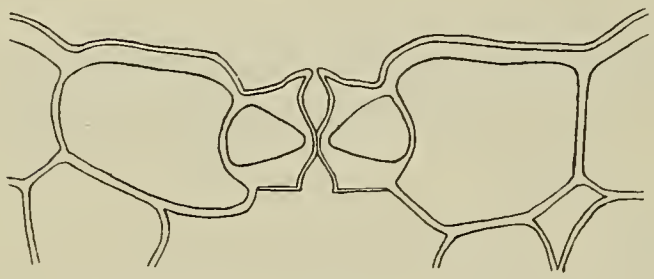

Fig. 94. Vergr. ca. 785.

Fig. 95. Vergr. ca. 785.

etwas schräg nach auswärts. Sie sind jedoch oberseits viel stärker entwickelt und lassen nur eine enge Eisodialöffnung frei. Ebenso wie diese ist auch der Vorhof unterseits weiter, der Hinterhof aber enger und die Höhe der Schließzellen geringer.

Unterseits (Fig. 95) sind die Stomata etwas emporgehoben und die Kutikula über den Epidermisaußenwänden gewellt. Sie läßt sich beiderseits nur bis über die Innenwände der Schließzellen verfolgen.

Reihe Tubiflorae.

1. Unterreihe *Convolvulineae.*

Convolvulaceae.

Unterf. *Convolvuloideae.*

Pharbitis purpurea Aschers.

Auf der Blattoberseite (Fig. 96) erscheinen die Stomata durch das Hervorwölben der Nebenzellen schwach eingesenkt. Die Schließzellen sind hier höher als auf der Unterseite und haben stärker entwickelte Vorderhörnchen, welche etwas übereinandergreifen, sich

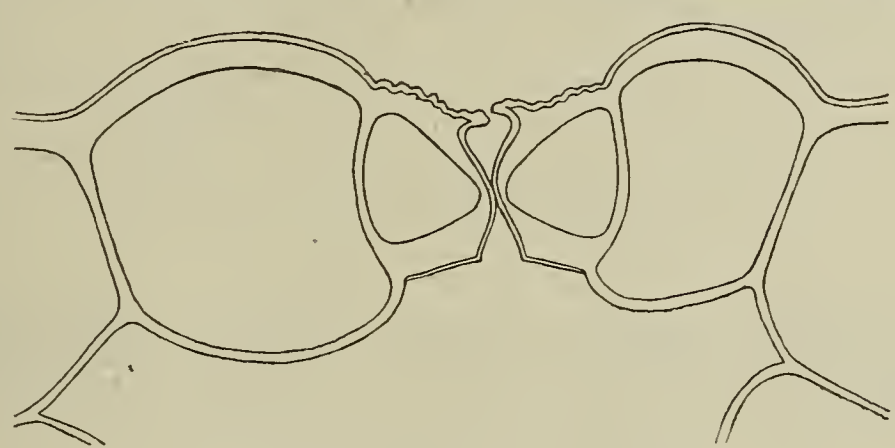

Fig. 96. Vergr. ca. 1130.

aber nicht berühren. Der Vorhof und die Eisodialöffnung der Unterseite (Fig. 97) sind weiter, der Hinterhof dagegen enger.

Die Kutikula erscheint über den Außenwänden der Schließzellen mehr oder weniger gewellt, verdickt sich in den Vorderhörnchen und endet innen an der Grenze zwischen Schließ- und Nebenzellen.

Oberseits finden sich auf 1 mm² 94, unten 252 Stomata,

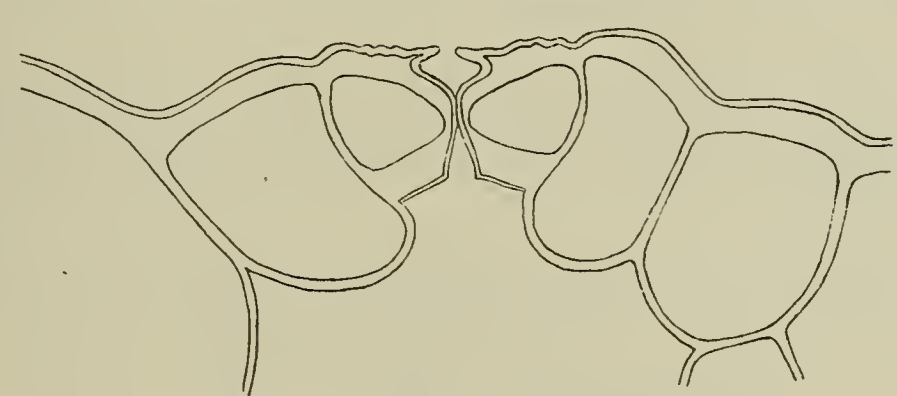

Fig. 97. Vergr. ca. 1130.

welch letztere etwas emporgehoben sind. Das Zahlenverhältnis von Ober- und Unterseite beträgt 1 : 2,7.

2. Unterreihe *Borraginineae.*

Borraginaceae.

Unterf. *Borraginoideae.*

Pulmonaria angustifolia L.

trägt auf seinen Blättern weit auseinanderstehende borstige Haare. Eisodialöffnung und Vorhof sind oberseits (Fig. 98) enger, der

Hinterhof etwas weiter als unterseits. Die gut entwickelten Vorderhörnchen stehen bei den unterseitigen (Fig. 99) Spaltöffnungen wagerecht, oberseits aber nach außen und etwas zurückgebogen.

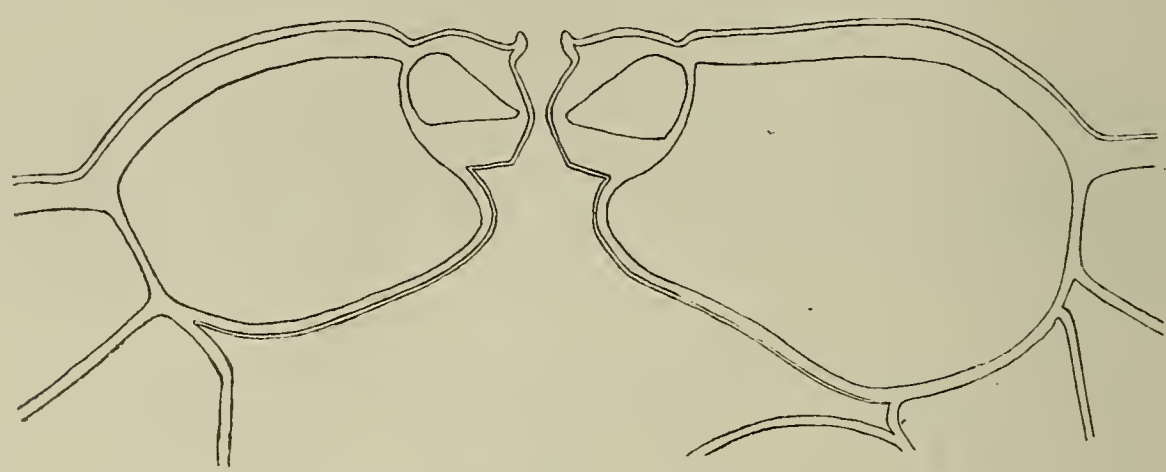

Fig. 98. Vergr. ca. 785.

Unterseits sind die äußeren Gelenke schärfer ausgeprägt als auf der Oberseite.

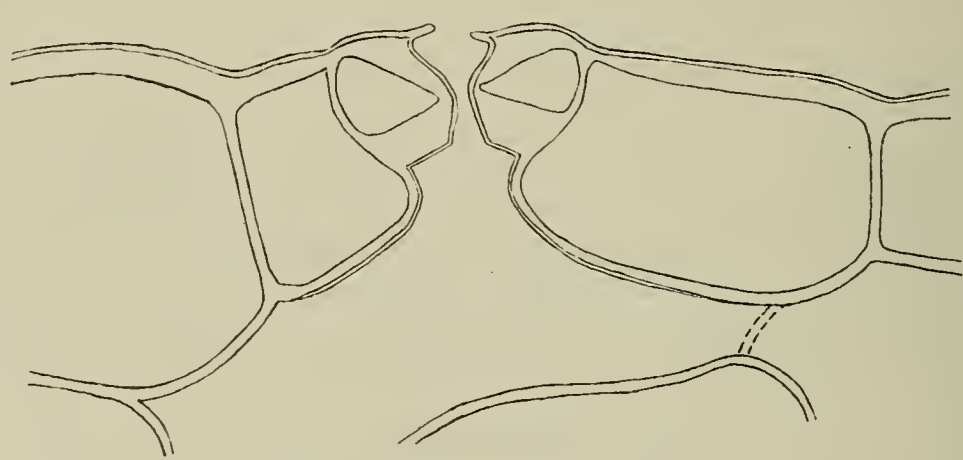

Fig. 99. Vergr. ca. 785.

Die Kutikula reicht als dünne Haut über die Innenwände der Nebenzellen.

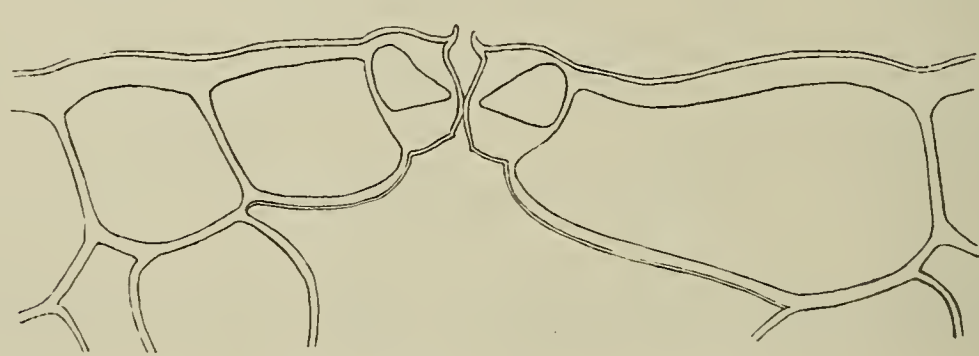

Fig. 100. Vergr. ca. 770.

Die Anzahl der etwas emporgehobenen Stomata beträgt oberseits 28, unterseits 67 auf 1 mm², das Verhältnis also 1 : 2,4.

Auf der Oberseite der Laubblätter von *Pulmonaria officinalis* L. und *Lithospermum officinale* L. fand ich keine Spaltöffnungen.

3. Unterreihe *Verbenineae.*

Labiatae.

Unterf. *Stachyoideae.*

Stachys officinalis Trev.

Auf der unbehaarten Oberseite (Fig. 100) des Laubblattes stehen die Vorderhörnchen nach auswärts und bilden mit ihren

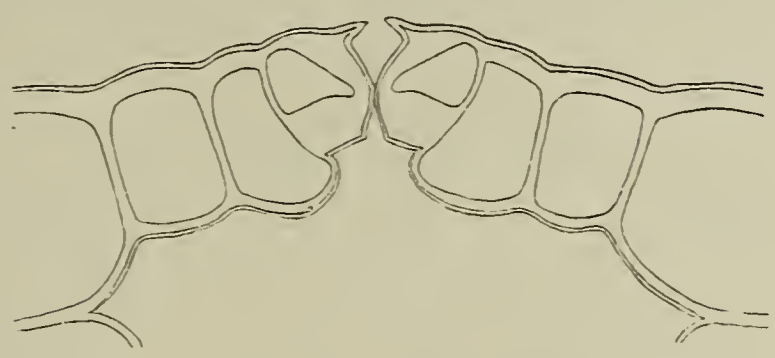

Fig. 101. Vergr. 770.

Zipfeln einen fast parallelwandigen Spalt; unterseits (Fig. 101) weichen die etwas stärkeren Vorderhörnchen nur wenig von der

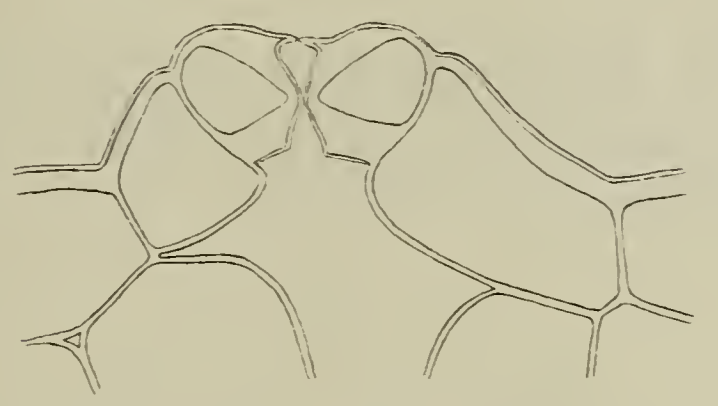

Fig. 102. Vergr. 1130.

Horizontalrichtung ab. Der Vorhof hat oberseits eine geringere Weite, Hinterhof und Eisodialöffnung besitzen ungefähr gleiche Dimensionen wie unten.

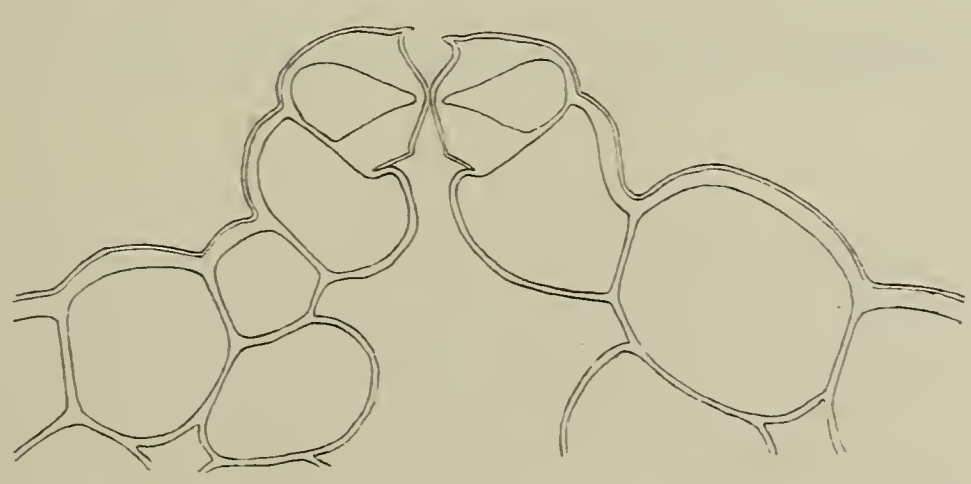

Fig. 103. Vergr. 1130.

Die innere Atemhöhle wird von der Kutikula, soweit sie von den Neben- und Epidermiszellen begrenzt ist, ausgekleidet.

Es finden sich oberseits schätzungsweise auf 1 mm² 4, auf

der behaarten Unterseite 111 Stomata, welche mehr oder weniger emporgehoben sind.

Stachys lanata Jacq.

hat sehr stark behaarte Laubblätter. Die Spaltöffnungen der Unterseite (Fig. 103) sind meist höher emporgehoben, auch haben sie einen weiteren Vorhof und schwächer entwickelte Vorderhörnchen als die oberseitigen. Die Hörnchen lassen unterseits eine ansehn-

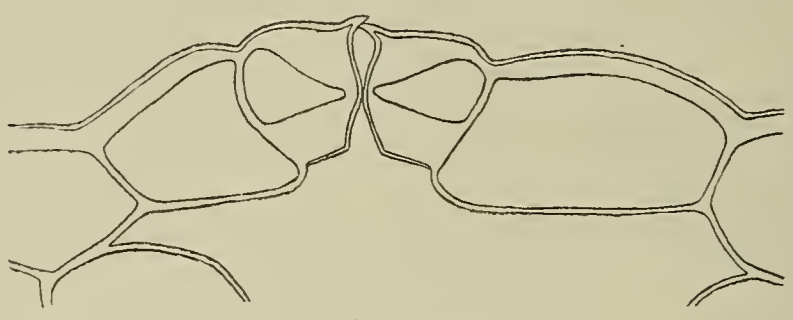

Fig. 104. Vergr. 1130.

liche Eisodialöffnung frei, während sie auf der Oberseite (Fig. 102) zusammenstoßen.

Die Kutikula ließ sich nur bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellinnenwände an die Schließzellen verfolgen.

Ein nur einigermaßen genaues Zählen der Stomata war infolge der starken Behaarung nicht möglich.

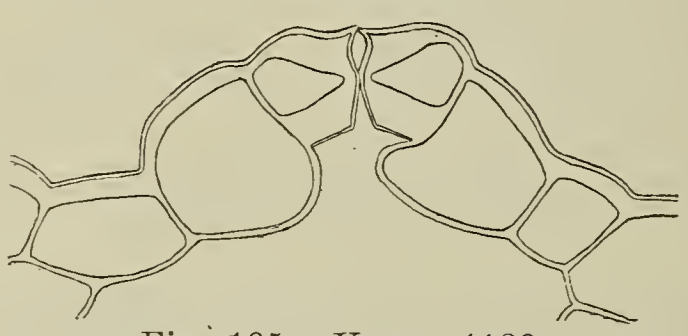

Fig. 105. Vergr. 1130.

Keine Spaltöffnungen fand ich auf der Oberseite der Laubblätter von *Stachys silvatica* L. und *Stachys alpina* L.

Hormium pyrenaicum L.

Die Stomata der schwach behaarten Blattunterseite (Fig. 105) sind bedeutend höher emporgehoben als auf der kahlen Oberseite. Im Bau gleichen sich die beiderseitigen Schließzellen sehr, nur sind sie auf der Oberseite (Fig. 104) höher und der Vorhof weiter, auch greifen die stärker entwickelten Vorderhörnchen weiter übereinander als unterseits.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

Auf der Oberseite sind auf 1 mm² 137, unterseits 488 Stomata vorhanden, im Verhältnis also 1 : 3,5.

Bei der zur selben Unterfamilie gehörigen *Mentha aquatica* L. fand ich oberseits keine Spaltöffnungen.

4. Unterreihe *Solanineae.*

Scrophulariaceae.

Unterf. *Pseudosolanoideae.*

Verbascum nigrum L.

Die wollig behaarten Laubblätter haben beiderseits etwas emporgehobene Spaltöffnungen mit gleich hohen Schließzellen. Die

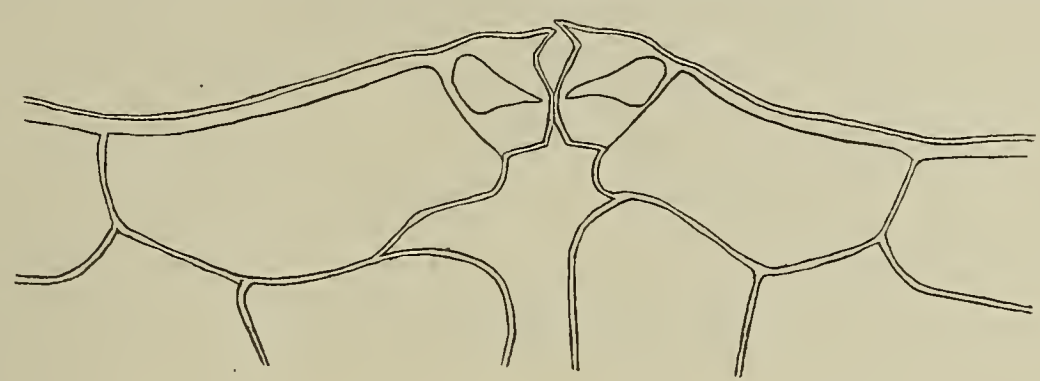

Fig. 106. Vergr. ca. 1100.

Vorderhörnchen sind oberseits (Fig. 106) stark entwickelt und greifen übereinander, die etwas schwächeren der Unterseite (Fig. 107)

Fig. 107. Vergr. ca. 1100.

lassen eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Vor- und Hinterhöfe zeigen beiderseits etwa gleiche Weiten.

Die Kutikula läßt sich bis zu den Ansatzstellen der Innenwände der Nebenzellen an die Schließzellen verfolgen.

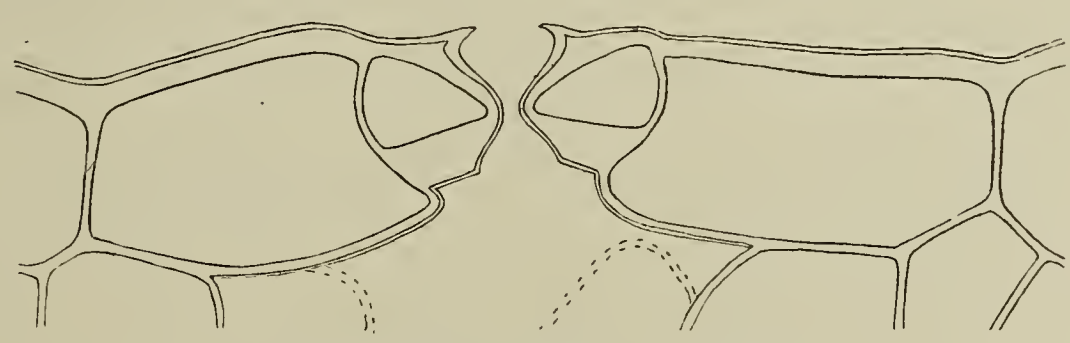

Fig. 108. Vergr. ca. 770.

Infolge der dichten Behaarung war eine annähernd genaue Bestimmung der Stomata nicht möglich.

Unterf. *Antirrhinoideae.*

Pentastemon spectabilis.

Das unbehaarte Blatt hat auf der Oberseite (Fig. 108) Spalt-

öffnungen, welche in der Höhe der Epidermis liegen, und deren gut entwickelte Vorderhörnchen wagerecht stehen. Unterseits (Fig. 109) sind die Stomata meist etwas emporgehoben und haben kürzere Vorderhörnchen, welche schräg nach außen stehen und eine weitere Eisodialöffnung frei lassen als oberseits. Vor- und

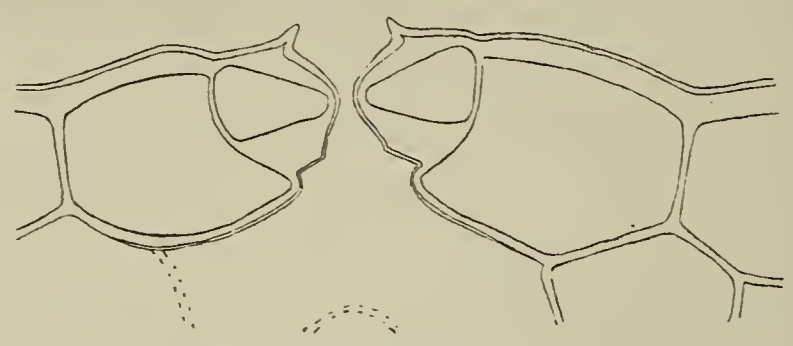

Fig. 109. Vergr. ca. 770.

Hinterhof haben beiderseits gleiche Ausdehnung, ebenso der Porus, trotzdem die Schließzellen der Unterseite etwas niedriger sind.

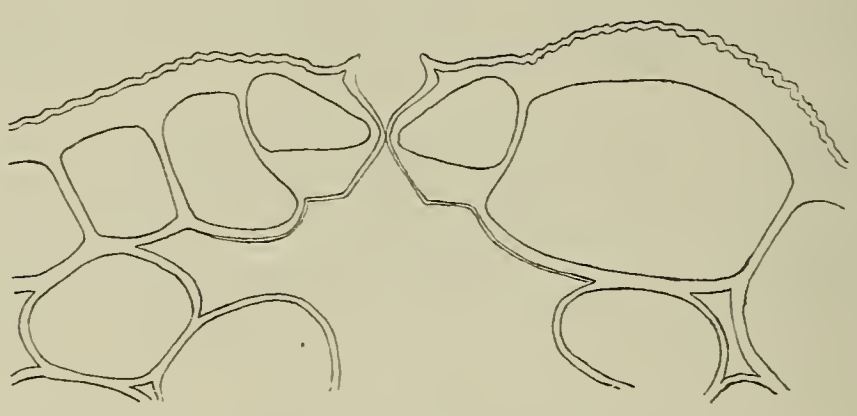

Fig. 110. Vergr. ca. 770.

Auf der Unterseite (Fig. 110) finden sich am Blattrande vereinzelte Spaltöffnungen, welche leicht eingesenkt erscheinen.

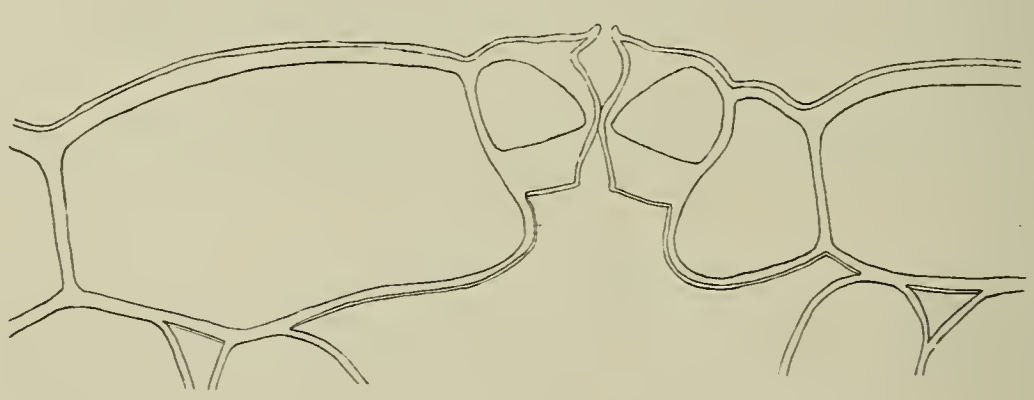

Fig. 111. Vergr. ca. 1130.

Die ziemlich starke Kutikula wird in den Vorderhörnchen etwas verdickt und läuft an der Innenwand der Nebenzellen zart aus.

Die Anzahl der Stomata auf 1 mm² beträgt oberseits 103, unterseits 167, das Verhältnis demnach 1 : 1,6.

Bei *Scrophularia nodosa* L. fand ich keine Spaltöffnungen auf der Oberseite des Blattes.

Unterf. *Rhinanthoideae.*

Veronica spuria L.

Die Stomata des kaum behaarten Blattes sind mehr oder weniger emporgehoben und haben auf der Oberseite (Fig. 111)

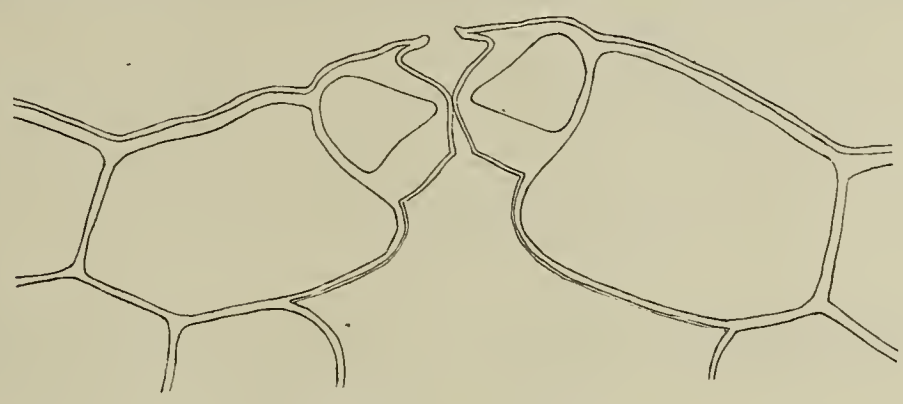

Fig. 112. Vergr. ca. 1130.

höhere Schließzellen, deren starke Vorderhörnchen etwas schräg und mit ihren Zipfeln steil nach auswärts stehen. Auf der Unterseite (Fig. 112) stehen die dünneren Vorderhörnchen wagerecht.

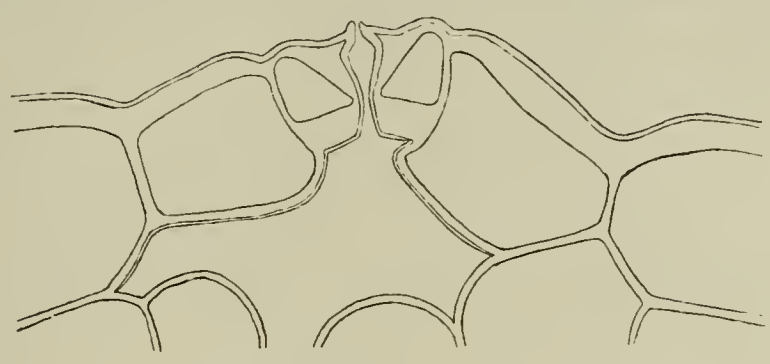

Fig. 113. Vergr. ca. 785.

und lassen eine weitere Eisodialöffnung frei, auch der Vorhof ist weiter, der Hinterhof aber enger.

Soweit die Wände der Neben- und Epidermiszellen an die innere Atemhöhle grenzen, werden sie von der Kutikula überzogen.

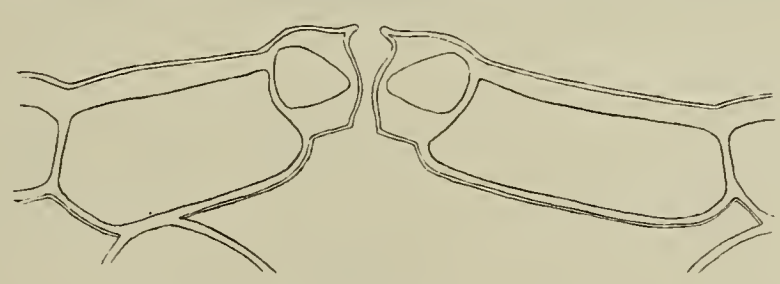

Fig. 114. Vergr. ca. 785.

Für die Oberseite ergaben sich 33 Stomata auf 1 mm², für die Unterseite 347, also für das Verhältnis 1 : 10,5.

Veronica longifolia L.

Auch beim unbehaarten Laubblatt dieser Pflanze sind die Spaltöffnungen mehr oder weniger emporgehoben und haben die Vorderhörnchen auf der Oberseite (Fig. 113) kleine, nach außen

steil stehende Zipfel. Diese legen sich bei Spaltenschluß aneinander. Auf der Unterseite (Fig. 114) varriiert die Eisodialöffnung und auch der Vorhof in der Weite ziemlich stark; dennoch sind Vorhof und auch der Hinterhof weiter als oberseits.

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *V. spuria*.

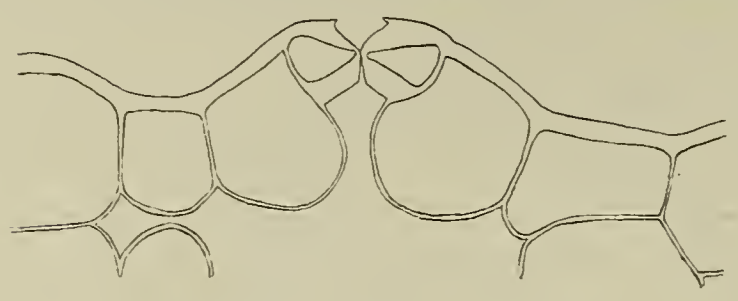

Fig. 115. Vergr. ca. 550.

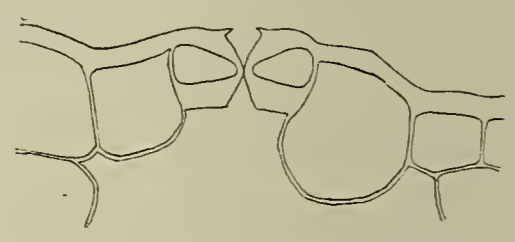

Fig. 116. Vergr. ca. 550.

Auf 1 mm² kommen oberseits 23, unterseits 193 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1 : 8,4.

Digitalis purpurea L.

Die filzig behaarten Laubblätter haben beiderseits emporgehobene Stomata; jedoch wechselt der Grad der Erhebung

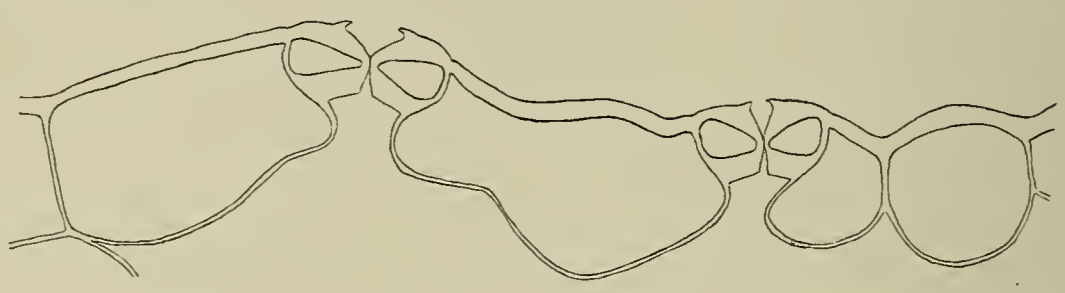

Fig. 117. Vergr. ca. 550.

auf der Unterseite (Fig. 116—118) außerordentlich. Im allgemeinen wird der Vorhof umso weiter und der Hinterhof umso enger, je höher der Spaltöffnungsapparat liegt. Die Schließzellen der beiden Seiten gleichen einander sehr.

Die Kutikula reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

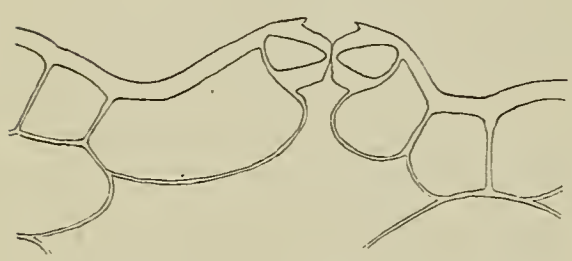

Fig. 118. Vergr. ca. 550.

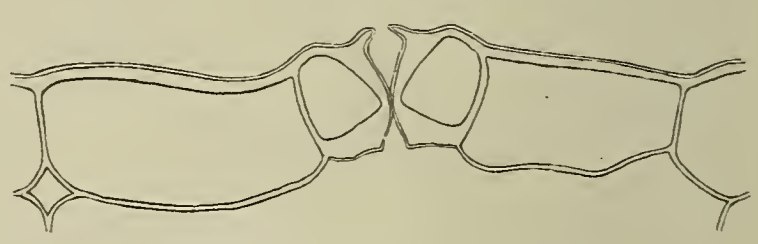

Fig. 119. Vergr. ca. 550.

Auf der Oberseite (Fig. 115) finden sich 19, unterseits 90 Spaltöffnungen auf 1 mm², also verhältnismäßig 1 : 4,7.

Digitalis lutea L.

Die Spaltöffnungen der unbehaarten Laubblätter sind kaum emporgehoben und haben auf der Oberseite (Fig. 119) höhere Schließzellen. Die Vorderhörnchen sind viel stärker als bei *D.*

purpurea ausgebildet und lassen eine beiderseits gleiche Eisodialöffnung frei. Der Vorhof ist oberseits meist enger, der Hinterhof weiter als unterseits (Fig. 120).

Der Verlauf der Kutikula gleicht dem bei *D. purpurea.*

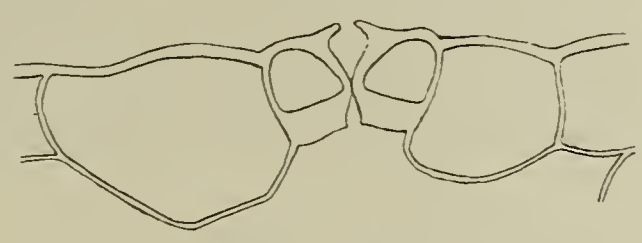

Fig. 120. Vergr. ca. 550.

Die Anzahl der Stomata auf 1 mm² beträgt oberseits 10, unterseits 100, das Verhältnis also 1 : 10.

Digitalis ambigua Murr.

hat auf der Oberseite (Fig. 121) nur wenige, kaum emporgehobene Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven, unterseits (Fig. 122) aber

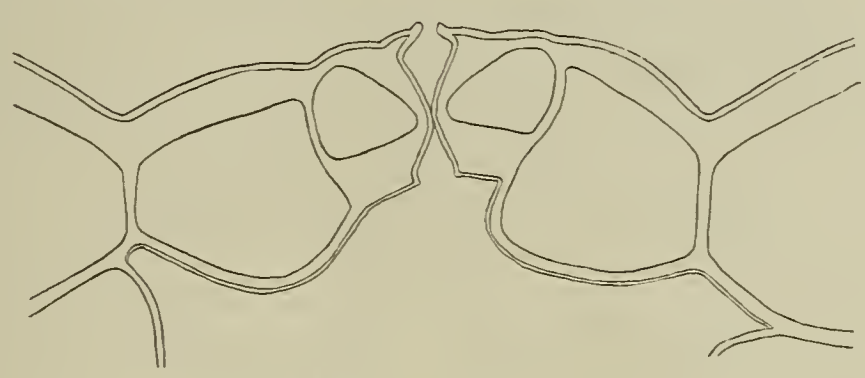

Fig. 121. Vergr. ca. 770.

verschieden hoch gehobene über das ganze Blatt verteilt. Die Vorderhörnchen sind stark entwickelt und oberseits mit auswärts stehenden Zipfeln versehen. Der Porus, Vor- und Hinterhof ver-

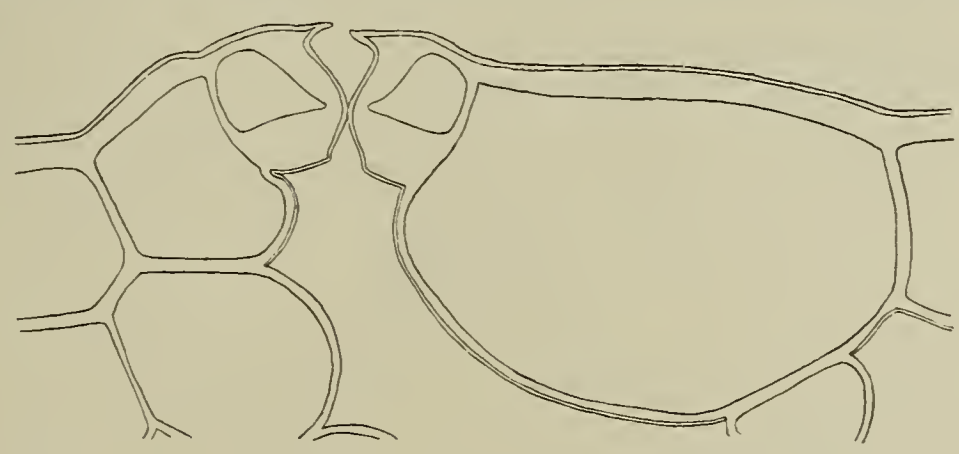

Fig. 122. Vergr. ca. 770.

halten sich wie bei *D. lutea,* die Eisodialöffnung dagegen ist oberseits enger.

Für die Oberseite läßt sich eine Zahl für 1 mm² nicht berechnen, für die Unterseite beträgt sie 104.

Die Kutikula reicht über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.

Reihe Rubiales.

Dipsacaceae.

Dipsacus fullonum L.

Die unbehaarten Blätter besitzen auf der Oberseite (Fig. 123) in Höhe der Epidermis liegende Spaltöffnungen mit höheren Schließzellen als auf der Unterseite (Fig. 124), deren Stomata etwas empor-

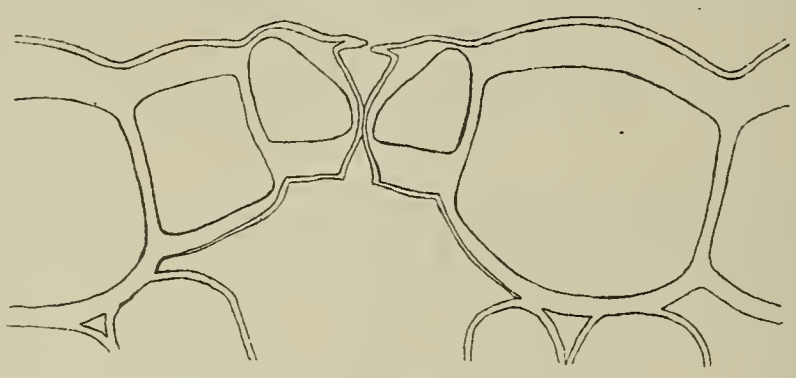

Fig. 123. Vergr. ca. 770.

gehoben sind. Die Vorderhörnchen sind oberseits länger und greifen übereinander, der Vorhof zeigt etwa gleiche Weite, der Hinterhof ist weiter und niedriger als unterseits.

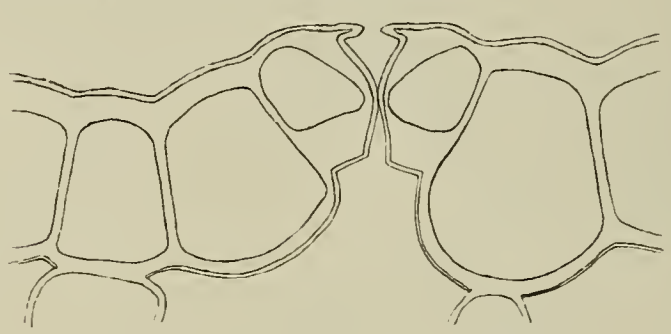

Fig. 124. Vergr. ca. 770.

Die innere Atemhöhle ist, soweit sie von den Epidermiszellen begrenzt wird, von der Kutikula ausgekleidet.

Die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm² betrug oberseits 58, unterseits 119, das Verhältnis 1 : 2,0.

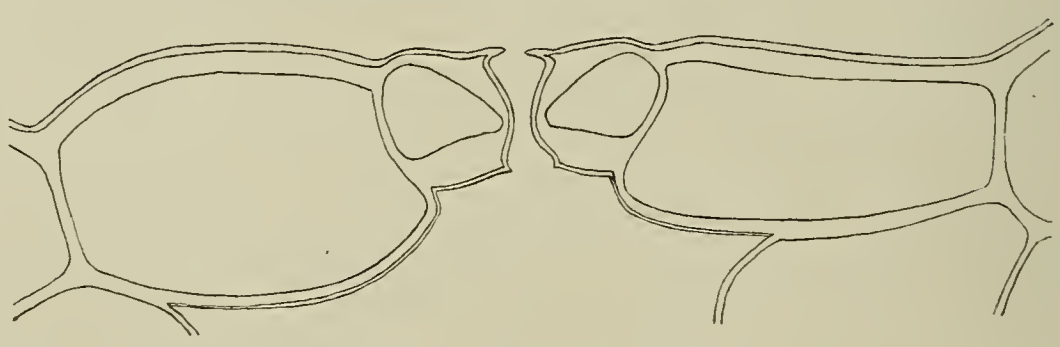

Fig. 125. Vergr. ca. 770.

Knautia silvatica Duby.

Auf der Laubblattoberseite (Fig. 125) liegen die Stomata in der Epidermisebene, auf der Unterseite (Fig. 126 und 127) teils ebenso, teils etwas emporgehoben. Der Porus ist oberseits zwar etwas kürzer, aber Eisodialöffnung sowie Vor- und Hinterhof, auch

die Zentralspalte im geöffneten Zustand sind meist viel enger als unterseits.

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *Dipsacus fullonum*.

Oberseits finden sich auf 1 mm² 27, unterseits 55 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1 : 2,0.

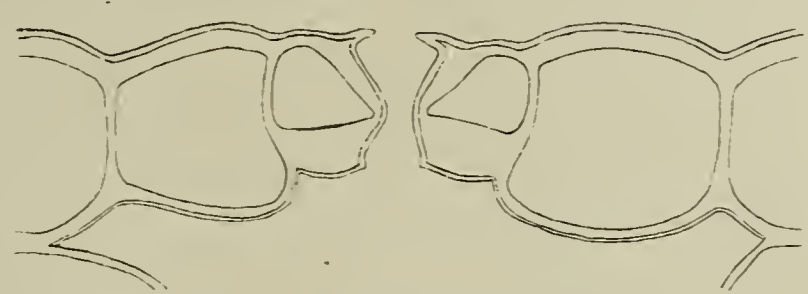

Fig. 126. Vergr. ca. 770.

Reihe Cucurbitales.

Cucurbitaceae.

Momordica Elaterium.

Auf der Blattoberseite (Fig. 128) liegen die nicht sehr zahlreichen Stomata in der Epidermisebene, auf der Unterseite (Fig.

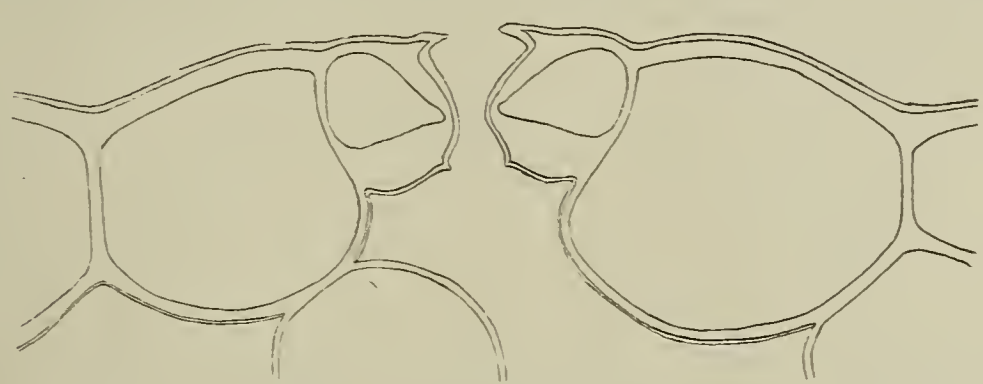

Fig. 127. Vergr. ca. 770.

129—131) finden sich neben wenig emporgehobenen auch sehr stark emporgehobene und zwischen diesen beiden Extremen alle möglichen Übergänge. In Bau und Weite der Eisodialöffnung, des

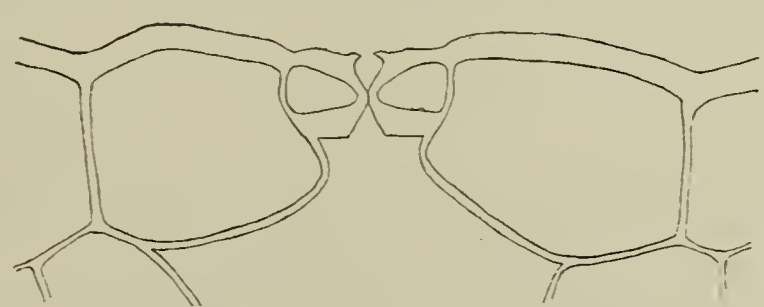

Fig. 128. Vergr. ca. 550.

Vor- und Hinterhofes gleichen sich die beiderseitigen Schließzellen sehr, nur sind sie auf der Oberseite höher und haben die sehr hoch gehobenen der Unterseite einen weiteren Vor- und engeren Hinterhof.

Die Kutikula konnte ich nur bis über die Innenwände der Schließzellen verfolgen.

Cucumis sativus L.

Auf der Oberseite (Fig. 132) stehen die Spaltöffnungen in der Nähe der Nerven dichter als auf der übrigen Blattfläche; ihre Zahl ist nur gering. Sie haben höhere Schließzellen, aber weiteren Vor- und Hinterhof. Auch berühren sich ihre Vorderhörnchen nicht

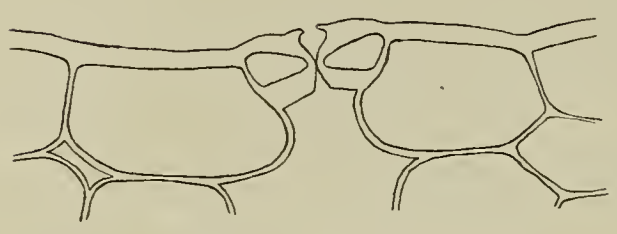

Fig. 129. Vergr. ca. 550.

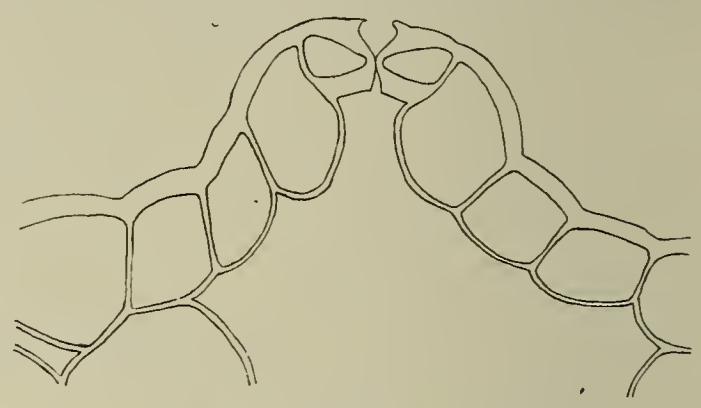

Fig. 130. Vergr. ca. 550.

wie auf der Unterseite (Fig. 133), sondern lassen eine, wenn auch schmale Eisodialöffnung frei. Oberseits sind die Stomata kaum emporgehoben, unterseits liegen alle in der Höhe der Epidermis.

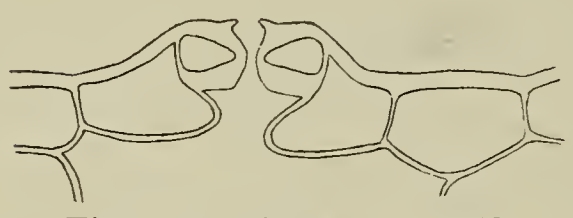

Fig. 131. Vergr. ca. 550.

Fig. 132. Vergr. ca. 1130.

Die Kutikula reicht beiderseits bis zu den Ansatzstellen der Nebenzellwände an die Innenwände der Schließzellen.

Es finden sich auf der Unterseite auf 1 mm² etwa 650 Spalt-

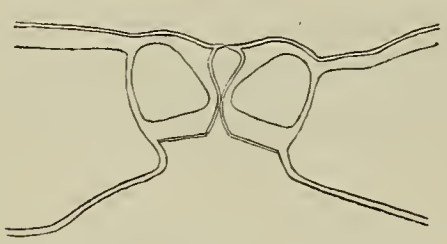

Fig. 133. Vergr. ca. 1130.

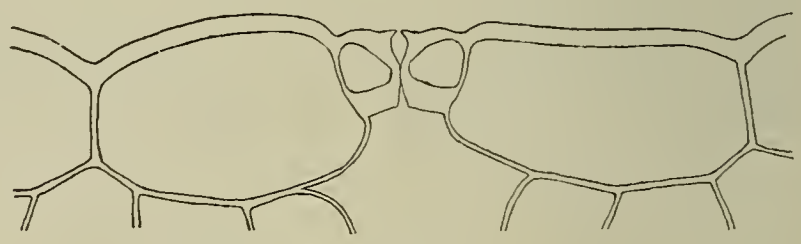

Fig. 134. Vergr. ca. 785.

öffnungen, auf der Oberseite treten sie sehr spärlich auf; das Verhältnis beträgt schätzungsweise ungefähr 1 : 17.

Cucurbita Pepo L.

Die Lagerung der Spaltöffnungen (Fig. 134—136) ist ebenso verschieden wie bei *Momordica Elaterium;* die Weite der Eisodialöffnung ist ebenfalls die gleiche, jedoch sind die Schließzellen auf der Oberseite (Fig. 134) niedriger und Vor- und Hinterhof enger als auf der Unterseite (Fig. 135). Auch ändert sich die Weite

von Eisodialöffnung und Vorhof auf der Unterseite mit der Höhe der Emporhebung wenig.

Der Verlauf der Kutikula gleicht dem bei *Momordica*.

Auf der etwas behaarten Oberseite finden sich auf 1 mm² 274 Stomata; auf der Unterseite sind sie infolge der dicht stehen-

Fig. 135. Vergr. ca. 785.

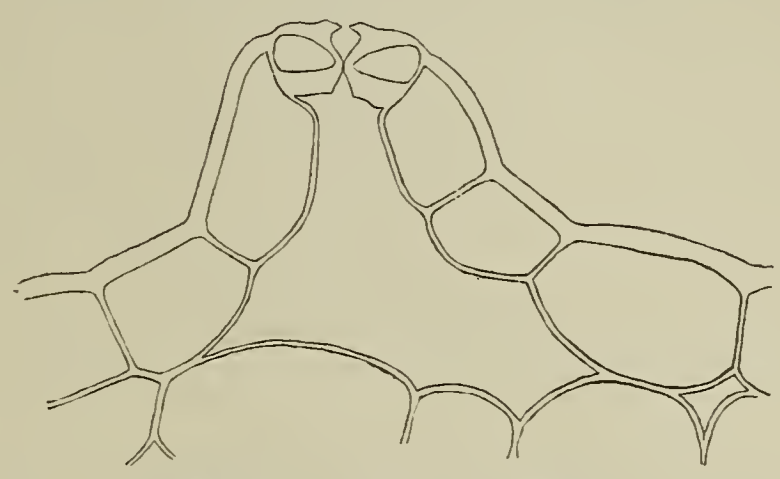

Fig. 136. Vergr. ca. 550.

den Haare mit verhältnismäßig großer Basis nur schwer zu zählen und etwa 450 auf 1 mm² vorhanden. Das Verhältnis stellt sich etwa auf 1 : 1,6.

Auf der Oberseite des Blattes von *Thladiantha dubia* Bunge fand ich keine Spaltöffnungen; auf der Unterseite finden sich wie

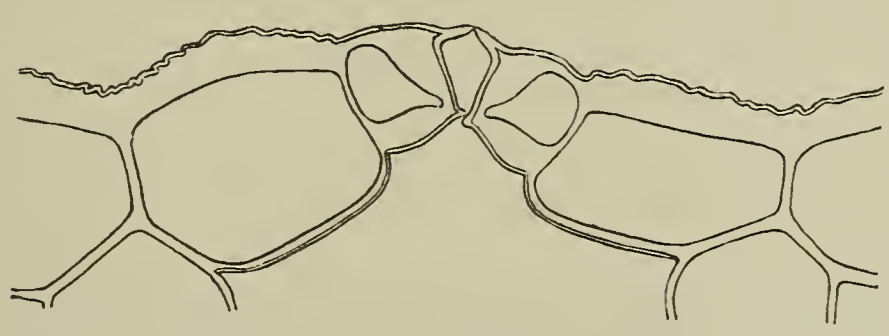

Fig. 137. Vergr. ca. 785.

bei *Mormodica* und *Cucurbita* neben wenig auch stark emporgehobene Stomata.

Reihe Campanulatae.

Compositae.

A. Tubiflorae.

Solidago virga aurea L.

hat auf beiden Blattseiten etwas emporgehobene Spaltöffnungen vom Trichtertypus. Die lichte Weite ist beiderseits gleich, die Vorderhörnchen sind jedoch oben stärker entwickelt (Fig. 137) und länger, so daß sie fast immer zusammenstoßen; unterseits (Fig. 138) lassen sie eine ansehnliche Eisodialöffnung frei. Auf beiden Seiten waren einzelne Stomata mit einer wachsähnlichen Masse verstopft.

Die Kutikula bekleidet die Innenwände der Neben- und Schließzellen, soweit sie an die Atemhöhle grenzen.

Oberseits kommen auf 1 mm² 23, unterseits 85 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1 : 3,7.

Inula Helenium L.

Auf der Blattoberseite (Fig. 139) liegen die Stomata in Höhe der Epidermis, unterseits (Fig. 140) stark emporgehoben. In ihrer

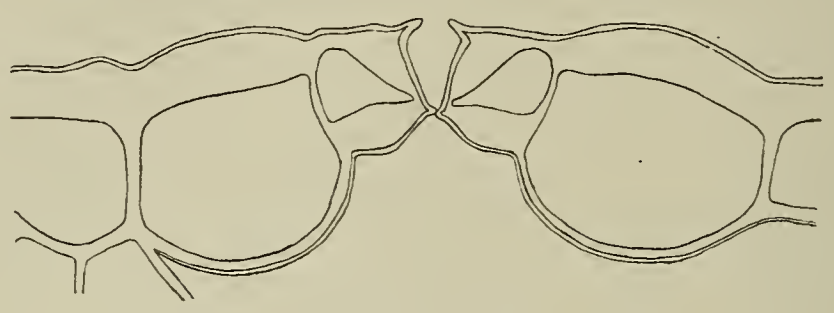

Fig. 138. Vergr. ca. 785.

Form stellen sie eine Modifikation des typischen Trichtertyps dar, da ihre Vorderhörnchen zusammenstoßen. Auf der Oberseite sind diese in Zipfel ausgezogen, welche sich aneinanderlegen. Die lichte

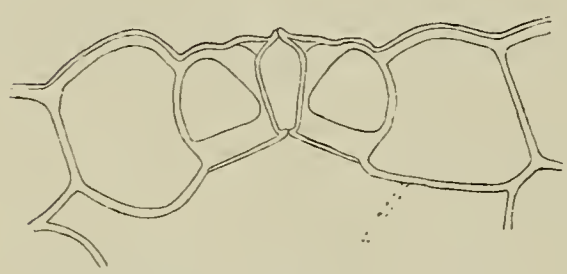

Fig. 139. Vergr. ca. 750.

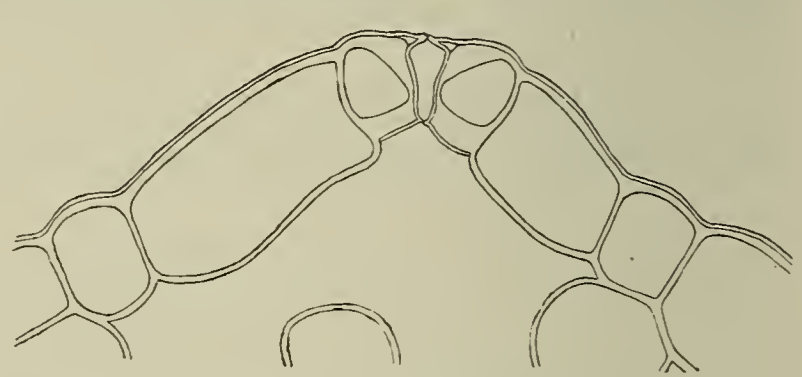

Fig. 140. Vergr. ca. 750.

Weite ist oberseits weiter, der Porus aber länger als unterseits.

Die Kutikula läuft beiderseits über die Innenwände der Schließzellen und sind die Vorderhörnchen kutinisiert.

Auf der unbehaarten Oberseite finden sich auf 1 mm² 120

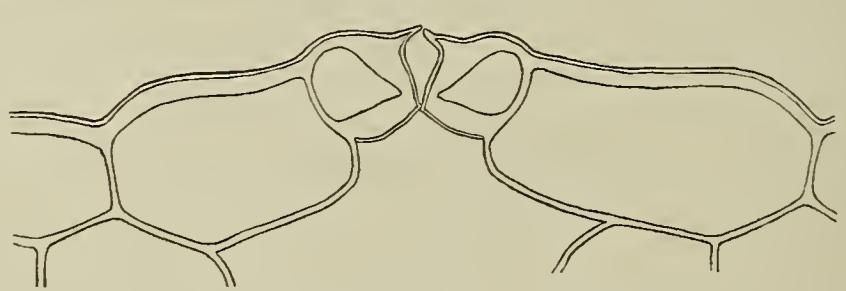

Fig. 141. Vergr. ca. 885.

Stomata. Auf der ganz dicht behaarten Unterseite sind sie kaum zu zählen; annähernd ist die gleiche Anzahl vorhanden.

Buphthalmum salicifolium L.

Die beiderseits emporgehobenen Spaltöffnungen zeigen den Trichtertypns. Bei etwa gleicher Ausbildung der Vorderhörnchen ist die lichte Weite oberseits (Fig. 141) viel geringer, so daß nur

eine schmale Eisodialöffnung frei bleibt; der Porus zeigt beiderseits gleiche Höhe.

Der Verlauf der Kutikula ist der gleiche wie bei *Inula*.

Auf der Oberseite stehen die Stomata an den Nerven viel

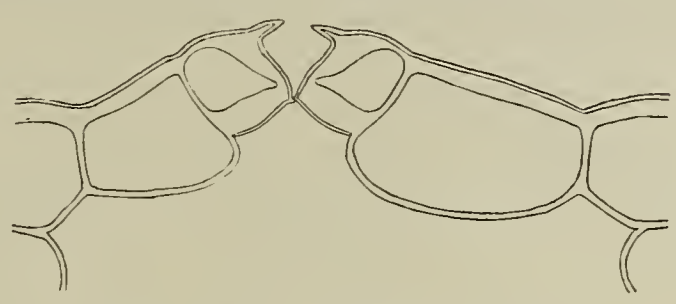

Fig. 142. Vergr. ca. 885.

dichter als auf der übrigen Fläche; auf der Unterseite (Fig. 142) kommen 268 auf 1 mm².

Helianthus annuus L.

Die Laubblätter haben Spaltöffnungen mit schließbarer Zentralspalte, welche unterseits wenig emporgehoben sind. Eisodialöffnung

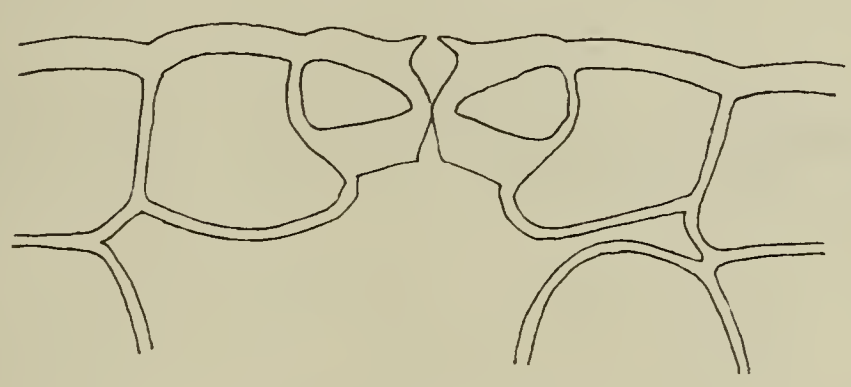

Fig. 143. Vergr. ca. 1100.

und Vorhof sind (Fig. 143) oberseits enger, sonst gleichen sich die Stomata der beiden Seiten sehr (Fig. 143 und 144).

Die Kutikula zeigt den gleichen Verlauf wie bei *Inula*.

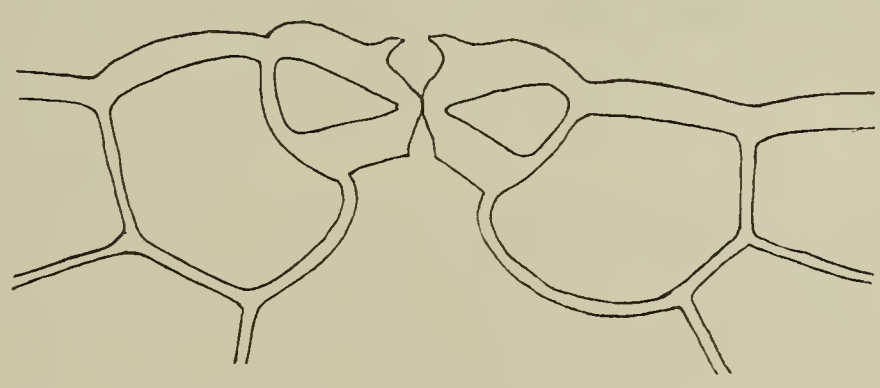

Fig. 144. Vergr. ca. 1100.

Nach Weiß beträgt die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm² oberseits 175, unterseits 325, das Verhältnis 1 : 1,8.

Coreopsis grandiflora Nutt.

Die unbehaarten Blätter tragen beiderseits Stomata vom Trichtertypus, welche unterseits etwas emporgehoben sind. Die

lichte Weite und auch die Eisodialöffnung oberseits (Fig. 145) sind enger. Die Vorderhörnchen sind auf der Unterseite (Fig. 146) länger und stärker entwickelt. Der Porus hat beiderseits gleiche Höhe.

Die Kutikula verstärkt sich in den Vorderhörnchen und reicht bis über die Innenwände der Schließzellen.

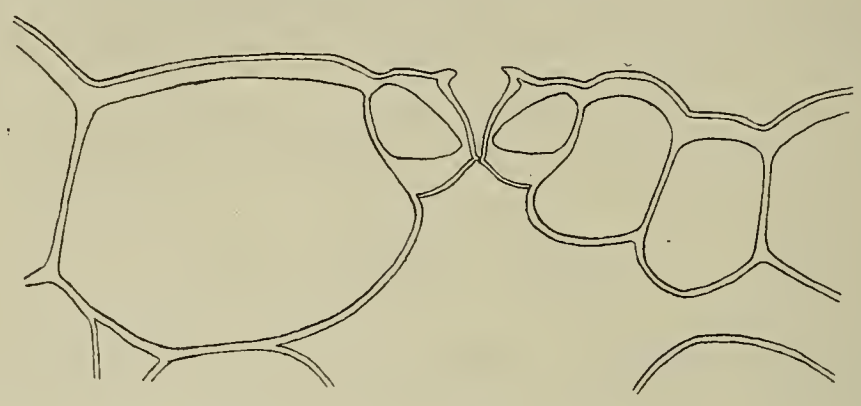

Fig. 145. Vergr. ca. 770.

Auf der Oberseite finden sich 64, auf der Unterseite 71 Stomata auf 1 mm², im Verhältnis also 1 : 1,1.

Bidens pilosus L.

Die Spaltöffnungen des Laubblattes weisen gleichfalls den Trichtertypus auf. Unterseits (Fig. 148) sind sie emporgehoben

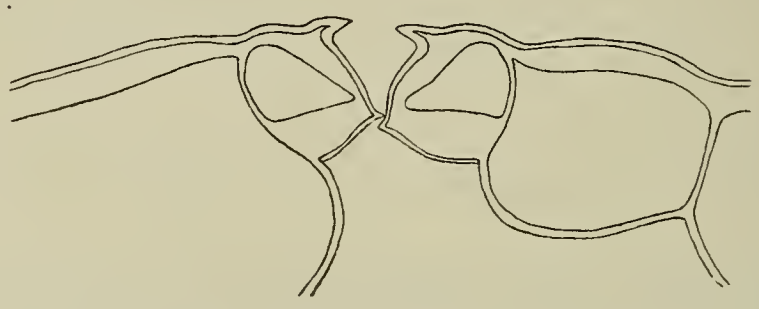

Fig. 146. Vergr. ca. 770.

und stehen die wagerechten Vorderhörnchen weit auseinander. Auf der Oberseite (Fig. 147) stehen diese schräg nach außen und legen

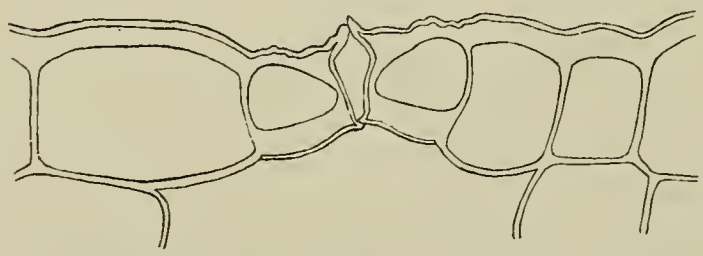

Fig. 147. Vergr. ca. 770.

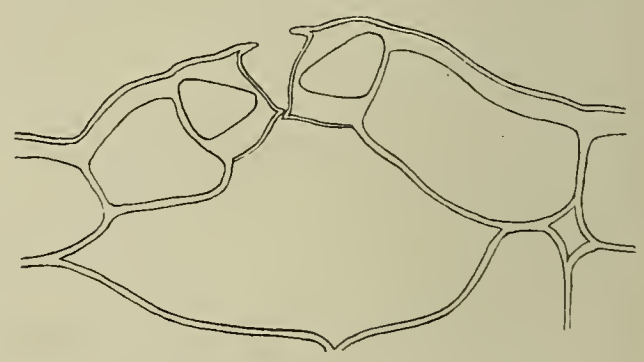

Fig. 148. Vergr. ca. 770.

sich aneinander, wodurch der Porus bedeutend länger wird; die lichte Weite ist viel geringer als unterseits.

Die Kutikula verhält sich ähnlich wie bei *Coreopsis*.

Auf 1 mm² finden sich oberseits 50, unterseits 185 Spaltöffnungen, also im Verhältnis 1 : 3,7.

Tagetes erectus L.

Nur auf der Unterseite (Fig. 150) sind die Stomata emporgehoben. Beiderseits sind die Vorderhörnchen gleich stark entwickelt und der Porus gleich hoch. Oberseits (Fig. 149) ist die lichte Weite des Trichters und somit die Eisodialöffnung enger.

In ihrem Verhalten gleicht die Kutikula der von *Coreopsis*.

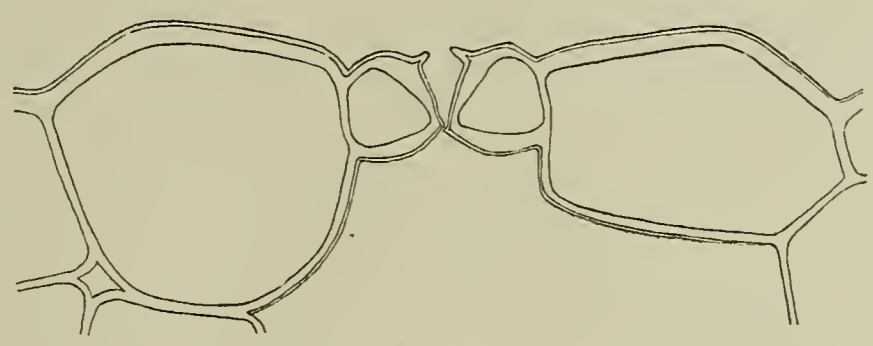

Fig. 149. Vergr. ca. 770.

Die Blätter sind unbehaart und haben auf der Oberseite auf 1 mm² 53, auf der Unterseite 110 Stomata, also im Verhältnis 1 : 2.

Chrysanthemum vulgare (L.) Bernh.

hat auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen vom Trichtertyp, deren

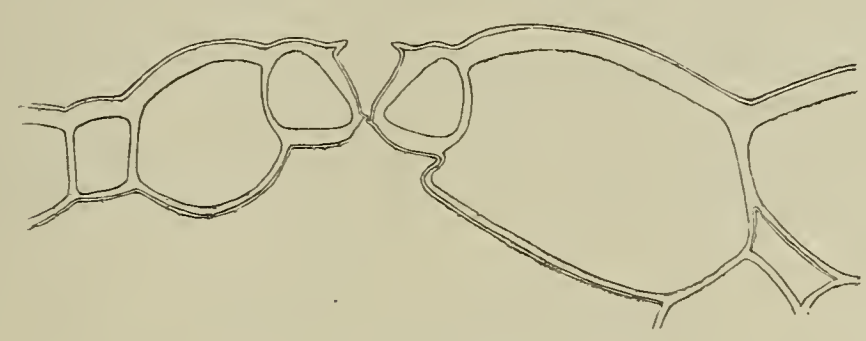

Fig. 150. Vergr. ca. 770.

Vorderhörnchen zusammenstoßen und deren lichte Weite beiderseits gleich ist. Auf der Unterseite sind die Stomata jedoch etwas emporgehoben.

Ihre Anzahl beträgt für 1 mm² oberseits 55, unterseits 68, und das Verhältnis 1 : 1,2.

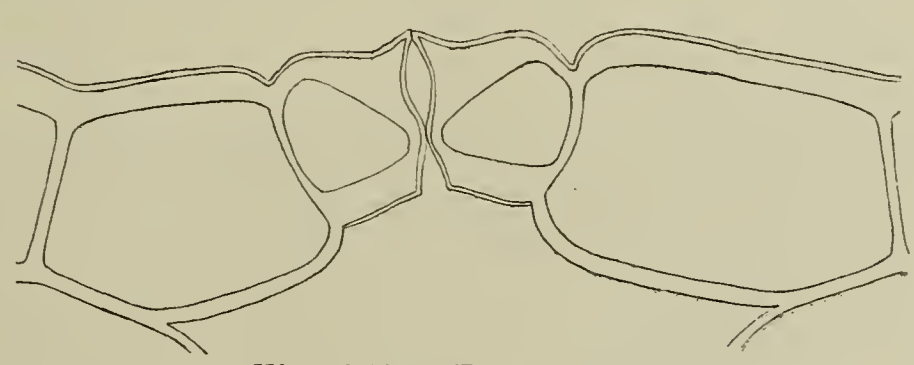

Fig. 151. Vergr. ca. 770.

Petasites niveus Baumg.

Warncke schreibt darüber (Seite 27): „Die Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite des Laubblattes zeigen große Ähnlichkeit

miteinander. Der Vorhof, dessen Hörnchen gut ausgebildet sind, ist ziemlich geräumig. Die Zentralspalte liegt ziemlich tief, und unter ihr wird noch ein sehr kleiner Hinterhof ausgebildet. Innen- und Außenwände sind gerade und laufen parallel zu einander.“ Der Unterschied zwischen den Stomata der stark behaarten Unter- und geringer behaarten Oberseite besteht nach Warncke nur in der Größe und tieferen Einsenkung der oberseitigen Schließzellen.

Hiermit stehen meine Befunde im Widerspruch. Auf der Oberseite (Fig. 151) ist der Vorhof zwar hoch, aber nicht sehr

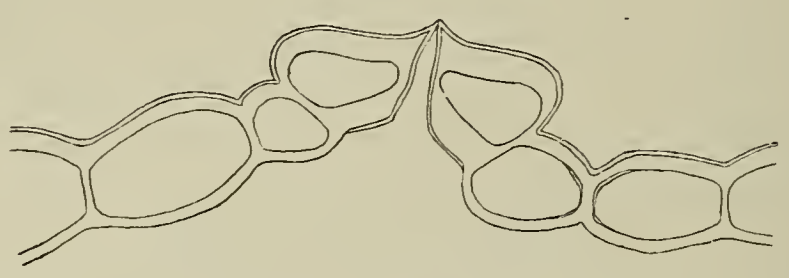

Fig. 152. Vergr. ca. 770.

weit; auf der Unterseite kommt es überhaupt nicht zu einer Gliederung des Porus, sondern die Stomata zeigen, wie auch Hryniewiecki (II. Seite 597 und Tafel XXVIII, Fig. 32) angibt und abbildet, den Schwimmblattypus. Auch sind die Außenwände der Schließzellen nicht gerade, sondern etwas gebogen, und kann man von einer Einsenkung auf der Oberseite kaum reden. Auf der Unterseite sind die Spaltöffnungen sogar ziemlich hoch emporgehoben, und es rückt hier die Ansatzstelle der Nebenzellaußenwand häufig bis in die Mitte des dünnen Teiles der Rückenwand.

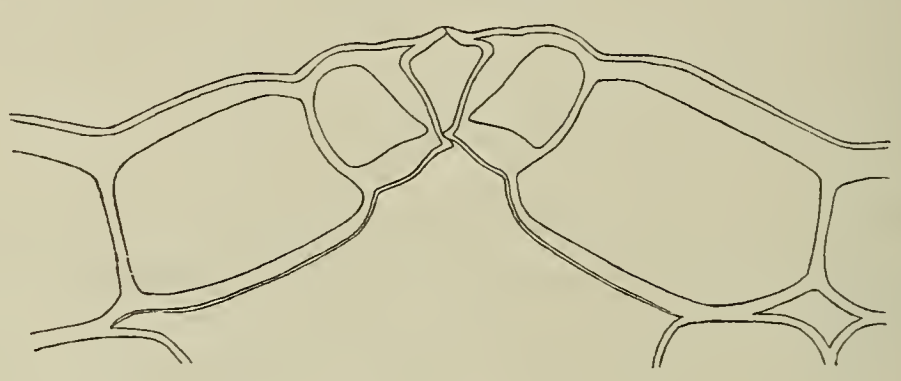

Fig. 153. Vergr. ca. 770.

Die Kutikula konnte ich nur bis zu den Innenwänden der Schließzellen verfolgen.

Genaue Zahlenangaben ließen sich infolge der Behaarung nicht gewinnen. Oberseits sind etwa 55 Stomata auf 1 mm², unterseits mehr vorhanden, aber auch eine nur einigermaßen genauere Zahl ließ sich nicht feststellen.

Carlina acaulis L.

Die Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten des Blattes etwas emporgehoben und gehören dem Trichtertypus an. Die Vorderhörnchen sind sehr lang und lassen unterseits eine nicht sehr weite

Eisodialöffnung frei; oberseits stoßen sie zusammen (Fig. 153). Der Porus ist beiderseits gleich hoch, die lichte Weite aber oberseits (Fig. 154) geringer.

Die Vorderhörnchen werden fast nur von der Kutikula gebildet; sie überzieht die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen.

Es finden sich auf 1 mm² oberseits 32, unterseits 72 Stomata, also im Verhältnis 1 : 2,2.

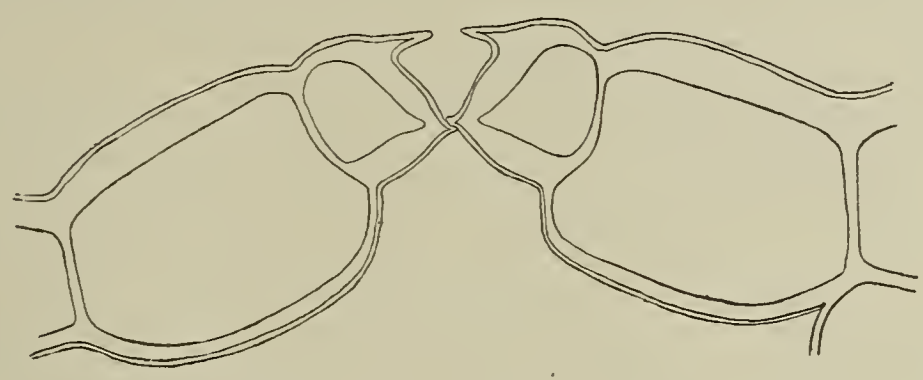

Fig. 154. Vergr. ca. 770.

Cirsium arvense (L.) Scop.

Auf der Oberseite (Fig. 155) des schwach behaarten Blattes erscheinen die Spaltöffnungen, deren lichte Trichterweite nur gering ist, etwas eingesenkt. Die Vorderhörnchen sind sehr stark ent-

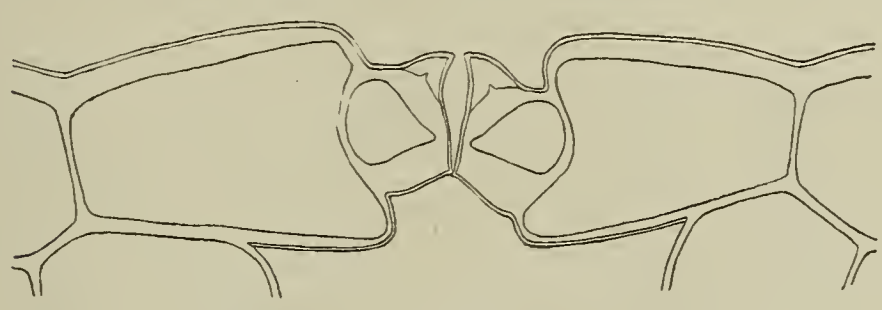

Fig. 155. Vergr. ca. 770.

wickelt und stehen schräg nach außen, berühren sich aber nicht. Auf der Unterseite (Fig. 156) sind die Stomata leicht emporgehoben. Ihre Vorderhörnchen stehen fast wagerecht und sind weniger ent-

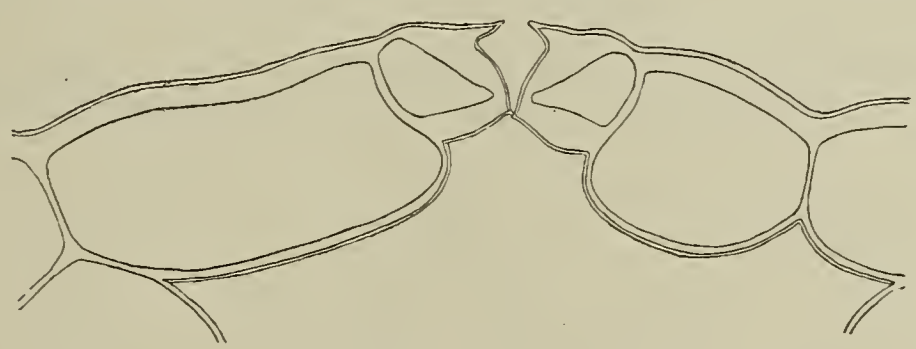

Fig. 156. Vergr. ca. 770.

wickelt. Die lichte Weite sowie die Eisodialöffnung ist bedeutend weiter als oberseits und der Porus niedriger.

Die Kutikula reicht ebenso tief in die Atemhöhle wie bei *Carlina,* Vorder- und Hinterhörnchen sind kutinisiert.

Auf der Oberseite sind 28, auf der Unterseite 140 Stomata auf 1 mm² vorhanden, im Verhältnis 1 : 5.

Cirsium heterophllum (L.) All.

Die Lage der Spaltöffnungen auf der kahlen Ober- und der dicht behaarten Unterseite der Laubblätter gleicht der bei *C. arvense*. Der Porus ist oberseits (Fig. 157) gleichfalls höher, die lichte Weite jedoch auf beiden Seiten gleich. Die Vorderhörnchen sind unterseits (Fig. 158) nur schwach entwickelt, oberseits aber stärker und in Zipfel ausgezogen, welche sich auswärts aneinanderlegen.

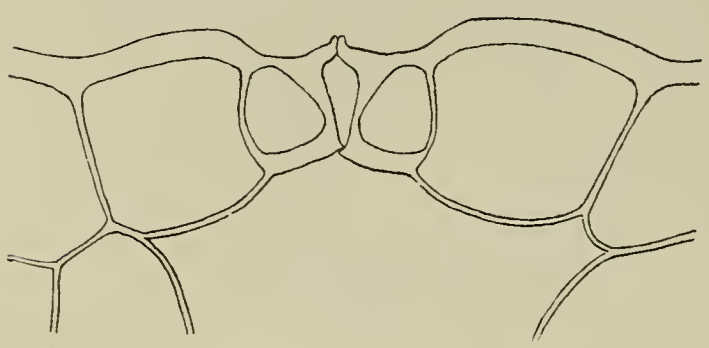

Fig. 157. Vergr. ca. 785.

Fig. 158. Vergr. ca. 785.

Der Verlauf der Kutikula vollzieht sich wie wie bei *C. arvense*, die Vorderhörnchen sind gleichfalls kutinisiert.

Es finden sich auf der Oberseite auf 1 mm² 36 Stomata, auf der Unterseite schätzungsweise 550; genau lassen sie sich hier in-

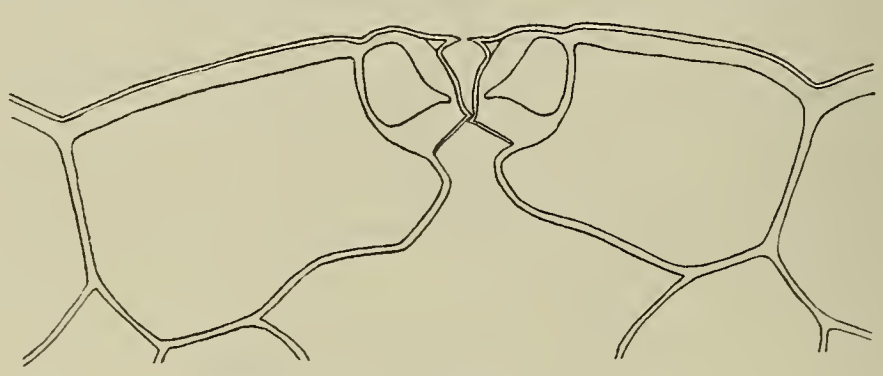

Fig. 159. Vergr. ca. 770.

folge der dichten Behaarung kaum zählen. Das Verhältnis beträgt also etwa 1 : 15.

Centaurea montana L.

Die Spaltöffnungen sind etwas emporhoben nnd zeigen den Trichtertypus. Bei etwas längeren Vorderhörnchen ist die lichte

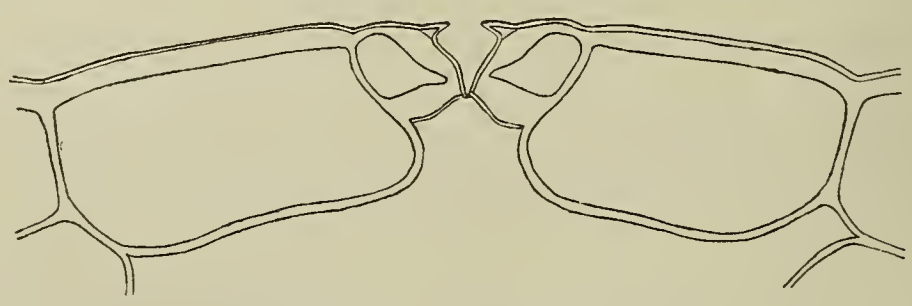

Fig. 160. Vergr. ca. 770.

Weite und dementsprechend die der Eisodialöffnung auf der Oberseite geringer (Fig. 159). Der Porus ist oberseits höher. Die Außenwände der Schließzellen sind teilweise dünner als die der benachbarten Epidermiszellen.

Die Kutikula reicht beiderseits über die Innenwände der Nebenzellen hinweg.

Da das Material stellenweise kollabiert war, ließen sich genauere Zahlenangaben nicht gewinnen. Jedoch scheint die Zahl auf der Unterseite (Fig. 160) größer zu sein.

Centaurea rhaponticum L.

Das Laubblatt hat auf seiner sehr dicht behaarten Unterseite (Fig. 162) etwas höher emporgehobene Spaltöffnungen als auf der

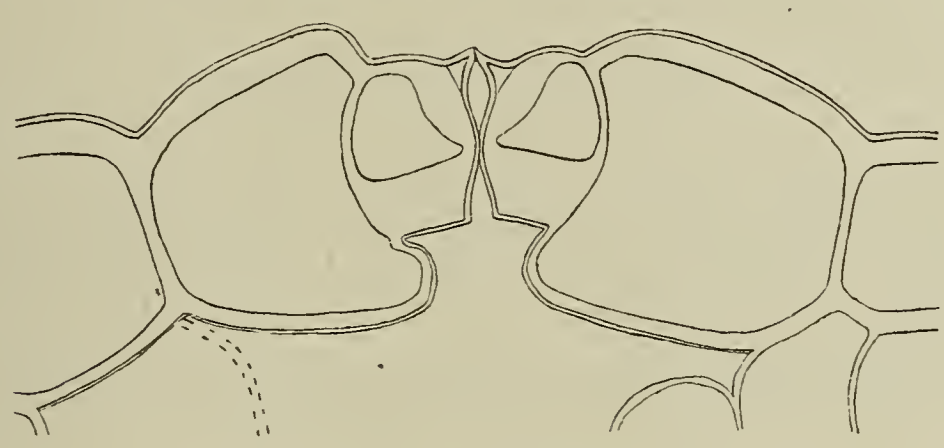

Fig. 161. Vergr. ca. 1130.

kahlen Oberseite. Diese gehören aber nicht zum Trichtertypus, sondern schließen ihre Zentralspalte und bilden Vor- und Hinterhof aus. Letzterer ist beiderseits etwa gleich weit, ersterer (Fig. 161) oberseits enger. Hier werden auch die Vorderhörnchen stärker ausgebildet und stoßen zusammen; auch die Schließzellen sind höher.

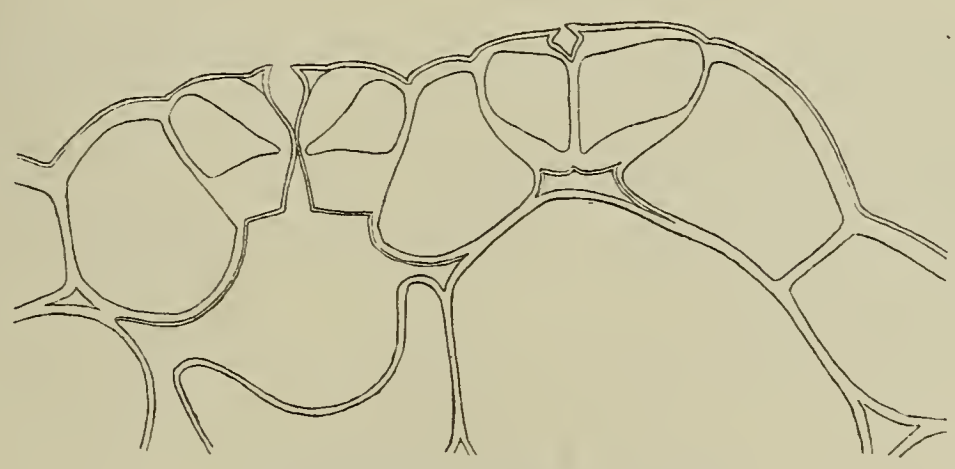

Fig. 162. Vergr. ca. 1130.

Die Kutikula bekleidet die Innenwände der Neben- und Epidermiszellen; die Vorderhörnchen sind kutinisiert.

Die Anzahl der Stomata auf 1 mm² beträgt oberseits 61, unterseits schätzungsweise, da genaueres Zählen nicht möglich, 375 und das Verhältnis etwa 1 : 6.

Bei *Artemisia vulgaris* L., *Senecio nemorensis* L. und *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. fand ich oberseits keine Stomata.

B. Liguliflorae.

Taraxacum officinale Web. et Wigg.

Die Spaltöffnungen auf der Oberseite (Fig. 163) des unbehaarten Blattes sind etwas weniger emporgehoben als auf der

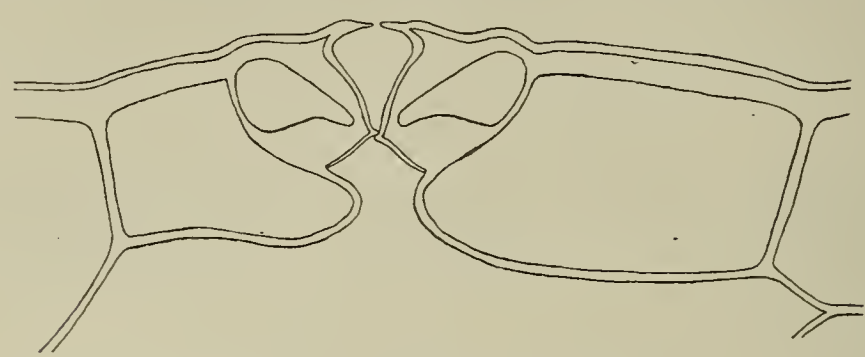

Fig. 163. Vergr. ca. 1130.

Unterseite (Fig. 164). Alle gehören dem Trichtertyp an und haben gleiche lichte Weite und Poruslänge. Die stark entwickelten Vorderhörnchen sind oberseits länger und dünner, also die Eisodialöffnung enger.

Die Kutikula füllt die Vorderhörnchen fast aus und reicht bis

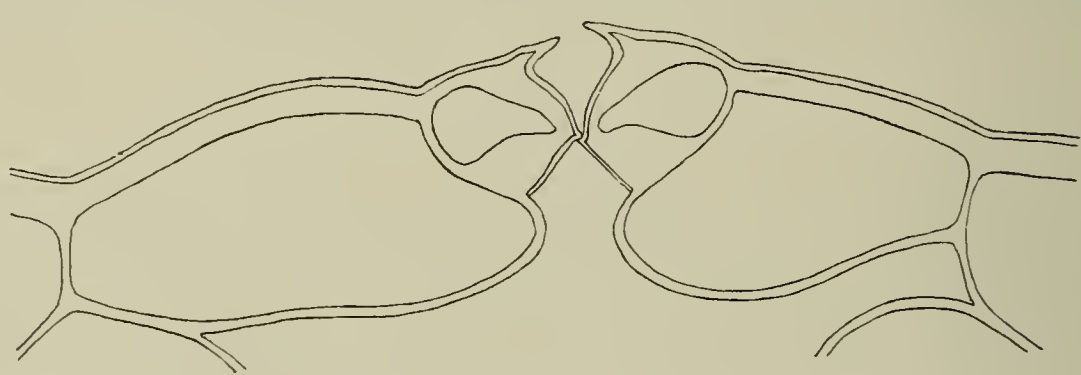

Fig. 164. Vergr. ca. 1130.

zu den Ansatzstellen der Nebenzellen an die inneren Schließzellwände.

Auf der Oberseite finden sich auf 1 mm² 126, unterseits 212 Stomata, also im Verhältnis 1 : 1,7.

Auf der Blattoberseite von *Prenanthes purpurea* L. fand ich keine Spaltöffnungen.

III. Allgemeines.

Sucht man bei der Gesamtheit der besprochenen Pflanzen nach durchgreifenden Unterschieden zwischen den Spaltöffnungsapparaten der beiden Blattseiten, so fällt auf, daß starke Unterschiede in der Anordnung der Schließzellen in bezug auf die Epidermisebene nur selten zu finden sind, z. B. bei *Vicia Cracca* L., *Cucurbita pepo* L., *Inula Helenium* L., *Momordica Elaterium*, *Impatiens glanduligera* Lindl. und einigen anderen. Es waren überhaupt nur bei nicht ganz 37 % der untersuchten Pflanzen die Spaltöffnungen auf der Blattoberseite tiefer gelagert,

wobei diese Erscheinung durch Einsenkung der Schließzellen unter das Niveau der Epidermis oder durch weniger starke Emporhebung über dieselbe zum Ausdruck kommen konnte. In einem Falle, bei *Dianthus Caryophyllus* L., fand sich auf der Oberseite der Spaltöffnungsapparat in der Epidermisebene, auf der Unterseite jedoch eingesenkt. Ich glaube, daß dies damit zusammenhängt, daß die Oberseite des steil aufgerichteten Blattes am zweiten Knoten viel geschützter liegt als die Unterseite. Eine Stütze erhält diese Ansicht durch die Tatsache, daß bei den schräg stehenden Blättern am fünften Knoten die Spaltöffnungen auf der Oberseite eingesenkt waren.

Richtet man nun sein Augenmerk auf den feineren Bau der Spaltöffnungen, so findet man auch hier keine völlig durchgreifenden Unterschiede zwischen den beiden Blattseiten. Wohl aber läßt sich bei der überwiegenden Mehrzahl, 67 %, eine geringere Weite der Eisodialöffnung auf der Oberseite feststellen. Bei 24 % aller untersuchten Pflanzen steigert sich diese Verengerung der Eisodialöffnung oberseits zu einer völligen Verschließbarkeit. Auffallend ist, daß bei 27 % der untersuchten Pflanzen die Vorderhörnchen auf der Oberseite steil nach auswärts stehen und die Eisodialöffnung meist als engen Kanal ausbilden.

Die lichte Weite bezw. die Weite des Vorhofes ist bei 50,5 % oberseits geringer als auf der Unterseite. Bei der Mehrzahl dieser Fälle ist die Eisodialöffnung auf der Oberseite ebenfalls enger. Beiderseits gleiche Weite hat der Vorhof bei 28,5 % und nur bei 13,5 % ist er oberseits weiter.

Die Ausbildung der Hinterhörnchen weicht bei dem untersuchten Material auf beiden Seiten kaum voneinander ab. Beiderseits entspricht einem weiteren Hinterhof in der Regel auch eine weitere Opisthialöffnung.

Bei nur 20 % findet sich auf der Oberseite ein engerer Hinterhof, wenn man die nach dem Trichtertypus gebauten Spaltöffnungen bei der Berechnung ausläßt. Bei etwa 31 % aller Pflanzen ist beiderseits ein gleich weiter und bei 24 % oberseits ein weiterer Hinterhof vorhanden.

Einer geringeren Weite des Vorhofes auf der Oberseite entspricht nicht immer eine geringere Weite des Hinterhofes. Am häufigsten finden sich die Kombinationen:

1) Vorhof oberseits enger, Hinterhof oberseits weiter, etwa 19 %,
2) Vor- und Hinterhof beiderseits gleich weit, ungefähr 19 %,
3) Vor- und Hinterhof oberseits enger als unterseits 13 %,
4) Vorhof oberseits enger, Hinterhof beiderseits gleich 11 %.

Die übrigen Kombinationen treten nur in geringerer Anzahl auf.

Nur in 2 Fällen, bei *Gypsophila repens* L. und *Petasites niveus* Baumg., schließt sich die Zentralspalte auf der Unterseite auch bei völliger Plasmolyse nicht, wohl aber auf der Oberseite. Auf beiden Seiten stoßen die Vorderhörnchen zusammen.

Ferner kann man bei etwa 53 % der Fälle auf der Oberseite einen höheren Porus beobachten. Bei etwa 35 % ist er beiderseits gleich hoch und nur bei 11 % oberseits niedriger.

Außerordentlich variabel ist die Weite der Eisodialöffnung, sowie des Vor- und Hinterhofes bei *Digitalis purpurea* L. und *Eryngium planum* L.; ferner schwankt bei *Rumex scutatus* L. und *Petasites niveus* die Weite von Vor- und Hinterhof sowie die maximale Öffnungsweite der Zentralspalte sehr stark und bei *Laserpitium latifolium* L. sind Vorhof und Eisodialöffnung auf der Unterseite sehr verschieden groß.

Die an Flächenschnitten zur Weite senkrecht gemessene Länge der Eisodialöffnung, Zentralspalte, Opisthialöffnung sowie des Vor- und Hinterhofes fand ich auf beiden Seiten gleich oder im gleichen Sinne größer oder kleiner als die Weite.

Im folgenden soll nun untersucht werden, inwiefern die Transpiration durch die beschriebenen Unterschiede des ober- und unterseitigen Porus beeinflußt wird.

Eine Übersicht über den Stand der Frage der Beziehungen zwischen der Transpiration und den Spaltöffnungen bis 1862 gibt Unger. Er selbst kommt zu der Ansicht, daß die Bedeutung der Spaltöffnungen physiologisch in der Regulierung des Gasaustausches, insbesondere der Abgabe von Wasserdampf liegt.

Pfitzer beschäftigt sich unter anderem auch mit der Einsenkung der Stomata und glaubt, daß diese unter allen Umständen, gleichgültig ob die atmosphärische Luft bewegt oder ruhig ist, die Transpiration verringert.

Tschirch dagegen kommt nach seinen Untersuchungen über diesen Gegenstand zu der Überzeugung, daß es sich bei Ausbildung einer äußeren Atemhöhle vor allen Dingen um die Herstellung eines windstillen Raumes handelt.

Volkens sagt, daß durch Einsenkung der Spaltöffnungen, Haarbildungen und Einrollen der Blattspreite neben der stomatären Verdunstung auch die kutikulare Transpiration der Schließzellen bei geschlossener Spalte herabgesetzt wird, da in diesem Falle der atmosphärischen Luft der unmittelbare Zutritt zur Zentralspalte und den dünnen Bauchwänden der Schließzellen verwehrt ist.

Blackman kommt zu dem Schlusse, daß unter normalen Bedingungen die kutikulare Abgabe von Gasen keinen erheblichen Anteil am Gasaustausch hat, sondern daß dieser fast ausschließlich durch die Spaltöffnungen stattfindet.

Auch Pfeffer hält es für sicher, daß die Bewegung des Wasserdampfes durch Einsenkung der Spaltöffnungen, besonders wenn eine enge Eisodialöffnung hinzukommt, verzögert wird.

Derselben Ansicht ist Haberlandt, nur kann nach ihm „der windstille Hohlraum über den Spaltöffnungen auch durch Erweiterung des Vorhofes geschaffen“ werden, z. B. bei *Cypripedium venustum* u. a.

Dieselbe Deutung gibt Menz den merkwürdigen Vorhöfen beim Laubblatt von *Melaleuca acerosa*.

Brown und Escombe nahmen auf Grund von Versuchen mit durchlöcherten dünnen Scheidewänden an, daß die stomatäre

Verdunstung sich wie ein freier Diffusionsvorgang vollzieht, und bringen die Beziehungen zwischen den Dimensionen des Spaltöffnungsapparates, der Spannungsdifferenz des Wasserdampfes und anderer beteiligter Größen rechnungsmäßig zum Ausdruck.

Auf Grund dieser Arbeit hat sich Renner mit dem Problem der eingesenkten Spaltöffnungen beschäftigt und für diese Formeln aufgestellt, welche dartun, daß die Einsenkung bei jedem Bewegungszustand der atmosphärischen Luft eine Verminderung der Transpiration veranlaßt, sofern nur die Luft in der äußeren Atemhöhle ruhig bleibt. Damit erscheint die zuerst von Tschirch ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung des windstillen Hohlraumes über den Schließzellen theoretisch begründet. Für die bekannte Emporhebung der Spaltöffnungen bei dichter Behaarung glaubt Renner als Grund die Notwendigkeit der Verlagerung der Eisodialöffnung in weniger wasserdampfhaltige Luftschichten, in welchen ein genügend starkes Diffusionsgefälle erreichbar ist, annehmen zu müssen.

Die Menge des Wasserdampfes, welche in der Zeiteinheit durch einen Spaltöffnungsapparat hindurchdiffundiert, ist nach Brown und Escombe und Renner (Flora 1910, p. 462) proportional der Spannungsdifferenz des Wasserdampfes in der inneren Atemhöhle und der atmosphärischen Luft sowie dem Diffusionskoeffizienten und hängt von der Temperatur ab. Ferner ist die Diffusionsmenge proportional der Querschnittsfläche des Porus und umgekehrt proportional der Porushöhe.

Die Wirkung einer äußeren Atemhöhle ist demnach eine zweifache, indem sie einmal die zu durchströmende Röhre verlängert und dadurch den Austritt des Wasserdampfes verzögert und ferner die Spannungsdifferenz des Wasserdampfes zwischen Opisthial- und Eisodialöffnung vermindert.

Bei jeder Spaltöffnung bewirkt, wie sich aus den vorstehenden Beziehungen ergibt, jede Verengerung der Porusquerschnitte eine Verkleinerung der Diffusionsmenge. Durch eine Verlängerung der Porushöhe wird die Menge des diffundierenden Wasserdampfes ebenfalls herabgesetzt.

Ebenso wird unter sonst gleichen Umständen eine Vergrößerung auch nur eines Teiles des Porusquerschnittes oder eine Verkürzung der Porushöhe die Transpiration vermehren.

Berücksichtigt man nun bei den einzelnen Objekten die verhältnismäßige Weite aller Porusabschnitte bezw. die Höhe des Porus, so findet man bei fast 51 % auf der Oberseite die Verengerung eines oder mehrerer Teile oder die Verlängerung des Porus, während die anderen Teile den analogen der Unterseite gleich bleiben. In diesen Fällen ist demnach die Wasserdampfabgabe der Spaltöffnungen der Oberseite eine geringere. Die Verengerung der Eisodialöffnung und die Verlängerung der Porushöhe auf der Oberseite kann, wie schon früher erwähnt, durch die schräg nach auswärts gerichteten Vorderhörnchen bewirkt werden. In einzelnen Fällen verlaufen diese parallel und lassen bei geöffneter

Spalte nur eine enge, kanalförmige Eisodialöffnung frei, wodurch die Transpiration besonders stark herabgesetzt werden dürfte.

Wie früher erwähnt wurde, ist der Hinterhof in 24 % der untersuchten Fälle auf der Oberseite weiter wie unterseits. Dem steht aber gegenüber, daß oberseits bei etwa 10 % ein höherer Porus, eine engere Eisodialöffnung und ein engerer Vorhof auftreten, bei 4 % ein höherer Porus und eine engere Eisodialöffnung und bei je 2,5 % ein höherer Porus und ein engerer Vorhof bezw. eine engere Eisodialöffnung und ein engerer Vorhof. Wir können somit annehmen, daß auch in diesen Fällen die Transpiration durch die oberseitigen Spaltöffnungen eine geringere ist als unterseits.

In den Fällen, in welchen der Vorhof auf der Oberseite weiter ist (13,5 %), tritt manchmal ein höherer Porus, ein engerer Hinterhof und eine engere Eisodialöffnung auf. In einem Falle *(Kitaibelia vitifolia* W.) fanden sich auf der Oberseite ein weiterer Vorhof, aber ein höherer Porus und ein engerer Hinterhof. Auch in dieser Gruppe ist auf eine geringere oberseitige Transpiration zu schließen.

An den vom zweiten Knoten stammenden Blättern findet sich bei *Dianthus Cayrophyllus* L. bei beiderseits gleicher Anzahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite zwar ein engerer Hinterhof, aber eine weitere Eisodialöffnung und ein weiterer Vorhof. Ich möchte dieses größere Transpirationsvermögen der oberseitigen Stomata, wie schon früher erwähnt, dadurch begründen, daß die Oberseite des steil aufgerichteten Blattes weniger der Transpirationsgefahr ausgesetzt ist als die Unterseite, auf welcher die Stomata sogar noch eingesenkt sind. Zufolge der geringeren Steilheit des Blattes liegen die Verhältnisse am fünften Knoten wesentlich anders. Hier sind die Eisodialöffnung und der Vorhof beiderseits fast gleich weit.

Einem kürzeren Porus auf der Oberseite stehen in zwei Fällen *(Cytisus sessilifolius* und *Knautia silvatica)* ein engerer Vor- und Hinterhof sowie eine engere Eisodialöffnung gegenüber, in einem *(Cucurbita Pepo)* Falle ein engerer Vor- und Hinterhof. Auch für diese Fälle ist anzunehmen, daß die Stomata auf der Oberseite weniger transpirieren als die unterseitigen.

In zwei Fällen *(Eryngium alpinum* und *Bupleurum falcatum)* ist oberseits bei engerer Eisodialöffnung und engerem Vorhof ein kürzerer Porus und ein weiterer Hinterhof vorhanden.

Ferner steht bei *Cytisus scoparius* einem kürzeren Porus ein engerer Vorhof gegenüber und bei *Saponaria officinalis* L. einem weiteren Vor- und Hinterhof auf der Oberseite ein höherer Porus.

Diese Fälle, in welchen ober- und unterseitige Spaltöffnungen gleich stark transpirieren dürften, bilden den Übergang zu den zwei jetzt zu besprechenden Beispielen, in welchen die Stomata der Oberseite mehr Wasserdampf abgeben dürften als die der Unterseite.

Bei *Caltha palustris* L. findet man bei beiderseits gleicher Anzahl von Spaltöffnungen auf 1 mm² oberseits neben einer weiteren Eisodialöffnung auch einen weiteren Vor- und Hinterhof als unterseits. Die Spaltöffnungen dieser Pflanze schließen sich, wenn überhaupt, so nur durch die Vorderhörnchen. Dieses Verhalten wird

dadurch, daß *Caltha* ausschließlich an sehr feuchten Standorten gedeiht, ohne weiteres verständlich. Der bessere Schutz der Unterseite hängt dann vielleicht gar nicht mit der Transpiration zusammen, sondern könnte ein Schutzmittel gegen kapillare Verstopfung durch Wasser darstellen. Tatsächlich sind die Blattunterseiten in Sümpfen usw. der Benetzung leichter ausgesetzt als die Oberseiten.

Bei *Vicia Cracca* L. ist oberseits die Eisodialöffnung, der Vor- und Hinterhof weiter und der Porus viel kürzer und außerdem die Zahl der Stomata bedeutend größer als unterseits (128 : 21). Allerdings sind die Spaltöffnungen auf der Oberseite ziemlich tief eingesenkt, während sie auf der Unterseite in der Epidermisebene liegen. Ich glaube, daß das zweifellos größere Transpirationsvermögen der oberseitigen Stomata weniger mit der Einsenkung zusammenhängt als hauptsächlich mit der Tatsache, daß sich die Blättchen von *Vicia Cracca* bei starker Beleuchtung und Erwärmung durch die Sonnenstrahlen mit den Oberseiten aneinanderlegen. Hierdurch werden die oberseitigen Stomata vor zu starker Transpiration geschüzt, und zahlreiche ungeschützte Spaltöffnungen der Unterseite würden bei dieser Blattstellung eine Gefahr für die Pflanze bedeuten.

Man sieht also, daß die Pflanze außer der Einsenkung und der Beschränkung der Anzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite noch über andere Hifsmittel verfügt, um ein Übermaß der stomatären Transpiration der Blattoberseite zu verhindern. Diese Mittel bestehen in der Verengerung der einzelnen Porusquerschnitte und in der Verlängerungs der Porushöhe. Sie können einzeln oder zu mehreren gleichzeitig auftreten und auch mit der geschützteren Lagerung und Beschränkung der Anzahl der Stomata auf der Oberseite kombiniert sein. Auf der Oberseite treten derart fast ausnahmslos Spaltöffnungen auf, deren Transpirationsvermögen im Vergleich zu denen der Unterseite geringer ist.

Zitierte Literatur.

Blackmann, F. F., Philos. Trans. Roy. Soc. of London. Ser. B. Vol. 186. 1895.

Brown, H. T., et Escombe, F., Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. (Philos. Trans. Roy. Soc. of London. Sr. B. Vol. 193. 1900.)

Buck, P. D., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems. [Inaug.-Diss.] Freiburg (Schweiz) 1912.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1904.

Hryniewiecki, B., Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen. (Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat. Sér. B. 1912.)

Derselbe, Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen. (Bull. d. l'Acad. des Sc. de Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat. Sér. B. 1912.)

Menz, J., Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten. (Ber. d. Wien. Ak. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. CXIX. Abt. I. 1910.)

Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1897.

Pfitzer, Beiträge z. Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII. 1870.)

Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. C. 1910.)

Schellenberg, H. C., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. (Bot. Ztg. Abt. I. 1896. H. X.)

Thomson, Treatise on vegetable physiology (zitiert bei Weiß).

Tschirch, A., Über die Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. [Inaug.-Dissert.] (Freiburg i. Bad. 1880 u. Linnaea. N. F. Bd. IX. 1881.)

Unger, Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. IX. Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. (Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. XLV. Abt. I. 1862.)

Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887.

Warncke, F., Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. L. 1912.)

Weiß, A., Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse d. Spaltöffnungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865—66.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: BH_33_1

Autor(en)/Author(s): Voss G.

Artikel/Article: Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen 71-128